



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

**COMPORTAMIENTO DE PORTAINJERTOS DE AGUACATE
SOMETIDOS A SEQUÍA PROGRESIVA**

TESIS

Como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

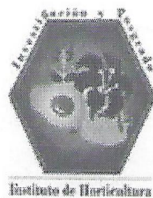
Presenta:

Jennifer Sánchez Sánchez

Bajo la supervisión de: Alejandro Facundo Barrientos Priego, Dr.



**DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES**



Chapingo, Estado de México, junio de 2018

COMPORTAMIENTO DE PORTAINJERTOS DE AGUACATE SOMETIDOS A
SEQUÍA PROGRESIVA

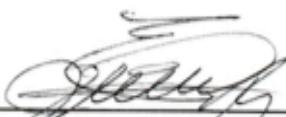
Tesis realizada por **JENNIFER SÁNCHEZ SÁNCHEZ** bajo la supervisión del
Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito
parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR:


Dr. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO

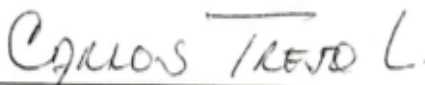
ASESOR:


Dr. EDUARDO CAMPOS ROJAS

ASESOR:


Dr. JUAN AYALA ARREOLA

ASESOR:


Dr. CARLOS TREJO LÓPEZ

CONTENIDO

	Página
Cuadros	iv
Lista de figuras	v
Dedicatorias	vi
Agradecimientos	ix
Datos bibliográficos	xi
Resumen general	xii
General abstract	xiii
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	14
2. REVISIÓN DE LITERATURA	16
2.1 El agua en el aguacatero (<i>Persea americana</i> Mill.)	17
2.1.1 Situación actual del aguacate	17
2.1.2 Portainjertos de aguacate con características distintivas	18
2.1.3 Comunicación raíz-tallo-hojas	18
2.1.4 Interacción entre el intercambio de gases y estomas	20
2.1.5 Estrés hídrico en plantas	21
2.1.6 Respuestas de las plantas ante el estrés hídrico	21
2.1.7 Papel del ácido abscísico (ABA)	23
2.1.8 Intervención de otros reguladores del crecimiento	24
2.2 Literatura citada	24
3. PRESELECCIÓN DE PORTAINJERTOS DE AGUACATE EFICIENTES EN EL USO DEL AGUA	29
3.1 Introducción	32
3.2 Materiales y métodos	33
3.2.1 Lugar y época de experimentación	33
3.2.2 Procedimiento	33
3.2.3 Variables evaluadas	33
3.2.4 Criterios de preselección	34
3.3 Resultados	34
3.4 Discusión	41

3.5 Conclusiones	43
4. COMPORTAMIENTO DE PORTAINJERTOS PRESELECCIONADOS SOMETIDOS A SEQUÍA PROGRESIVA	46
4.1 Introducción	48
4.2 Materiales y métodos	49
4.2.1 Lugar y época de experimentación	49
4.2.2 Tratamientos	50
4.2.3 Intercambio de gases	54
4.2.4 Densidad e índice estomático	54
4.2.5 Potencial hídrico Ψ_w	56
4.2.6 Apariencia de las hojas	56
4.2.7 Contenido de prolina	56
4.2.8 Reguladores del crecimiento	58
4.2.9 Análisis estadísticos de datos	58
4.3 Resultados	59
4.4 Discusión	76
4.5 Conclusiones	79
4.6 Literatura citada	79

CUADROS

	Página
1 Agrupamiento de plantas de aguacate injertadas con 'Hass' de acuerdo a su comportamiento durante un proceso de sequía de 25 días.	35
2 Agrupamiento de plantas de aguacate injertadas con 'Hass' de acuerdo a su tolerancia a la sequía.	36
3 Preselección de portainjertos de aguacate injertados con 'Hass' y agrupación final para su evaluación en base al comportamiento de la tolerancia a la sequía (días sin riego) y cierre estomático.	51
4 Variables fisiológicas de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos con riego a capacidad de campo.	60
5 Variables fisiológicas de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos en condición de punto de marchitez temporal.	62
6 Variables fisiológicas de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos en condición de punto de marchitez permanente.	64
7 Autovalores y variación acumulada por función canónica de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos con riego a capacidad de campo.	65
8 Coeficientes de función discriminante canónica estandarizados para Riego a Capacidad de Campo de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos.	66
9 Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate 'Hass' injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en capacidad de campo (CC), donde el 81.8 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.	68
10 Autovalores y variación acumulada por función canónica de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos durante el punto de marchitez temporal.	69
11 Coeficientes de función discriminante canónica estandarizados para punto de marchitez temporal de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos.	70
12 Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate 'Hass' injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en punto de marchitez temporal (PMT), donde el 97.7 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.	72
13 Autovalores y variación acumulada por función canónica de	73

	plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos en punto de marchitez permanente.	
14	Coeeficientes de función discriminante canónica estandarizados para punto de marchitez permanente de plantas de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos.	73
15	Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate 'Hass' injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en punto de marchitez permanente, donde el 81.8 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.	75

LISTA DE FIGURAS

	Página
1 Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos I y II.	37
2 Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos iii y iv.	38
3 Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' los grupos v y vi.	39
4 Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos vii y viii.	40
5 Estado en hojas de acuerdo con el transcurso de suspensión del riego: a) riego a capacidad de campo, b) punto de marchitez temporal, c) punto de marchitez permanente.	53
6 Analizador de gases en el espectro infrarrojo; B) Toma de datos en hojas.	54
7 Diagrama del procedimiento de impresiones de estomas en epidermis de hojas de aguacate.	56
8 Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para riego a Capacidad de Campo (CC).	67
9 Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para punto de marchitez temporal (PMT).	71
10 Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para punto de marchitez permanente (PMP).	74

DEDICATORIA

A mis padres

Viviana Sánchez Magaña y Rubén Quintero Sánchez

*Gracias a ustedes todo ha sido posible, gracias por su amor, su
paciencia y su comprensión.*

Ustedes son mi mayor ejemplo a seguir, ¡Los amo mucho!...

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme una beca, gracias a la cual fue posible realizar y culminar mis estudios. También a todos los mexicanos que hacen posible que muchos jóvenes estudiantes tengamos la oportunidad de realizar un posgrado.

A la Universidad Autónoma Chapingo por permitirme realizar mis estudios de posgrado y brindarme durante estos dos años, a mí y a todos los estudiantes todo lo necesario para que nuestra estadía aquí sea de lo más gustosa. Esta institución tendrá por siempre todo mi respeto y admiración.

Al Dr. Alejandro F. Barrientos Priego por darme la oportunidad desde el primer día de trabajar con él, con su equipo y ser parte de tan excelentes proyectos. Sobre todo por el apoyo y comprensión incondicional durante todo este tiempo, sin duda uno de los mejores profesores que he tenido el honor de conocer y trabajar bajo su asesoría ¡Gracias Doctor!

Al Dr. Carlos Trejo por abrirme las puertas de su laboratorio, otorgarme la confianza, la oportunidad de trabajar y aprender tanto al lado de él y de su equipo; por su paciencia, profesionalismo y apoyo incondicional desde el primer día, ¡Gracias por todo Doctor! Estaré por siempre muy agradecida.

A los Doctores Eduardo Campos Rojas y Juan Ayala Arreola por sus contribuciones y apoyo a la ejecución del presente trabajo.

A Mónica Pérez Nicolás, por regalarme la oportunidad de ser su amiga y poder aprender tanto de ella, gracias Moni por esta linda huella que has dejado en mí ¡Te quiero mucho, amiga mía!

A Guillermo A. Enciso Maldonado, por ser una parte tan importante en esta etapa. Por las aportaciones profesionales y personales en especial a este trabajo, por toda tu ayuda y por todo tu cariño, gracias.

A Mercedes Martínez y Claudia Reyes por ser las mejores compañeras de trabajo y amigas incondicionales que alguien pueda tener... ¡Las quiero mucho, gracias por todo!

Al Dr. Marcelo Garrido Torres por sus valiosas aportaciones a la realización de este trabajo.

A todos mis compañeros, profesores y amigos del Instituto de Horticultura, que estuvieron siempre apoyándome en especial a mis compañeros Christian Moncayo, Ilse Infante, Ismael Hernández, Viviana Carvajal, Gevri Juárez y a los Doctores Ma. Teresa Colinas, Héctor Lozoya, Juan Martínez, Efraín Contreras y Enrique Rodríguez.

A Natanael Magaña, Cristina Neri y a la pequeña Cristi por abrirme las puertas de su hogar y de su amistad, los llevaré presentes por siempre con mucho cariño.

A todos los trabajadores y compañeros del campo experimental en especial al Sr. Eusebio Moreno.

A los compañeros del laboratorio de fisiología vegetal del departamento de Botánica del COLPOS, ¡gracias por todo su apoyo y brindarme su amistad!

A la Dra. Lucero del Mar Ruíz Posadas por su enseñanza en el área de fisiología de estomas para la realización de este trabajo.

Al Dr. Marcos Soto y al MC. Rubén San Miguel por permitirnos realizar la fase

experimental de la determinación de fitohormonas en sus instalaciones.

DATOS BIOGRÁFICOS

1. Datos personales

Nombre	Jennifer Sánchez Sánchez
Fecha de nacimiento	junio 15 1992
Lugar de nacimiento	Uruapan, Michoacán, México.
CURP	SASJ920615MNNNNN02
Cédula profesional	10116670

2. Desarrollo académico

Bachillerato	Instituto La Paz, Uruapan, Michoacán.
--------------	---------------------------------------

Licenciatura	Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agrobiología “Pte. Juárez” Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Uruapan, Michoacán
--------------	--

RESUMEN GENERAL

COMPORTAMIENTO DE PORTAINJERTOS DE AGUACATE SOMETIDOS A SEQUÍA PROGRESIVA

La escasez de agua limita la productividad de los cultivos. Una propuesta para hacer más eficiente el uso del agua en aguacate (*Persea americana* Mill.) es la obtención de portainjertos tolerantes al estrés por sequía. Existen algunos genotipos preseleccionados como Tochimilco 3, Tochimilco 153, Amatenango V4, y algunos otros del estado de Oaxaca que muestran tolerancia a la sequía. Este estudio se realizó durante el período de febrero del 2016 a diciembre del 2017. El objetivo fue preseleccionar portainjertos de aguacate injertados con 'Hass' tolerantes a sequía y evaluar su comportamiento después de la preselección. Después de 25 días de sequía las plantas se agruparon en ocho grupos (I, II, III, IV, V, VI, VII y VIII) de acuerdo con su comportamiento en la conductancia estomática y tolerancia a los días sin riego, siendo el Grupo I las plantas más sensibles al estrés y el Grupo VIII (25 días duraron sin riego) las plantas más tolerantes al estrés hídrico. Para poder evaluar la estabilidad de este comportamiento de las plantas de los grupos preseleccionados se realizó un segundo experimento donde se evaluaron variables fisiológicas más a fondo. Con ello algunas variables asociadas en la tolerancia a la falta de humedad del suelo se pudieron explorar. Para la condición de sequía los individuos concentraron una mayor acumulación de ABA, prolina, más alta tasa de transpiración y conductancia estomática en comparación a los individuos en riego. Los individuos tuvieron una correcta preclasificación en condiciones de riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente durante la preselección con un 81.8, 97.7 y 81.8 %, respectivamente. Los portainjertos del grupo V mostraron ser buenos candidatos tolerantes al estrés hídrico por su comportamiento de tolerancia a la sequía durante 21 días. La separación de grupos en marchitez temporal fue determinada principalmente por la temperatura de la hoja, déficit de presión de vapor alrededor de la hoja, concentración de ácido indolbutírico y potencial hídrico de la hoja, mientras que para el punto de marchitez permanente fueron temperatura de la hoja y déficit de presión de vapor alrededor de la hoja.

Palabras clave: portainjertos, estrés hídrico, conductancia estomática, *Persea americana*

GENERAL ABSTRACT

BEHAVIOR OF AVOCADO ROOTSTOCKS SUBJECTED TO PROGRESSIVE DROUGHT

Water scarcity limits the productivity of crops. A proposal to make more efficient use of water in avocado (*Persea americana* Mill.) is to obtain rootstock tolerant to drought stress. There are some pre-selected genotypes such as Tochimilco 3, Tochimilco 153, Amatenango V4, and some others from the state of Oaxaca that show tolerance to drought. This study was carried out during the period from February 2016 to December 2017. The objective was to pre-select avocado rootstocks grafted with 'Hass' tolerant to drought and evaluate their behavior after pre-selection. After 25 days of drought the plants were grouped into eight groups (I, II, III, IV, V, VI, VII and VIII) according to their behavior in terms of stomatal conductance and tolerance to days without irrigation, with the Group I (lasted 9 days without irrigation) plants being the most sensitive to stress and the Group VIII (lasted 25 days without irrigation) plants being the most tolerant to water stress. In order to evaluate the stability of this behavior of the plants of the preselected groups, a second experiment was carried out where physiological variables were evaluated more thoroughly. With this, some variables associated with tolerance to the lack of soil moisture could be explored. For the drought condition, individuals concentrated a greater accumulation of ABA and proline and had a higher transpiration rate and stomatal conductance compared to the individuals under irrigation. The individuals had a correct pre-classification under irrigation conditions at field capacity, temporary wilting point and permanent wilting point during the pre-selection with 81.8, 97.7 and 81.8 %, respectively. The rootstocks of group V were shown to be good candidates tolerant to drought stress due to their drought tolerance behavior for 21 days. The separation of groups in temporary wilting was determined mainly by the temperature of the leaf, deficit of vapor pressure around the leaf, concentration of AIB and water potential of the leaf, while for the point of permanent wilting they were temperature of the leaf.

Key words: rootstock, hydric stress, stomatal conductance, *Persea americana*

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Año tras año el valor de la producción del aguacate mexicano va en ascenso representando el 4.2 % del valor total de las exportaciones agroalimentarias de México, los estados de Michoacán, Jalisco, Nayarit y Estado de México son considerados las regiones productoras más importantes en el país (SAGARPA-SIAP, 2018). Sin embargo existen factores limitantes en cada una de las regiones productoras que no han sido apropiadamente identificados y que han requerido de estudios científicos para proponer mejores alternativas de manejo del cultivo que conduzcan a mejorar el rendimiento. Entre los factores ambientales limitantes en el cultivo del aguacate se encuentra la escasez y uso del agua, siendo este un problema no solo de México sino de importancia mundial (Salazar-García, Medina-Torres, Ibarra-Estrada & González-Valdivia, 2016).

La productividad de las plantas limitada por el agua depende de la cantidad total de agua disponible y del uso eficiente del agua por la planta. Una planta que es capaz de adquirir más agua o que hace un uso más eficiente del agua resistirá mejor la sequía. Además, las plantas poseen mecanismos de aclimatación que se activan en respuesta al estrés hídrico (Moreno, 2009).

Hoy en día la producción de aguacate en temporal no resulta conveniente económicamente para el agricultor ya que, la cantidad de agua que requiere el cultivo es clave para una buena producción, debido a ello el riego se vuelve fundamental para una explotación racional y de interés comercial intensivo (Rodríguez-Suppo, 1982).

Las investigaciones de portainjertos de aguacate tolerantes al estrés hídrico ha sido limitada (Salazar-García *et al.*, 2016). Una posible razón es que en la mayoría de los países productores se cultiva bajo riego. Sin embargo, en México, más de 111,000 hectáreas con aguacate carecen de riego (SAGARPA-SIAP, 2018). La escasez de agua para la agricultura, que se ve agravada por la variación de las precipitaciones interanuales y su distribución anual, reduce los

rendimientos y la calidad del aguacate, por lo que es necesario obtener portainjertos con mayor resistencia y productividad que los que se utilizan actualmente.

Bajo la premisa de que existen genotipos de aguacate (*Persea americana* Mill.) de la raza guatemalteca, mexicana y antillana con potencial para el uso eficiente del agua, el objetivo del trabajo fue evaluar el comportamiento de portainjertos de aguacate sometidos a sequía progresiva. Para ello, se preseleccionaron plantas de *Persea americana* Mill. de acuerdo a su resistencia a la sequía, se determinó la respuesta fisiológica de plantas preseleccionadas bajo la condición de riego a capacidad de campo, marchitez temporal y marchitez permanente.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 El agua en el aguacatero (*Persea americana* Mill.)

El agua es el componente principal en la mayoría de las especies y oscila entre un 50 y 90 %-. El aguacate posee 70 % de agua, que es una proporción intermedia si se lo compara con el castaño que tiene 54 %, la naranja 86 %, la manzana 85-95 % o el plátano con 72 %. El desarrollo del aguacatero y de los frutales en general depende directamente de la división celular la cual se realiza por diversos factores pero principalmente por agua, de allí la enorme importancia de este recurso natural (Rodríguez – Suppo, 1982).

La productividad de las plantas limitada por el agua depende de la cantidad total de agua disponible y del uso eficiente, una planta que es capaz de adquirir más agua o que hace un uso más eficiente resistirá mejor la sequía, además de que las plantas poseen mecanismos de aclimatación que se activan en respuesta al estrés hídrico (Taiz & Zeiger, 2006).

Se dice que las plantas que “ahorran agua” guardan una parte en el suelo para su aprovechamiento en posteriores etapas del ciclo vital, por el contrario las plantas que “gastan agua” lo hacen agresivamente y con frecuencia empleando cantidades enormes (Taiz & Zeiger, 2006), en el caso del aguacate, por ejemplo, suele ser muy exigente con respecto a éste, en algunas zonas con precipitaciones de 800 mm anuales se necesita en un ciclo de cultivo unos 5000 m³ ha⁻¹ de agua adicionales (Rodríguez Suppo, 1982).

El aguacate suele ser muy sensible al exceso de humedad en el suelo debido a que su sistema radical carece de pelos absorbentes y realiza la absorción del agua y nutrientes principalmente por las puntas de las ramificaciones radicales (Teliz & Mora, 2007), esto asociado a que el exceso de agua provoca una rápida asfixia radical y favorece la proliferación de hongos como *Phytophthora cinnamomi* Rands (Burns, Miner, Gustafson, Zentmyer & Thorn, 1960).

Los árboles adultos en México normalmente reciben unos 150 L por planta y por riego, es decir un mínimo de 2400 L/planta/año, estos valores son básicos ya que se incrementan por el aumento del número de riegos y por los ajustes debidos a pérdidas por evapotranspiración (Rodríguez-Suppo, 1982).

En la región de Michoacán por ejemplo, predominan los suelos andosoles, con profundidades que varían de 0.8 m a más de 3 m y tienen gran capacidad para retener humedad de las lluvias durante la época de sequía (FitzPatrick, 1984) y estos suelos permiten cultivar aguacates sin riego; sin embargo, en las zonas de baja altitud con climas cálido o semicálido y suelos diferentes a los andosoles, el riego de auxilio o complementario es necesario (Tapia, Vidales, Larios & Hernández, 2014).

La cantidad de agua necesaria para el desarrollo óptimo de los árboles es variable según el estado de la planta (joven o adulta), el clima (grado de evapotranspiración) y el estado de desarrollo (reposo, crecimiento, floración, fructificación), además del sistema utilizado (con el riego por goteo se llega a ahorrar hasta un 40 % de agua respecto al riego por aspersión) (Tapia *et al.*, 2014).

En el cultivo intensivo del aguacate, de manera general se puede dar una cierta orientación teniendo en cuenta las lluvias que actuarán como agua complementaria; aproximadamente con una precipitación anual de 800 mm, es decir unos 8000 m³ anuales de agua por ha, se pueden aplicar de 4000 a 6000 m³ de agua de riego por ha., en las plantas jóvenes, recién plantadas, pueden recibir como mínimo 50 L por planta y por riego, éstos se realizan cada 15 o 20 días. Generalmente, la cantidad de riegos anuales en huertos es de 15 a 16 (Rodríguez-Suppo, 1982).

2.1.1 Situación actual del aguacate

Año tras año el valor de la producción del aguacate mexicano va en ascenso, en promedio en el último quinquenio, las divisas por este concepto

representaron 4.2 % del valor total de las exportaciones agroalimentarias de México. El estado de Michoacán es el principal abastecedor de este oro verde al contar con las características edafoclimáticas perfectas para un eficaz desarrollo del cultivo, esto se corrobora cada año, ya que en el 2015 aportó un 78.6 % de la producción nacional (SIAP, 2018). Por lo tanto, factores edafoclimáticos como la temperatura y la precipitación son los dos factores de mayor incidencia en el desarrollo del cultivo; en cuanto al segundo, se considera que 1,200 mm anuales bien distribuidos son suficientes.

2.1.2 Portainjertos de aguacate con características distintivas

Aunque los portainjertos de aguacate se han seleccionado principalmente para tolerancia a la podredumbre de la raíz del aguacate (*Phytophthora cinnamomi* Rands) (Arpaia & Mengue, 2004), sigue siendo de importancia la selección de portainjertos tolerantes a salinidad, inundación, enanizantes y sequía, con el objetivo de aportar nuevas alternativas a los agricultores para facilitar el manejo del cultivo. Las diferencias de los portainjertos en la tolerancia a situaciones de estrés edafoclimáticas tienen injerencia importante para los productores de aguacate, ya que para la producción de fruta, factores como el agua, suelo, clima y salinidad son clave para asegurar una mayor producción (Arpaia & Menge, 2004).

El tipo de portainjerto influye sobre el desempeño fisiológico, fenológico y reproductivo del cultivar injertado en él (Salazar-García, 2002), Además, este desempeño presenta mayor variabilidad cuando los portainjertos se obtienen de semilla (Salazar-García, Velasco-Cárdenas, Medina-Torres y Gómez-Aguilar, 2004). Esta variación no es solo entre especies, sino también entre árboles de la misma raza e incluso dentro de plantas cultivadas con semillas, que debido a la polinización cruzada pueden ser altamente heterocigóticas (Salazar-García, Borys & Enríquez-Reyes, 1984). De hecho, solo los portainjertos obtenidos por métodos asexuales son genéticamente idénticos a la planta madre (Salazar-García, 2002).

2.1.3 Comunicación raíz-tallo-hojas

Las señales químicas pueden diferenciarse de las señales hidráulicas (Gollan, Passioura & Munns, 1986), pero ambas son importantes porque reducen la conductancia estomática y el crecimiento foliar en condiciones de déficit de agua. Las señales químicas muy probablemente dominan durante las etapas tempranas del estrés antes de que se produzcan señales hidráulicas (Goodger, Sharp, Marsh & Schachtman, 2005), y se vuelven menos importantes bajo la sequía severa cuando el potencial hídrico de la hoja disminuye y deja marchitez. Es probable que las señales hidráulicas que pueden desencadenar la producción de la hormona ácido abscísico (ABA) en las hojas dominen a medida que las plantas se vuelven más estresadas por el agua (Christmann, Weiler, Steudle & Grill, 2007).

Las señales hidráulicas están dominadas por el fenómeno de la transpiración, en donde el agua pasa del suelo a través de las raíces, tallo y hojas a lo largo de un gradiente decreciente de potencial hídrico. Finalmente se evapora de las hojas y va a la atmosfera en forma de vapor de agua. Este flujo tiene lugar a través del xilema, desde la raíz hacia el tallo (Alcantar-González, Trejo-Téllez & Gómez-Merino, 2016).

Las señales químicas inician cuando las raíces detectan cambios en los factores abióticos como el contenido de agua en el suelo (Wilkinson & Davies, 2002). La detección de déficit de agua en raíces involucra el transporte a través del xilema de señales químicas que finalmente reducen la transpiración de las hojas y el crecimiento de las hojas (Schachtman & Goodger, 2008)

La producción de ABA en las raíces y su transporte a las hojas proporciona a la planta un mecanismo para transmitir una señal química para informar sobre el estado hídrico del suelo. El ABA cumple un papel importante en la señalización de la raíz a las hojas, bajo sequía, en el control de la conductancia estomática y su efecto en la transpiración (Davies & Zhang, 1991). También es bien sabido que ABA tiene un efecto directo en el cierre de los estomas. Sin embargo, el

ABA que actúa sobre las células guardia no puede originarse completamente en las raíces, sino también en las hojas de algunas especies (Schachtman & Goodger, 2008)

Además del ABA, existen otras moléculas que podrían funcionar como señales químicas. El ABA está presente en la savia del xilema en formas conjugadas, como el éster de ácido abscísico-glucosa (ABA-GE). Se ha sugerido que una forma conjugada de ABA podría servir como una forma transportada de la hormona y, además, como una señal de estrés (Munns & Sharp, 1993). Se han encontrado hasta seis conjugados de ABA en la savia del xilema de girasol bien irrigado y con estrés hídrico (Hansen & Dorffling, 1999), y se encontró una correlación en un estudio entre el aumento de las concentraciones de ABA-GE y la sequía (Sauter, Dietz & Hartung, 2002).

El precursor de etileno ACC (Sobeih, Dodd, Bacon, Grierson & Davies, 2004) o el pH de la savia del xilema (Wilkinson, Corlett, Oger, Davies, 1998) también han sido reportadas como señales químicas. Un estudio reciente ha reportado que las estrigolactonas contribuyen a la aclimatación durante la sequía, en donde estas moléculas, se desplazan parcialmente de las raíces a los brotes, cuando ocurre una sequía. Una reducción de las estrigolactonas producida por las raíces podría representar una señal sistémica desvinculada de la translocación ABA descendente, y suficiente para cebar a la planta y evitar el estrés (Visentin, Vitali, Ferrero, Zhang, Ruyter-Spira, Novak, Strnad, Lovisolo, Schubert & Cardinale, 2016).

2.1.4 Interacción entre el intercambio de gases y estomas

La incorporación y la pérdida de agua en las células “guarda” cambian su turgencia y modula la apertura y cierre del poro estomático. Como las células “guarda” se encuentran localizadas en la epidermis foliar, pueden perder el agua directamente por evaporación a la atmósfera. Muchos estudios han demostrado que el efecto relativo del estrés sobre la conductancia estomática es significativamente mayor que sobre la fotosíntesis. Cualquier efecto del

estrés sobre la conductancia estomática se elimina con un alto aporte de CO₂ y las diferencias entre las intensidades fotosintéticas de plantas estresadas y no estresadas pueden atribuirse directamente al daño del estrés hídrico sobre la fotosíntesis (Taiz & Zeiger, 2006).

A medida que se produce el cierre estomático en los estadios tempranos del estrés hídrico, el uso eficiente del agua puede aumentar debido a que el cierre estomático inhibe la transpiración más de lo que disminuye la fijación de CO₂. Cuando el estrés hídrico se hace grave, la deshidratación de las células del mesófilo inhibe la fotosíntesis, se desajusta el metabolismo del mesófilo y el uso eficiente del agua normalmente desciende (Moreno, 2009).

2.1.5 Estrés hídrico en plantas

Las plantas están expuestas constantemente a estreses ambientales ya sea en cultivo o en la naturaleza, como por ejemplo la temperatura del aire puede ser estresante en tan sólo pocos minutos y en cambio el contenido de agua del suelo tarda días e incluso semanas en ser estresante (Azcón-Bieto & Talón, 2008).

Taiz & Zeiger (2006) definieron al estrés como un factor externo que ejerce una influencia negativa sobre la planta, este concepto se le relaciona con la tolerancia al estrés que es la capacidad de la planta para hacer frente a condiciones desfavorables; igualmente Valladares, Vilagrosa, Peñuelas, Ogaya, Camarero, Corcuera & Gil-Pelegrín (2004) mencionaron que las plantas muestran ante el estrés hídrico respuestas que tienden a evitarlo o bien mecanismos o adaptaciones que permiten tolerarlo. En ambas opiniones, el estrés se mide con relación a la supervivencia de la planta y su capacidad para continuar con sus funciones fisiológicas o procesos de asimilación primaria como la incorporación de CO₂ y minerales.

2.1.6 Respuestas de las plantas ante el estrés hídrico

Para sobrevivir, las plantas han desarrollado diferentes respuestas y adaptaciones ante condiciones de constante déficit hídrico (Nilsen & Orcutt, 1996). Estas adaptaciones se relacionan con una mayor capacidad de tomar agua o con un uso más eficiente de la misma. Algunas plantas han desarrollado el metabolismo C4 y el metabolismo CAM, que les permiten desarrollarse en las zonas más áridas (Lüttge, 2004). Por otro lado, cuando el déficit hídrico ocurre de una forma más atenuada, las plantas sufren un proceso de aclimatación, mostrando efectos sobre el crecimiento, como la disminución de la expansión foliar y el aumento del crecimiento radical (Shao, Chu, Jaleel & Zhao, 2008). Otro mecanismo de resistencia a nivel fisiológico es el cierre de estomas (Taiz & Zeiger, 2006), respuesta mediada por la hormona ácido abscísico (ABA) (Zhang & Outlaw, 2001). Las plantas también responden al estrés por déficit hídrico a nivel celular y molecular (Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki, 2007). Una de las principales respuestas al estrés hídrico es la modificación de la expresión génica, relacionada con la producción de enzimas clave en la vía de síntesis de osmolitos, proteínas con función protectora, enzimas antioxidantes, factores de transcripción y otras proteínas involucradas en las respuestas al estrés hídrico (Zhu Scumaker & Xiong, 2002).

Taiz & Zeiger (2006), consideraron tres líneas de defensa por parte de las plantas, contra la sequía. La primera de ellas es la reducción del área foliar. Las plantas con deficiencias hídricas tienden a rehidratarse por la noche, momento durante el cual se produce el mayor crecimiento foliar. La inhibición de la expansión celular da lugar a una expansión foliar más lenta al inicio de un déficit hídrico. Una menor área foliar transpira menos, lo que le permite conservar de forma eficaz un aporte limitado de agua en el suelo durante un período de tiempo más largo. Por otro lado, la segunda línea de defensa se trata del crecimiento de las raíces más profundas en busca de un suelo con mayor contenido de humedad. La mejora del crecimiento radical en las zonas húmedas del suelo durante el estrés, depende del reparto de los fotoasimilados

a los ápices de las raíces en crecimiento. Por último, como tercera línea de defensa, se encuentra el cierre estomático, el cual protege a la planta contra la desecación inmediata.

2.1.7 Papel del ácido abscísico (ABA)

El ABA regula dos procesos básicos para el desarrollo de las plantas; uno es la maduración y germinación de la semilla (Busk & Pagés, 1998), y del otro lado, está involucrado en el proceso de adaptación de la planta a diferentes tipos de estrés ambiental como el frío, la salinidad y la deshidratación.

El ABA es la principal hormona que confiere tolerancia a la sequía. La sequía provoca el incremento en la biosíntesis y acumulación del ABA, pues activan genes que codifican para las enzimas que participan en la biosíntesis de esta hormona, las que pueden ser catabolizadas al terminar el periodo estresante (Chávez & González, 2009).

En condiciones de sequía, las concentraciones de ABA en la hojas se incrementan. Este incremento del ABA actúa como una señal por lo que puede amplificar la señal inicial e iniciar otra cascada de señalización (Chávez & Ramírez, 2010). La producción de ABA en las raíces y su transporte hacia las hojas constituye un mecanismo de respuesta ante el déficit hídrico del suelo. Es muy conocido el papel del ABA en el cierre estomático para prevenir la desecación (Schachtman & Goodger, 2008).

Desde el punto de vista de la tolerancia a la salinidad y otros tipos de estrés, la función del ABA parece ser la regulación del balance hídrico en la planta y la tolerancia al estrés osmótico. El papel del ABA en la tolerancia al estrés osmótico es bien conocido (Zhu, 2002) y también existen varias evidencias del papel del ABA en el control de la homeostasis iónica. Por ejemplo, el contenido de ABA se incrementó ligeramente solamente en las hojas de los cultivares de arroz tolerantes a la salinidad versus los cultivares sensibles. Este incremento en el contenido de ABA se acompañó por una mejor relación K^+/Na^+ (Bhora,

Dooffling & Dooffling, 1995). También el transporte y la acumulación de K^+ en raíces de plantas superiores está regulado por el ABA.

2.1.8 Intervención de otros reguladores del crecimiento

La síntesis del etileno se incrementa debido a diversos agobios tales como las heridas, la salinidad, la sequía, el frío, el ozono e inundación (Yoo, Cho & Sheen, 2009). La biosíntesis del etileno difiere en cuanto a la tolerancia de la variedad y el grado del déficit hídrico impuesto (Chen, Gong, Chen & Zang, 2002).

El ácido salicílico (AS) también ha demostrado cierto efecto protector contra los factores abióticos estresantes, tales como metales tóxicos, calor, frío, y daño oxidativo. Además el papel del AS en la inducción de la tolerancia a la salinidad se ha investigado en detalle en numerosas especies de plantas (Chávez Suárez, Álvarez Fonseca & Ramírez Fernández, 2012). Además, el AS induce las reacciones protectoras mediadas por el ABA frente al déficit de agua, principalmente por el incremento de la acumulación de prolina. También protege la actividad nitrato reductasa y mantiene el contenido de proteína y nitrógeno e incrementa la clorofila, la tasa fotosintética y la actividad de la RUBISCO en plantas de trigo sometidas a déficit hídrico (Umebese, Olatimilehin & Ogunsusi, 2009).

2.2 Literatura citada

Alcantar González, G.; Trejo Téllez, L. I. & F. C. Gómez Merino. (2016). Nutrición de Cultivos. 2ª ed. Colegio de Postgraduados. 443 p.

Arpaia, M. L., & Menge, J. A. (2004). Mejoramiento de la productividad del palto. Mejoramiento de plantas: selección y evaluación de variedades y portainjertos mejorados. In: 2º Seminario Internacional de Paltos. 29 Septiembre – 1 Octubre, 2004. Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda. Quillota, Chile, pp. 1-8.

Azcón-Bieto, J y M. Talón. (2008). Fundamentos de fisiología vegetal, 2ª

Edición, (pp. 173-474). Nueva York, USA: Interamericana-McGraw-Hill

- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Ben-Ya'acov, A., & Michelson, E. (1995). Avocado rootstocks. *Horticultural Reviews*, 17, 381-429.
- Bohra, J. S., Dörffling, H., & Dörffling, K. (1995). Salinity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) with reference to endogenous and exogenous abscisic acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 174(2), 79-86.
- Burns, R.M., Miner, J.H., Gustafson, C.D., Zentmyer, G.A. & Thorn, W.A. (1960). Correlation of soil series and avocado root rot damage in the Fallbrook area. *California Avocado Society Yearbook*, 44, 110-13.
- Chávez Suárez, L., Álvarez Fonseca, A., & Ramírez Fernández, R. (2012). Notes of the influence of some plant growth regulators in the abiotic stress plant response. *Cultivos Tropicales*, 33(3), 47-56.
- Chávez, L. & González, L. M. (2009). Mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia de las plantas a la salinidad. *ITEA*, 105(4), 231-256.
- Chávez, L. & Ramírez, R. (2010). Mecanismos de transducción de señales en plantas afectadas por salinidad y sequía. *ITEA*, 106(3), 1-13.
- Chen, K. M.; Gong, H. J.; Chen, G. C., & Zhang, L. (2002). ACC and MACC biosynthesis and ethylene production in water stressed spring wheat. *Acta Botanica Sinica*, 44, 775-781.
- Davies, W. J., & Zhang, J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology*, 42, 55-76
- Dunleavy, P. J., & Ladley, P. D. (1995). Stomatal responses of *Vicia faba* L. to indole acetic acid and abscisic acid. *Journal of experimental botany*, 46(1), 95-100.
- Figueiredo, A. C., Barroso, J. G., Pedro, L. G., & Scheffer, J. J. (2008). Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance journal*, 23(4), 213-226.
- FitzPatrick, E. A. (1984). The micromorphology of soils. In *Micromorphology of soils* (pp. 331-357). Springer, Dordrecht.
- Gomes, A. D. S., & Magalhães Jr, A. D. (2004). *Arroz irrigado no Sul do Brasil*. Embrapa Clima Temperado; Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, pp 45-59.

- Hare, P. D., Cress, W. A., & Van Staden, J. (1998). Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, cell & environment*, 21(6), 535-553.
- Heuer, B., & Nadler, A. (1998). Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit. *Plant Science*, 137(1), 43-51.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of crassulacean acid metabolism. *Annal of Botany*, 93, 629-652
- Moreno F., L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179-191.
- Nilsen, E.T. & D.M. Orcutt. (1996). Physiology of plants under stress. Abiotic factors. New York, USA: John Wiley and Sons, 34-41.
- Ober, E. S., & Sharp, R. E. (1994). Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials (I. Requirement for increased levels of abscisic acid). *Plant Physiology*, 105(3), 981-987.
- Quintero Sánchez, R. (2002). El cultivo del aguacate orgánico en México. *México, CESAVESIN*. 110-111 p.
- Rodríguez-Suppo, F. (1982). El aguacate. México, DF: AGT Editor 167 p. ISBN, 1094695493.
- SAGARPA-SIAP (2018). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Servicio de Información y estadística Agroalimentaria y Pesquera (Abril. 27, 2018). Consultado en <http://www.siap.gob.mx/>
- Salazar-García, S. (2002). Nutrición del aguacate, principios y aplicaciones (pp. 165). México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias e Instituto de la Potasa y el Fósforo.
- Salazar-García, S., Borys, M. W., & Enríquez-Reyes, S. A. (1984). Tolerancia de aguacates a condiciones de salinidad progresiva. I. Selección de plantas. *Revista Chapingo* 9(45/46), 9-13.
- Salazar-García, S., Medina-Torres, R., Ibarra-Estrada, M. E., & González-Valdivia, J. (2016). Influence of clonal rootstocks on leaf nutrient concentrations in 'Hass' avocado grown without irrigation. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 22(3), 161-175.
- Salazar-García, S., Velasco-Cárdenas, J. J., Medina-Torres, R., & Gómez-Aguilar, J. R. (2004). Selecciones de aguacate con potencial de uso como portainjertos. I. Prendimiento y crecimiento de injertos. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 27, 23-30.

- Schachtman, D. P. & Goodger, J. Q. (2008). Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*, 13, 281-287.
- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, 331(3), 215-225.
- Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2007). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58(2), 221-227.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). Metabolitos secundarios y defensa de las plantas. In Taiz, L., & Zeiger, E. (Eds.) *Fisiología vegetal* (3ed., pp. 530-580). Dordrecht: Universitat Jaume I.
- Tapia, V.L.M., Vidales, F.I., Larios, G.A., & Hernández, P.A. (2014). Consideraciones hidrológicas del aguacate en Michoacán. Folleto Técnico Núm. 2. . Uruapan, Michoacán, México: SAGARPA – INIFAP. 55 p. ISBN: 978-607-37-0241-46.
- Téliz, D. & A. Mora. 2007. El aguacate y su manejo integrado. 2da edición. Ediciones Mundi-Prensa México, S. A. de C. V., México. 321 p.
- Thomas, S. G., Phillips, A. L., & Hedden, P. (1999). Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin desactivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(8), 4698-4703.
- Umebese, C. E., Olatimilehin, T. O., & Ogunsusi, T. A. (2009). Salicylic acid protects nitrate reductase activity, growth and proline in amaranth and tomato plants during water deficit. *American Journal of Agriculture & Biology Science*, 4(3), 224-229.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, I., & Gil-Pelegrín, E. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 2, (pp.165-192). Madrid, España: Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio del Medio Ambiente.
- Vicente, A., Yuste, J. (2014). Potenciales hídricos de hoja y de xilema: respuesta como indicadores del estado hídrico del viñedo, en cv. Verdejo sometido a diferentes regímenes hídricos en la D.O. Rueda. I Jornadas de Viticultura de la SECH, Logroño, 19-20 noviembre, pp. 317-324.
- Wilkinson, S., & Davies, W. J. (2002). ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, cell & environment*, 25(2), 195-210.

- Yoo, S. D., Cho, Y., & Sheen, J. (2009). Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends in Plant Science*, 14(5), 270-279. Zhang S.Q., & Outlaw, W.H. (2001). Absciscic acid introduced into the transpiration stream accumulates in the guard cell apoplast and causes stomatal closure. *Plant Cell & Environment*, 24, 1045-1054.
- Zhu, J. K. (2002). Salt drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247-273.
- Zhu, J.K.; Scumaker, K.S. & L. Xiong. (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The Plant Cell*, 14, 165-183.

3. PRESELECCIÓN DE PORTAINJERTOS DE AGUACATE EN CONDICIONES DE SEQUÍA PROGRESIVA

RESUMEN

Desde hace años se tiene un gran interés en producir alimentos con una menor cantidad de agua y con ello lograr una mejor eficiencia en el uso de este recurso por los cultivos, en especial del aguacate (*Persea americana* Mill). En diversas investigaciones la búsqueda de portainjertos mejorados se ha intensificado debido a la necesidad de materiales resistentes a ciertos factores edafoclimáticos. Hasta el momento se encuentran preseleccionados algunos materiales como Tochimilco3, Tochimilco 153, Amatenango V4, la mayoría procedentes de Oaxaca, en los cuales se ha observado que tienen características de tolerancia a condiciones de sequía. El presente trabajo se realizó en instalaciones de la Universidad Autónoma Chapingo y Colegio de Postgraduados campus Montecillo. El material vegetal utilizado fueron 84 plantas de aguacate (*Persea americana* Mill.) de la raza guatemalteca, mexicana y antillana, derivadas de semilla injertadas con el cultivar 'Hass' de dos años de edad. Después de mantener las plantas con riego a capacidad de campo, se suspendió el riego hasta observar marchitez temporal. Desde el inicio de la suspensión del riego se determinó diariamente la conductancia estomática para observar alguna diferencia entre los materiales. Después de un período de sequía de 25 días las plantas se agruparon de acuerdo a los días que resistieron sin riego y al mantenimiento de su conductancia estomática, formándose una preselección total de 8 grupos: GRUPO I: con un total de 15 plantas, una tolerancia al estrés hídrico (EH) de 8 días y una conductancia estomática (CE) promedio de $92.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GRUPO II: formado por 7 plantas, EH de 9 días y CE de $71.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GRUPO III: formado por 13 plantas, EH de 10 días y CE de $76.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GRUPO IV formado por 26 plantas, EH de 11 días y CE de $69.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GRUPO V formado por 12

plantas, EH de 13 días y CE de $75.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; el GRUPO VI formado por 4 plantas, EH de 14 días y CE $113.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; el GRUPO VII formado por 3 plantas, EH de 19 días y CE de $95.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; el GRUPO VIII formado por 4 plantas, EH de 25 días y CE de $94.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Después de la identificación de los 8 grupos se seleccionaron las plantas más sensibles, las poco sensibles y las más resistentes a la sequía, con ello se formaron los 3 grupos finales, GRUPO I: sensibles a sequía; GRUPO II: poco sensibles y GRUPO III: resistentes a sequía, cada grupo conformado por 11 plantas. Se concluyó que existen portainjertos de aguacate candidatos a ser usados como individuos derivados de semilla eficientes en el uso del agua, provenientes de genotipos Tochimilco, 'Duke 7', 'Aguilar' y Malinalco, ya que estos mostraron el comportamiento más homogéneo y resistente durante la suspensión de su riego.

Palabras clave: conductancia estomática, tolerancia, sequía progresiva, portainjertos

SUMMARY

For years it has been a great interest to produce food with a smaller amount of water and thus achieve a better efficiency in the use of this resource for crops, especially the avocado (*Persea americana* Mill). In several investigations the search for improved rootstocks has been intensified due to the need for materials resistant to certain edaphoclimatic factors. So far, some materials have been pre-selected, such as Tochimilco 3, Tochimilco 153, Amatenango V4, most of them from Oaxaca, where they have been found to be tolerant under drought conditions. The present work was carried out at "Universidad Autónoma Chapingo and Colegio de Postgraduados". The plant material used was 84 plants of avocado (*Persea americana* Mill.) from the Guatemalan, Mexican and Antillean race, derived from seed and grafted with the cultivar 'Hass' of two years old. After keeping the plants irrigated at field capacity, water was withheld

until temporal wilting was observed. Since water withheld stomatal conductance was measured every day to determine the behavior of the materials to this variable. After 25 days of withholding water, the plants were grouped according to the days they resisted without irrigation and their stomatal conductance behavior, forming a total preselection of 8 groups: GROUP I: with a total of 15 plants, a tolerance to water stress (WS) of 8 days and an average stomatal conductance (SC) of $92.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP II: formed by 7 plants, WE of 9 days and SC of $71.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP III: formed by 13 plants, WE of 10 days and SC of $76.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP IV formed by 26 plants, WE of 11 days and SC of $69.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP V formed by 12 plants, WE of 13 days and SC of $75.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP VI formed by 4 plants, WE of 14 days and SC $113.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP VII formed by 3 plants, WE of 19 days and SC of $95.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; GROUP VIII formed by 4 plants, WE of 25 days and SC of $94.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. After the formation of the 8 groups, the most sensitive, the least sensitive and the most drought resistant plants were selected, thus to form 3 final groups, GROUP I: sensitive to drought; GROUP II: not very sensitive and GROUP III: resistant to drought, each group consisting of 11 plants. It has been concluded that there are avocado rootstocks candidates to be used as seed-derived individuals efficient in the use of water, from Tochimilco, 'Duke 7', 'Aguilar' and Malinalco genotypes, since these showed the most homogeneous and resistant behavior during the period of withholding water.

Keywords: Stomatal conductance, tolerance, progressive drought, rootstocks

INTRODUCCIÓN

Desde hace años se tiene un gran interés en lograr producir alimentos con una menor cantidad de agua y con mayor o igual calidad posible (Quintero-Sánchez, 2002). Hoy en día la escasez de agua es uno de los principales problemas por el cual los cultivos no se desarrollan adecuadamente, esto aunado a la problemática de la sobrepoblación y la hambruna mundial. Lo anterior nos deja la tarea de estudiar el uso eficiente o del agua en los cultivos y uno de los más importantes a nivel mundial es el aguacate (*Persea americana* Mill.). Los productores e investigadores han buscado a través del tiempo “el aguacate perfecto”, siendo ‘Fuerte’ y ‘Hass’ los cultivares de mayor éxito comercial históricamente (Arpaia & Mengel, 2004). El uso de portainjertos ha sido una práctica tradicional con el propósito de dar a la planta características de interés morfoagronómico por lo cual considerables investigaciones se han enfocado en buscar portainjertos de distintivos físicos como de bajo porte o enanizante, resistencia a factores edafoclimáticos como salinidad, sequía, plagas, enfermedades y algunos otros. Entre las causas más críticas que el cultivo del aguacate enfrenta hoy en día se encuentran la falta de agua para su óptimo desarrollo y también por el contrario el exceso de la misma. El primero ya es una realidad en varias áreas del país, por lo que el uso eficiente de este recurso es de gran importancia para toda la cadena productiva del cultivo, además que arriba del 55 % de los huertos establecidos se encuentran en condiciones de temporal en México. En el segundo caso la expansión del cultivo de aguacate en nuevas áreas donde hay exceso de humedad también trae consigo un reto. Por ello se ha dado la tarea de trabajar arduamente en la necesidad de contar con portainjertos selectos tolerantes a dichas adversidades, esto ha sido un factor clave para resolver cualquier problema del suelo en aguacate en el que un sistema radical eficiente a situaciones adversas a la falta de agua sería una solución (Ben-Ya’acov & Michelson, 1995). Hasta el momento se encuentran preseleccionados algunos genotipos como Tochimilco 3, Tochimilco 153, Amatenango V4, y algunos otros procedentes de Oaxaca, en los cuales se ha observado que se perfilan como tolerantes bajo condiciones de sequía. En este

estudio se tuvo como objetivo preseleccionar portainjertos tolerantes a sequía tomando como criterio la conductancia estomática de acuerdo a su comportamiento estomático, utilizando arboles de la raza mexicana y guatemalteca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar y época de experimentación

El presente estudio se realizó en instalaciones de la Universidad Autónoma Chapingo, en un invernadero de cristal dedicado a la conservación de frutales ubicado en el Campo Experimental, Texcoco, Estado de México, durante los meses de febrero de 2016 a julio de 2017.

Procedimiento

Se utilizaron 84 plantas de aguacate (*Persea americana* Mill.) de la raza guatemalteca y mexicana, obtenidas de semilla. Las semillas se colocaron para germinación en tubos blancos de PVC con capacidad de 7.17 L, provistas de un sustrato franco-arenoso. Las plantas se dejaron crecer hasta alcanzar un año de edad para ser sometidas a estrés hídrico hasta su marchitez permanente y así observar su comportamiento para su preselección como portainjertos tolerantes. Después se injertaron con el cultivar Hass y se dejaron crecer dos años más para comenzar con las evaluaciones de las plantas con injerto. Después de mantener las plantas con riego a capacidad de campo, se suspendió el riego en todas las plantas y así observar su comportamiento en los periodos de riego y marchitez temporal con fines de realizar una preselección de los que toleraron las condiciones adversas.

Variables evaluadas

Las evaluaciones se realizaron con base en la variable de mantenimiento de la conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con la ayuda de un porómetro (SC-1 Leaf Porometer ®) diariamente alrededor de las 13:00 horas.

Criterios de preselección

No se realizaron pruebas estadísticas ya que las plantas fueron obtenidas de semillas y mostraron una alta variabilidad aún dentro de las familias. Esta primera etapa fue una preselección en base al criterio de días de tolerancia al estrés hídrico (días sin riego) y a su comportamiento estomático.

RESULTADOS

Los valores de conductancia estomática (CE) fueron variando para cada planta evaluada. De manera general, la CE disminuyó a medida que avanzaban los días sin riego (DSR). El criterio utilizado para considerar el punto donde la planta no podía resistir más sin agua (tolerancia al estrés hídrico) fue cuando la conductancia disminuía drásticamente hasta llegar a valores cercanos a 0, es decir que la planta ya no transpiraba más a través de los estomas, ya que en términos de fisiología vegetal las plantas dejan de transpirar ante una situación de estrés para exclusivamente conservar agua para funciones esenciales. Al finalizar el periodo de sequía, se realizó una preselección de plantas, a partir de su respuesta a la CE y a los DSR para clasificar los genotipos según su tolerancia al estrés hídrico. Del total de plantas se formaron ocho grupos (Cuadro 1). Las plantas de los Grupos I, II, III y IV se mantuvieron tolerantes a la falta de agua por unos 8, 9, 10 y 11 días, respectivamente (Figuras 1 y 2); mientras que las plantas de los Grupos V, VI, VII y VIII mostraron mayor tolerancia a la falta de agua, soportando 13, 14, 19 y 25 días, respectivamente (Figuras 3 y 4). La conductancia estomática es una variable que se encuentra

estrechamente relacionada con el estado hídrico del suelo, más que con el de las hojas y la única parte de la planta que puede verse directamente afectada por el estado hídrico del suelo es el sistema radical (Taiz & Zeiger, 2006).

Cuadro 1. Agrupamiento de plantas de aguacate injertadas con ‘Hass’ de acuerdo a su comportamiento durante un proceso de sequía de 25 días.

Grupo	Total de plantas	Plantas en el grupo	Tolerancia al estrés hídrico (días)	Conductancia estomática promedio ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
I	15	72J, 85J, 55J, 15J, 75J, 6J, 64J, 51J, 12J, 71J, 78J, 83J, 80J, 11J, 92J	8	92.4
II	7	93J, 39J, 69J, 57J, 45J, 70J, 77J	9	71.7
III	13	34J, 81J, D8, 16J, 61J, 2J, 32J, 84J, 31J, 100J, 28J, 17J, D3	10	76.8
IV	26	49J, 35J, 68J, 29J, D2, 74J, 88J, 98J, 63J, 20J, 101J, 19J, 91J, 66J, 73J, 90J, 60J, 97J, 10J, 7J, 50J, 95J, D1, 58J, 41J, 65J	11	69.8
V	12	22J, 33J, 102J, 94J, 120, 86J, 4J, D9, 27J, 59J, 89J, 36J	13	75.8
VI	4	37J, 67J, D6, D7	14	113.2
VII	3	44J, 79J, 62J	19	95.6
VIII	4	26J, 46J, 76J, 56J	25	94.3

Después de la formación de los ocho grupos se seleccionaron las plantas más sensibles al estrés, las poco sensibles y las más resistentes, de acuerdo a los días en estrés hídrico (días sin riego). Con ello se formaron tres grupos finales, con 11 plantas por grupo (Cuadro 2).

Cuadro 2. Agrupamiento de plantas de aguacate injertadas con ‘Hass’ de acuerdo a su tolerancia a la sequía.

Grupo	Genotipos
I: Sensibles	72J, 85J, 55J, 15J, 75J, 6J, 64J, 12J, 71J, 92J, 51J
II: Poco tolerantes	49J, 35J, 29J, 63J, 20J, 19J, 73J, 60J, 7J, 95J, 65J
III: Resistentes	27J, 120, 22J*, 37J, D7, 67J, 44J, 62J, 79J, 76J, 56J

Los genotipos que mostraron mayor resistencia (días sin riego) al estrés fueron las plantas 27J, 120, 22J, 37J, D7, 67J, 44J, 62J, 79J, 76J y 56J; por el contrario los que mostraron menor resistencia (días sin riego) al estrés fueron las plantas 72J, 85J, 55J, 15J, 75J, 6J, 64J, 12J, 71J, 92J y 51J.

Después de un riego de recuperación algunos genotipos mostraron un comportamiento de marchitez en hojas por lo que se especula que estas no solamente son resistentes al estrés hídrico sino que a su vez demasiado sensibles al contacto inmediato con el agua después de un período de sequía.

Con la formación de los últimos tres grupos y un total de 33 plantas se continuó por someterlas nuevamente a otro ciclo de sequía y realizar nuevas evaluaciones morfo-fisiológicas más escrupulosas en hojas, tallos y suelo.

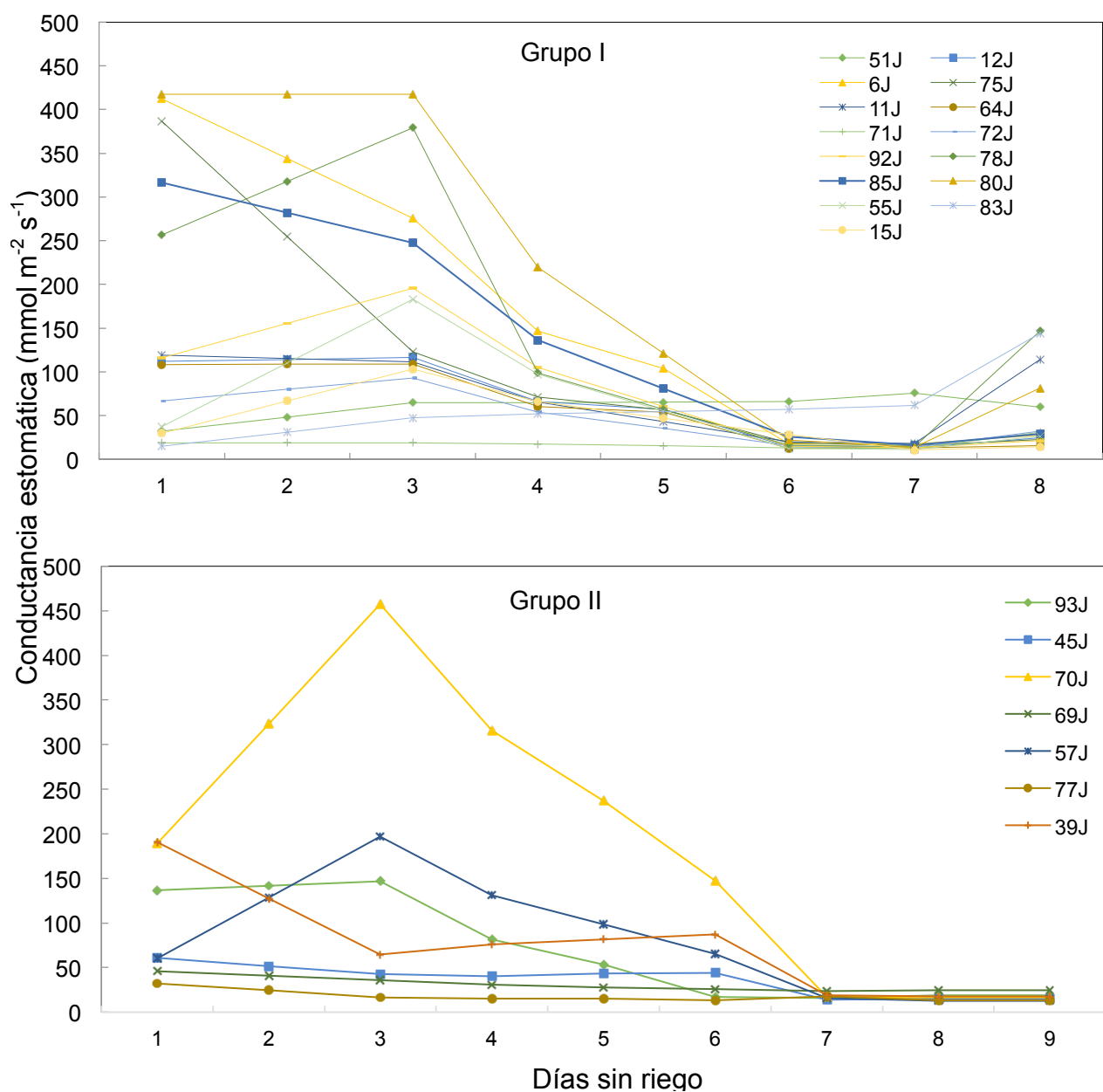


Figura 1. Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos I y II. Cada valor representa la conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) registrada cada día de medición.

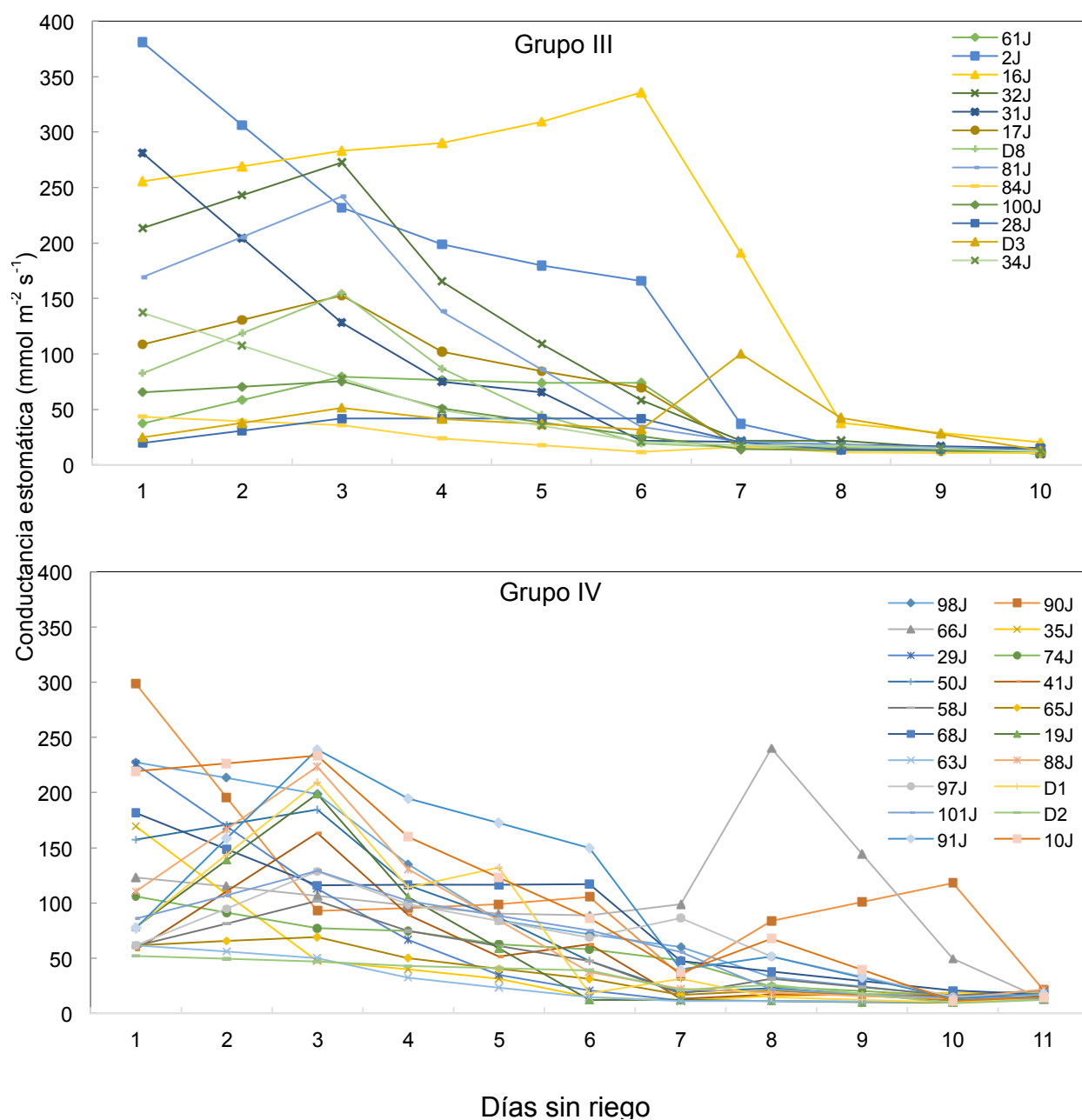


Figura 2. Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos III y IV. Cada valor representa la conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) registrada cada día de medición.

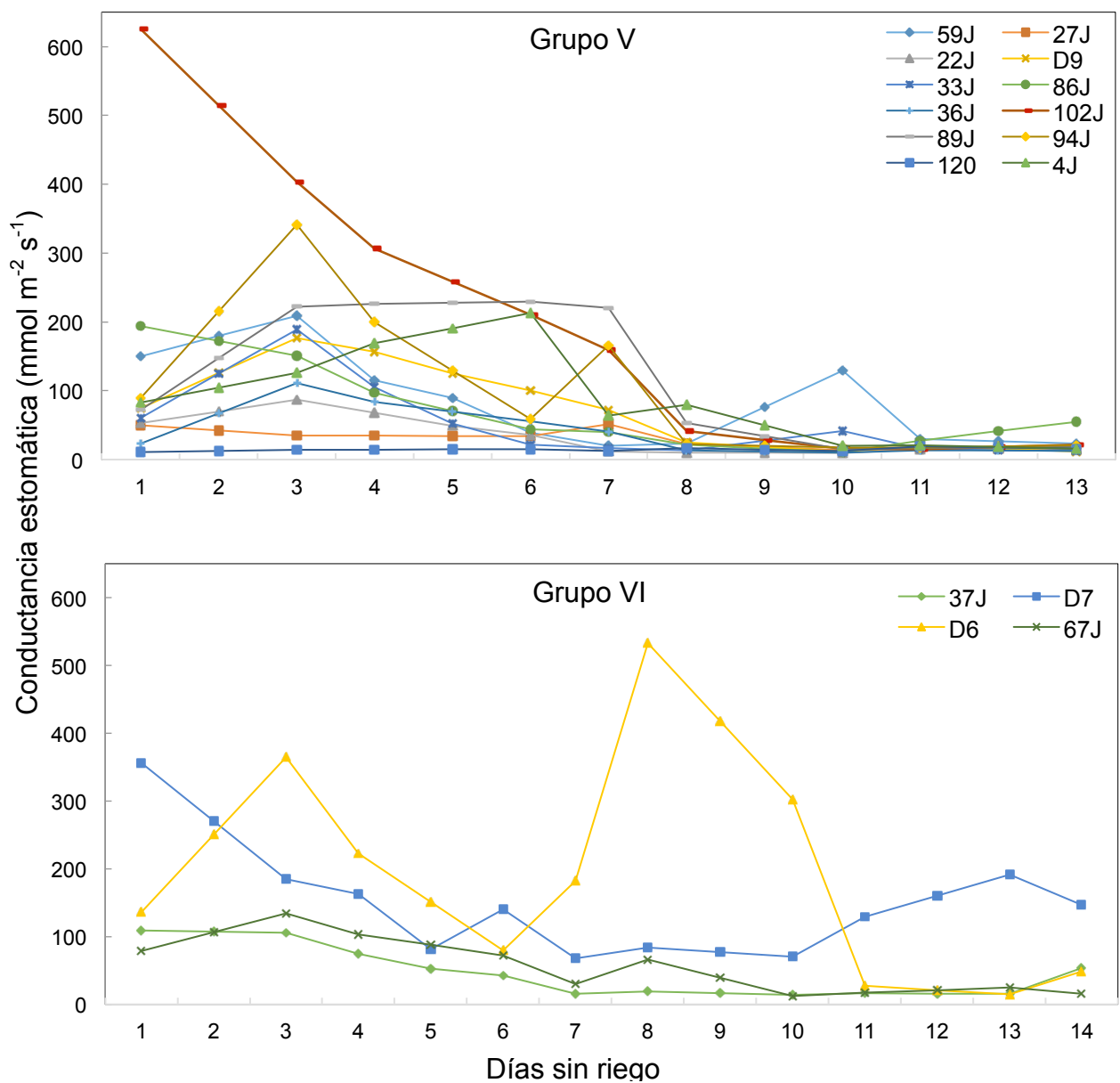


Figura 3. Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' los grupos V y VI. Cada valor representa la conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) registrada cada día de medición.

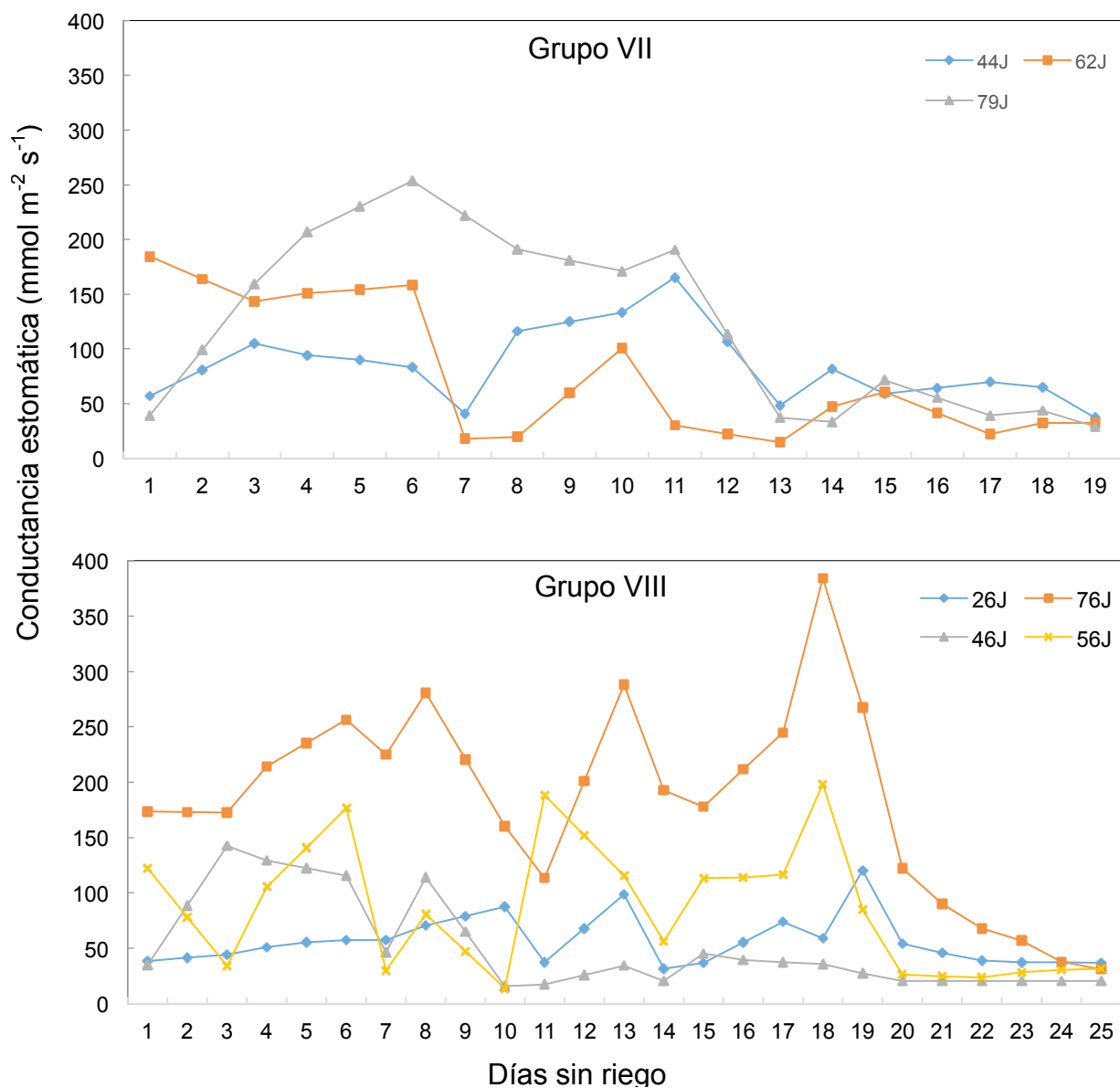


Figura 4. Efecto de la suspensión del riego en la conductancia estomática de los genotipos de aguacate injertados con 'Hass' de los grupos VII y VIII. Cada valor representa la conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) registrada cada día de medición.

DISCUSIÓN

La evaluación de las plantas en base a su comportamiento de conductancia estomática y tolerancia de días sin riego dio lugar a la separación de los grupos en I, II, III, IV, V, VI, VII y VIII, mientras los días avanzaban la conductancia estomática disminuía, lo que indicó un efecto fisiológico normal en plantas debido al estrés, los estomas se cerraron para evitar la pérdida de agua por transpiración y así regular sus demás funciones fisiológicas. Chaves *et al.*, (2003), mencionan que el estrés por sequía induce el cierre de estomas en las hojas de varias especies de plantas, a través de este mecanismo, las plantas son capaces de restringir la pérdida de agua por medio de la transpiración. Esta respuesta está asociada con la pérdida de turgencia de la hoja o potencial hídrico.

Las plantas de los grupos I, II y III mostraron la mayor sensibilidad a la suspensión del riego debido a que disminuyó drásticamente la conductancia estomática desde los 5 a 6 días de suspensión del riego, así hasta tolerar los 8, 9 y 10 días sin riego respectivamente cada grupo. Por su parte, Figuereido *et al.*, (2008), encontraron que en condiciones de sequía la conductancia estomática disminuye en función de la disminución del potencial hídrico de la hoja. En las plantas de los grupos IV, V y VI también se observó una caída de la conductancia alrededor de los 5 – 6 días de la suspensión del riego, sin embargo, a diferencia de los grupos I, II y III estos grupos conservaron una conductancia muy baja y la mantuvieron así hasta los 11, 13 y 14 días sin riego respectivamente. Esto indicó un comportamiento constante de tolerancia al estrés y no un cierre estomático inmediato como en las plantas de los demás grupos.

En las plantas del Grupo VII se observa una variabilidad en la conductancia estomática, incrementa y disminuye pero nunca una caída drástica, hasta después de los 15 días sin riego donde se mantiene estable con una conductancia baja alrededor de los $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Al igual las plantas del

grupo VIII, se mantienen estables con frecuencias altas y bajas en la conductancia, hasta después de los 20 días sin riego comienza a haber una disminución considerable, lo que indica que las plantas de los grupos VII y VIII no solo son buenos candidatos a la tolerancia a la sequía sino que también activan su ajuste osmótico durante el estrés para no decaer inmediatamente, ello confirma lo sugerido por Taiz & Zeiger (2006) de que el mantenimiento de la turgencia facilita conductancias estomáticas más altas a potenciales hídricos menores, lo que sugiere que el ajuste osmótico es una aclimatación que mejora la tolerancia a la desecación.

Las plantas de los grupos VII y VIII mostraron la mayor tolerancia al estrés, esto pudo deberse a que la señalización del ABA a los estomas tardó alrededor de los 25 días, lo que indica que las plantas de este grupo pueden tolerar durante todo este tiempo el estrés, aún con una conductancia estomática baja y por lo tanto una concentración alta de ABA.

Todas las plantas durante el desarrollo de la preselección mostraron una disminución de su conductancia estomática conforme al paso de los días; cabe señalar que esta respuesta fisiológica está entre las características normales que protegen a las plantas de una desecación inmediata, Taiz & Zeiger (2006) consideraron que el cierre estomático puede ser considerado como la tercera línea de defensa contra la sequía.

Se sabe que la conductancia estomática está más relacionada con el estado hídrico del suelo que con el de las hojas y que la única parte de la planta que puede verse directamente afectada por el estado hídrico del suelo es el sistema radical, ya que con una única zona deshidratada del sistema se puede provocar el cierre estomático (Azcon-Bieto, 2009), por lo que es recomendable que para reforzar los resultados obtenidos al evaluar variables como la conductancia de los estomas, se realicen a la vez pruebas de potenciales hídricos del suelo y así poder dar más peso a la influencia de la cantidad de agua disponible en el suelo sobre la respuesta de los estomas.

Todos los genotipos se encontraban injertados con la variedad Hass, por lo que presentaban hojas con gran cantidad de ceras y tricomas pubescentes en el envés (característica normal de este cultivar). Durante el estrés hídrico es normal la acumulación de ceras protectoras en la hipodermis en especial de suberina ya que este lípido impermeable aumenta la resistencia al flujo de agua (Taiz & Zeiger, 2006) y del engrosamiento de la cutícula para evitar la pérdida de agua por transpiración. Podría resultar interesante evaluar la acumulación de estas sustancias cerosas protectoras de las hojas para investigaciones futuras.

CONCLUSIONES

Los portainjertos de los grupos VII y VIII se muestran como los más tolerantes a la sequía, mientras que lo más sensibles son los portainjertos pertenecientes al Grupo I, II y III.

Existen portainjertos de aguacate candidatos a ser usados como portainjertos de 'Hass' que son capaces de tolerar condiciones sin ausencia de riego hasta 25 días, provenientes de genotipos 'Tochimilco', 'Duke 7', 'Aguilar' y Malinalco, ya que mostraron el comportamiento más homogéneo y resistente durante la suspensión de su riego.

LIETRATURA CITADA

- Barrientos Priego, A. F., & Rodríguez Ontiveros, J. L. (1994). Respuesta de plantas de aguacate cv. Hass bajo condiciones de sequía. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 1(2), 191-198.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Davies, W. J., & Zhang, J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology*, 42, 55-76
- Dunleavy, P. J., & Ladley, P. D. (1995). Stomatal responses of *Vicia faba* L. to indole acetic acid and abscisic acid. *Journal of experimental botany*, 46(1), 95-100.
- Figueiredo, A. C., Barroso, J. G., Pedro, L. G., & Scheffer, J. J. (2008). Factors

affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance journal*, 23(4), 213-226.

Gomes, M.M., Lagoa, A.M., Medina, C.L., Machado, E.C. & M. A. Machado. (2004). Interactions between leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid content of orange trees submitted to drought stress. *Braz. J. Plant Physiol.* 16, 155–161.

Hetherington, A. M. 2001. Guard cell signaling. *Cell*, 107:711-714

Heuer, B., & Nadler, A. (1998). Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit. *Plant Science*, 137(1), 43-51.

Lafitte, R., Blum, A., & Atlin, G. (2003). Using secondary traits to help identify drought-tolerant genotypes. In K.S. Fischer, R. Lafitte, S. Fukai, G. Atlin, & B. Hardy (Eds.) *Breeding rice for drought-prone environments* (pp. 37-48). Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute.

Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Lopes, C and Chaves, M. M. 2002. Limitation to leaf photosynthesis in field grown grape vine under drought-Metabolic and modeling approaches. *Funct. Pl. Biol.*, 29:451-459

Moreno F., L. P. (2009). Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179-191.

Ober, E. S., & Sharp, R. E. (1994). Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials (I. Requirement for increased levels of abscisic acid). *Plant Physiology*, 105(3), 981-987.

Reynolds, M. P., Balota, M., Delgado, M. I. B., Amani, I., & Fischer, R. A. (1994). Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Functional Plant Biology*, 21(6), 717-730.

SAGARPA-SIAP (2018). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Servicio de Información y estadística Agroalimentaria y Pesquera (Abril. 27, 2018). Consultado en <http://www.siap.gob.mx/>

Salazar-García, S., Medina-Torres, R., Ibarra-Estrada, M. E., & González-Valdivia, J.. (2016). Influence of clonal rootstocks on leaf nutrient concentrations in 'Hass' avocado grown without irrigation. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 22(3), 161-175. <https://dx.doi.org/10.5154/r.rchsh.2015.06.013>

Salazar-García, S., Velasco-Cárdenas, J. J., Medina-Torres, R., & Gómez-Aguilar, J. R. (2004). Selecciones de aguacate con potencial de uso como portainjertos. I. Prendimiento y crecimiento de injertos. *Revista*

Fitotecnia Mexicana, 27, 23-30.

- Thomas, S. G., Phillips, A. L., & Hedden, P. (1999). Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(8), 4698-4703.
- Vicente, A., Yuste, J. (2014). Potenciales hídricos de hoja y de xilema: respuesta como indicadores del estado hídrico del viñedo, en cv. Verdejo sometido a diferentes regímenes hídricos en la D.O. Rueda. I Jornadas de Viticultura de la SECH, Logroño, 19-20.
- Wilkinson, S., & Davies, W. J. (2002). ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, cell & environment*, 25(2), 195-210.
- Zhu, J. K. (2002). Salt drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247-273.
- Zhu, J.K.; Scumaker, K.S. & L. Xiong. (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The Plant Cell*, 14, 165-183.

4. COMPORTAMIENTO DE PORTAINJERTOS SOMETIDOS A SEQUÍA PROGRESIVA

RESUMEN

Entre los factores más críticos que el cultivo del aguacate enfrenta hoy en día en diversas áreas productoras del país es el abastecimiento óptimo de agua para su desarrollo. En México aún existen huertos establecidos en condiciones de temporal, también se ha comenzado a cultivar aguacate en nuevas zonas donde se ha requerido un mayor abastecimiento de agua, por lo que un factor clave para resolver las dificultades en la humedad del suelo sería contar con un sistema radical eficiente a las situaciones adversas. Hasta el momento se encuentran preseleccionados genotipos como Tochimilco, 'Duke 7', 'Aguilar' y Malinalco los cuales han mostrado una mayor homogeneidad y tolerancia durante déficit hídrico. El estudio se realizó en la Universidad Autónoma Chapingo y en el Colegio de Postgraduados campus Montecillo. El objetivo fue evaluar el comportamiento de los ocho grupos preseleccionados en el estudio anterior y comprobar su estabilidad y correcta agrupación. Para ello se evaluaron aspectos fisiológicos como el potencial hídrico, concentración de fitohormonas e intercambio de gases durante tres distintas condiciones: riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente. Para la evaluación de los resultados obtenidos se realizó una prueba de comparación de medias de Tukey (5 %), también se realizó un análisis canónico discriminante en cada una de las condiciones para elegir las variables con mayor variabilidad y significancia. Para la condición de sequía los individuos concentraron una mayor acumulación de ABA, prolina, tasa de transpiración y conductancia estomática en comparación a los individuos en riego. Los individuos tuvieron una correcta preclasificación en condiciones de riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente durante la preselección con un 81.8, 97.7 y 81.8 % respectivamente. Los portainjertos del grupo V se perfilaron como buenos candidatos tolerantes al estrés hídrico por su comportamiento de tolerancia a la

sequía durante 21 días.

Palabras clave: tolerancia al estrés, sequía, fitohormonas, intercambio de gases

SUMMARY

One of the most critical factors of avocado cultivation today is the optimal water supply for its development. In Mexico there are still established orchards in rainy season conditions. Avocado cultivation has also begun in new areas where a greater water supply has been required, so a key factor in resolving soil moisture difficulties would be to have an efficient radical system to adverse situations. So far, genotypes such as Tochimilco, 'Duke 7', 'Aguilar' and Malinalco have been pre-selected, which have shown greater homogeneity and tolerance during water deficit. The study was carried out at the Chapingo Autonomous University and at the Postgraduate College at Montecillo campus. The objective was to evaluate the behavior of the eight groups preselected in the previous study and to verify their stability and correct grouping. To this end, physiological aspects such as water potential, phytohormone concentration and gas exchange were evaluated during three different conditions: irrigation at field capacity, temporary wilting point and permanent wilting point. For the evaluation of the results obtained, a comparison test of Tukey's means (5 %) was carried out. A discriminant canonical analysis was also performed in each of the conditions to choose the variables with greater variability and significance. For the drought condition, individuals concentrated a greater accumulation of ABA, proline, transpiration rate and stomatal conductance compared to the individuals in irrigation. The individuals had a correct pre-classification under irrigation conditions at field capacity, temporary wilting point and permanent wilting point during the pre-selection with 81.8, 97.7 and 81.8 % respectively. The rootstocks of group V emerged as good candidates tolerant to water stress due to their behavior of drought tolerance for 21 days.

Key words: stress tolerance, drought, phytohormones, gas exchange

INTRODUCCIÓN

La productividad del aguacate se ve limitada por diversos factores edafoclimáticos, entre ellos, la sequía es un problema no solo en México sino de importancia mundial (Salazar-García, Medina-Torres, Ibarra-Estrada & González-Valdivia, 2016). En la mayoría de los países productores de aguacate se realizan riegos para complementar la necesidad de agua del cultivo, sin embargo, México cuenta con más de 111,000 ha de huertos de aguacate sin este elemento (SAGARPA-SIAP, 2018). A pesar de ello, no se han realizado suficientes investigaciones de portainjertos de aguacate tolerantes al estrés hídrico que puedan ser una opción ante las situaciones adversas del cultivo (Salazar-García *et al.*, 2016).

Además, la escasez de agua para la agricultura se ve considerablemente agravada por la variación de las precipitaciones interanuales y su distribución anual debido al cambio climático, afectando los rendimientos y la calidad de los cultivos en general. En el caso del cultivo del aguacate es el agua un recurso fundamental para su productividad y desarrollo por lo que es necesario obtener portainjertos candidatos con características tolerantes a la sequía que resuelvan las dificultades del suelo a las que se enfrentan los productores actualmente.

Por otro lado, las plantas poseen mecanismos de aclimatación que se activan en respuesta al estrés hídrico (Moreno, 2009). El estrés por sequía ha sido estudiado en otros cultivos y se ha demostrado que este factor induce el cierre de estomas en las hojas de varias especies de plantas, restringiendo la pérdida de agua por medio de la transpiración (Maroco *et al.*, 2002). Este cierre de estomas está relacionado con el contenido de humedad del suelo y es una respuesta química, mediada por el ABA, producida por la deshidratación de las raíces (Davies & Zhang, 1991; Hetherington, 2001).

Otras respuestas comunes en plantas sometidas a estrés hídrico son el aumento de la concentración de compuestos como la prolina, que ayuda a reducir las lesiones celulares a través de modificaciones en el proceso de

regulación osmótica; de manera general, el balance de hormonas se ve modificado, un incremento en el contenido de ABA en la hoja es acompañado de una leve disminución del contenido de AIA y AG₃ y una fuerte caída del contenido de zeatina (Figueiredo *et al.*, 2008)

Para la obtención de portainjertos a partir de semillas, (Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín, 1983) sugieren que se realice una preselección de genotipos en estado de plántula con base en la densidad estomática. Por ello, a partir de grupos preseleccionados de portainjertos de aguacate (*Persea americana* Mill) obtenidos de semilla, se tiene la premisa de que en al menos uno de estos grupos de estudio haya portainjertos candidatos a ser tolerantes a la sequía. El objetivo del trabajo fue evaluar el comportamiento de portainjertos de aguacate injertados con el cultivar Hass sometidos a sequía progresiva. Para ello se evaluaron, en grupos preseleccionados, variables fisiológicas de respuesta bajo las condiciones de riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar y época de experimentación

El presente estudio se realizó en instalaciones de la Universidad Autónoma Chapingo, en un invernadero de cristal dedicado a la conservación de frutales ubicado en Campo Experimental y en el laboratorio de Biofísica y Fisiología Vegetal del Posgrado en Botánica del Colegio de Posgraduados, ambos en Texcoco, Estado de México durante los meses de agosto a diciembre de 2017.

Tratamientos

Se utilizó la variedad 'Hass' injertada sobre diferentes portainjertos preseleccionados de un experimento previo por su tolerancia a días sin riego y por su conductancia estomática. Durante la preselección quedaron establecidos los tres grupos en “sensibles a sequía”, “poco tolerantes a sequía” y “resistentes a sequía” con base a su resistencia de días sin riego, con un total de 11 plantas en cada grupo.

Para poder realizar las evaluaciones del comportamiento de la preselección de genotipos se necesitó una cantidad mayor de plantas y mayor homogeneidad en cada grupo, por lo que quedaron establecidos los grupos finales para la evaluación de su comportamiento de la siguiente manera:

Grupo I: Conformado por un total de 20 plantas seleccionadas de los grupos I, II y III de la preselección, con un promedio de 9 DSR (días sin riego). Se evaluaron 10 plantas sin riego (sequía) 5 con conductancia estomática alta y 5 con conductancia estomática baja; igualmente con riego se evaluaron 10 plantas (5 con conductancia estomática alta y 5 con conductancia estomática baja), con el fin de homogeneizar el experimento y analizar la comparación entre ambas situaciones: con y sin estrés hídrico (Cuadro 3).

Grupo II: Conformado por un total de 20 plantas seleccionadas de los grupos IV, V y VI de la preselección, con un promedio de 12.6 DSR. Se evaluaron 10 plantas sin riego (sequía) 5 con conductancia estomática alta y 5 con conductancia estomática baja; y con riego se evaluaron igualmente 10 plantas (5 con conductancia estomática alta y 5 con conductancia estomática baja) (continuación Cuadro 3).

Grupo III: Conformado únicamente por 4 plantas seleccionadas de los grupos VII y VIII, con un promedio de 22 DSR. Estos genotipos fueron de interés especial por resistir el mayor tiempo (días sin riego) en estrés hídrico durante la preselección, por lo que se evaluaron nuevamente en condiciones de sequía

para confirmar la estabilidad del comportamiento de resistencia (continuación Cuadro 3).

Cuadro 3. Preselección de portainjertos de aguacate injertados con ‘Hass’ y agrupación final para su evaluación en base al comportamiento de la tolerancia a la sequía (días sin riego) y cierre estomático.

GPS	DSR	ID	CE	GF	CH	ID	CCE	CE
I	8	72J	48.8	I	R			
		85J	141.8			72J		48.8
		55J	66.7			55J		66.7
		15J	45.7			15J	CE	45.7
		75J	118.7			71J	BAJA	18.2
		6J	168.2			69J		31
		64J	60.2					
		51J	59.5			75J		118.7
		12J	64.6			78J		160.7
		71J	18.2			80J	CE	213.7
		78J	160.7			11J	ALTA	75.8
		83J	57.8			57J		80.2
		80J	213.7					
		11J	75.8					
		92J	85.3					
		93J	70.1					
		39J	75.6					
II	9	69J	31	S	E			
		57J	80.2			83J		57.8
		45J	36.3			51J	CE	59.5
		70J	191.1			12J	BAJA	64.6
		77J	17.8					
III	10	34J	48.9	Q	U	45J		36.3
		81J	94.3			77J		17.8
		D8	56.2					
		16J	202.1			85J		141.8
		61J	45.7			92J	CE	85.3
		2J	154.2			39J	ALTA	75.6
		32J	113.1			70J		191.1
		84J	22.1			6J		168.2
		31J	84.6					
		100J	37.8					
		28J	28.1					
		17J	70.2					
		D3	40.8					
IV	11	49J	14.7	II	R			
		35J	44.8					
		68J	86.3			35J		44.8
		29J	62.5			D2	CE	32.5
		D2	32.5			63J	BAJA	26.8
		74J	54.1			58J		48.8
		88J	76.8			65J		36.1
		98J	97.9					
		63J	26.8			68J		86.3

Cuadro 3. Continuación

		20J	23.9			98J	CE	97.9
		101J	64.6			91J	ALTA	104.3
		19J	59			66J		106.1
		91J	104.3			90J		113.2
		66J	106.1					
		73J	13.6					
		90J	113.2					
		60J	14.9					
		97J	67.3					
		10J	110.8					
		7J	15.6					
		50J	77.2			22J		34.7
		95J	17.5	S		27J	CE BAJA	29.5
		D1	70.7			36J		40.5
		58J	48.8	E		37J		47.1
		41J	55.5			67J		57.8
		65J	36.1	Q				
V	13	22J	34.7					
		33J	53.4	U		102J		201.5
		102J	201.5			4J	CE	88.8
		94J	101.4	Í		59J	ALTA	85.4
		120	14.6			89J		115.5
		86J	72.4	A		D7		151.6
		4J	88.8					
		D9	71.8					
		27J	29.5					
		59J	85.4					
		89J	115.5					
		36J	40.5					
VI	14	37J	47					
		67J	57.8					
		D6*	196.5					
		D7	151.6					
VII	19	44J	85.5	III	S	44J		85.5
		79J	124.6		E	79J		124.6
		62J	76.6		Q	62J		76.6
VIII	25	26J	56.6		U	76J		184.1
		46J	51.2		Í			
		76J	184.1		A			
		56J	85.4					

GPS: Grupo de plantas pre-selección; DSR: Días sin riego; ID: Identificación de planta; CE: Conductancia estomática $\text{mmol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; GP: Grupo final para evaluación del comportamiento; CH: Condición de humedad; CCE: Condición de conductancia estomática.

Para determinar los estados hídricos del suelo capacidad de campo (CC), punto de marchitez temporal (PMT) y punto de marchitez permanente (PMP) se tomaron los siguientes criterios.

Por capacidad de campo se entiende la cantidad de agua máxima que el suelo puede retener y que depende directamente del tipo de suelo y textura; por lo tanto al comienzo del experimento (día 0) todas las 44 plantas fueron regadas hasta su punto de CC. En este punto se tomaron mediciones de los potenciales hídricos (Ψ_w) de hojas y suelo, se obtuvieron muestras de hoja para determinación de reguladores del crecimiento y prolina. El punto de marchitez temporal es el agua retenida entre CC y PMP o el punto en el que la planta presenta marchitez de medio día. Durante el experimento se definió que el PMT sería a partir de que la conductancia estomática bajara un 50%, ya que el cierre estomático es la señal de defensa de las plantas contra el estrés hídrico. Al igual que en CC se evaluaron las variables de Ψ_w de hojas y suelo, reguladores del crecimiento y prolina. El punto de marchitez permanente es el contenido de agua retenida a una tensión de 1.5 MPa siendo este el límite hasta el cual una planta puede extraer agua. Durante el experimento se determinó que el PMP fuera a partir de que la conductancia fuese menor a 20 o cercana 0 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Al igual que en CC y PMT, en el PMP se evaluaron las variables de Ψ_w de hojas y suelo, reguladores del crecimiento y prolina (Figura 5).



Figura 5. Estado en hojas de acuerdo con el transcurso de suspensión del riego: a) riego a capacidad de campo, b) punto de marchitez temporal, c) punto de marchitez permanente.

Intercambio de gases

Las variables de tasa de asimilación de CO_2 , tasa de transpiración, conductancia estomática, concentración interna de CO_2 y temperatura de la hoja, se determinaron con la ayuda de un analizador de gases en el espectro infrarrojo (CID BIO-SCIENCE modelo CI-340). Las mediciones se realizaron todos los días a partir de las 12:00 horas, momento en el que se obtenía la mayor radiación solar (Figura 6).



Figura 6. A) Analizador de gases en el espectro infrarrojo; B) Toma de datos en hojas.

Densidad e Índice estomático

Para esta variable se seleccionó y etiquetó una hoja madura y completamente expandida, esto al final del tratamiento de sequía (PMP). Sobre la hoja seleccionada del lado del envés se untó por secciones pasta de silicón Exactodent[®] y se esperó 20 minutos a su secado. Después se obtuvo la impresión desprendiendo cuidadosamente la pasta de la hoja (negativo) la cual se barnizó con esmalte transparente de uñas “Organic”, se extrajo por secciones la capa barnizada seca (positivo) con la ayuda de agujas y pinzas de disección, por último, se colocó sobre un portaobjetos previamente etiquetado

para no perder la identidad de la muestra. Las características de estomas (frecuencia estomática, frecuencia de células epidérmicas y longitud) se evaluaron en diez campos (40X de objetivo y 10X de ocular), Se obtuvieron imágenes digitales con una cámara Motic 580, con un adaptador de 12 mm adaptada a microscopio Olympus modelo B3 Professional Series® a 10 y 40x de objetivo y 10x de ocular, las cuales se examinarán de acuerdo al programa de procesamiento de imagen digital ImageJ (Figura 7).

El índice estomático se calculará a partir de la siguiente expresión: $IE = \left[\frac{FE}{FE + FCE} \right] \times 100$. Donde IE= índice estomático, FE= frecuencia estomática, FCE= frecuencia de células epidérmicas.

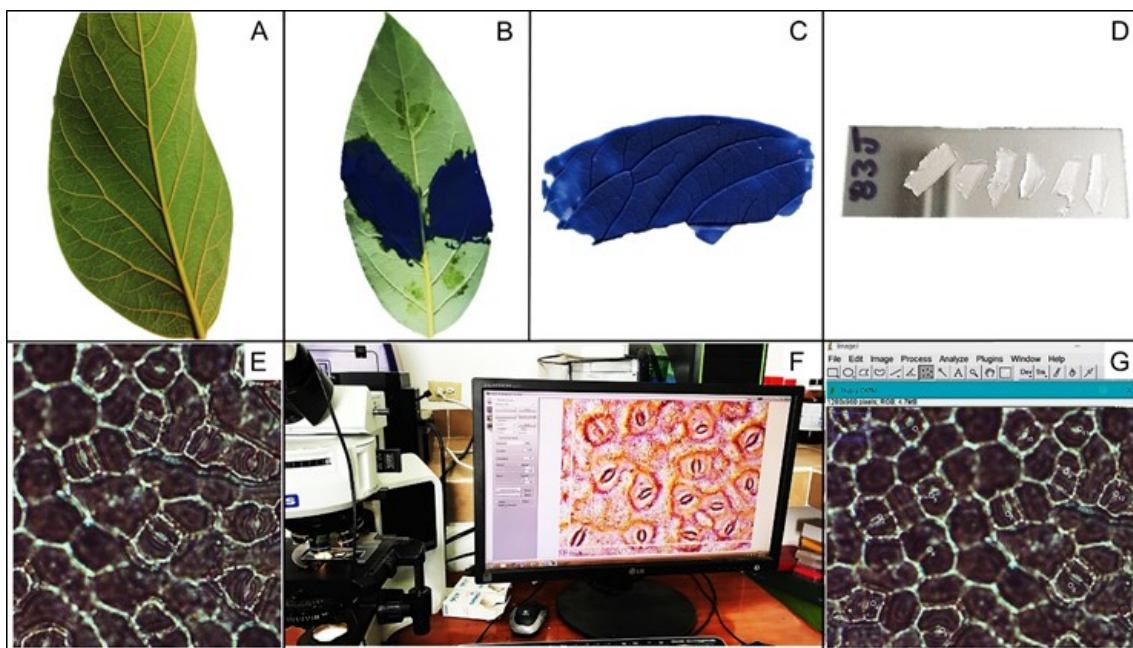


Figura 7. Diagrama del procedimiento de impresiones de estomas en epidermis de hojas de aguacate. A) envés de la hoja limpio y libre de residuos, b) pasta exactodent en el envés de la hoja. C) negativo de la impresión, d) impresiones de barniz postradas en un portaobjetos, e) observación en microscopio a 40x, f) cámara motic adaptada a la computadora, g) programa ImageJ para la realización del conteo y medición de estomas.

Potencial hídrico Ψ_w

El potencial hídrico se determinó en hojas a las cuales se les hizo un corte fino y rápido en el peciolo de forma diagonal para romper la tensión de la columna de agua. Después de separadas las hojas, se colocaron dentro de una cámara tipo Scholander y se observó la presión que alcanzó cada peciolo para obtener la salida de savia. Esta variable se evaluó en los tres períodos (CC, PMT y PMP) del experimento. También se determinó el potencial de agua en el suelo, se tomaron dos muestras de cada maceta, cada muestra a diferente profundidad (10 y 25 cm respectivamente). Cada muestra se incubó por un período de tres horas dentro de una cámara psicrométrica C-52r (WESCOR[®]), posteriormente se conectaron a un microvoltmetro (HR-33T Dew Point Microvoltmeter WESCOR[®]) y se determinó el potencial de agua por el método de punto de rocío. El muestreo de cada maceta se realizó en los tres períodos (CC, PMT y PMP) del experimento.

Apariencia de las hojas

Para esta variable se utilizó la siguiente escala hedónica: 1= turgencia completa, 2= turgencia parcial, 3= pérdida de turgencia, 4= marchitez, 5= marchitez permanente. Se evaluó en base a la observación directa diariamente a las 8:00 horas. Esta variable se evaluó en los tres períodos (CC, PMT y PMP) del experimento.

Contenido de prolina

Para determinar el contenido de prolina acumulado se utilizó el método de determinación rápida de prolina libre para estudios de estrés hídrico de Bates *et al.*, (1973). Al final del período de sequía las hojas seleccionadas se colocaron en bolsas de tela magitel e inmediatamente se introdujeron en nitrógeno líquido después de su corte, posteriormente, se les introdujo en un liofilizador MOD 7670520 LABCONCO[®] por 48 horas, transcurrido este tiempo las muestras se

maceraron en un mortero hasta pulverizar cada una y fueron colocadas en un vial de 2 mL identificado.

Se pesó 0.20 g de material vegetal liofilizado, esta cantidad se determinó realizando una prueba previa para determinar la muestra mínima necesaria para detectar prolina. Cada muestra pesada se vació en un mortero y se maceró con 5.0 mL de ácido sulfosalicílico al 3 %. El macerado de cada muestra se filtró a través de un embudo y se esperó hasta que escurriera a tubos de ensayo previamente colocados debajo de cada embudo. Sobre una gradilla se pusieron una serie de tubos de ensayo etiquetados con la referencia de cada una de las muestras y se colocaron 2 mL de ninhidrina ácida, 2 mL de ácido acético glacial y 2 mL del filtrado correspondiente. El blanco utilizado se preparó con 2 mL de ácido sulfosalicílico, 2 mL de ninhidrina ácida y 2 mL de ácido acético glacial. Cada tubo de ensayo se agitó en el vortex hasta obtener una emulsión. Se colocaron todos los tubos sujetos con una banda elástica en el interior de un vaso de precipitado con agua hirviendo. En la boca de cada tubo de ensayo se le asentó una canica y se incubó por una hora en baño maría a 100 °C. Transcurrido el tiempo de incubación se sacaron los tubos del baño maría y se introdujeron a un recipiente con agua a una temperatura aproximada de 4 °C para detener la reacción. A cada tubo se le agregaron 4 mL de tolueno y se agitó en el vortex. Consecuentemente se tomó una muestra del sobrenadante aproximadamente 2.0 mL y se colocó en un tubo de ensayo para espectrofotómetro, se tuvo la precaución de limpiar los tubos antes de las mediciones con papel tipo “arroz” para remover cualquier partícula de grasa o contaminante que pudiese influir en las lecturas. Se calibró el espectrofotómetro a cero con el tubo blanco y posteriormente se leyó la absorbancia de cada muestra a una longitud de onda de 520 nm.

Reguladores del crecimiento

Al finalizar el período de sequía las hojas seleccionadas se colocaron en bolsas de tela magitel e inmediatamente se introdujeron en nitrógeno líquido después

de su corte, posteriormente se les introdujo en un liofilizador MOD 7670520 LABCONCO® por 48 horas, transcurrido este tiempo las muestras se maceraron en un mortero hasta pulverizar cada una, se pesaron 100 mg de la muestra pulverizada y fueron colocadas en un vial de 2 mL identificado. Consecuentemente se añadieron 500 µL de solución de extracción [2-propanol: agua: HCl concentrado (2:1:0.002, vol:vol:vol)] a cada tubo. Después se colocaron los tubos en un agitador a una velocidad de 100 rpm por 30 minutos a 4° C dentro de un refrigerador. En seguida del tiempo transcurrido, se sacaron los tubos y se les mantuvo en un recipiente con hielo para mantenerlas frías, se añadió 1 mL de diclorometano a cada muestra y se agitó por 30 minutos a 4° C en el refrigerador nuevamente. Después se colocaron las muestras en una microcentrífuga refrigerada a 4° C y se centrifugó durante 5 minutos a 13000 xg. Posteriormente se transfirió alrededor de 900 µL del solvente de la fase baja utilizando una pipeta Pasteur a otro vial, se concentró la mezcla sin llegarla a desecar completamente usando una corriente de nitrógeno y se añadieron 0.5 mL de metanol. Por último, se inyectaron 50 µL en el HPLC, de acuerdo con las condiciones de análisis que se citan en la metodología de Xiangging (2010).

Análisis estadístico de datos

Los datos obtenidos se procesaron con el programa estadístico Infostat mediante un análisis de varianza con nivel de significancia $\alpha \leq 0.05$ y se realizó la prueba de comparación de medias de Tukey (5 %) para detectar las diferencias entre tratamientos. Con la ayuda del programa estadístico IBM SPSS se realizó un análisis canónico discriminante, donde se realizó mediante preclasificación de grupos, en cada uno de los tiempos (riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente). Este análisis eligió las variables con mayor variabilidad y significancia, por lo tanto dejó fuera las que no lo fueron.

RESULTADOS

Análisis de varianza para riego a capacidad de campo

Bajo las condiciones de riego a capacidad de campo se observaron diferencias significativas entre las medias de los tratamientos en la variable días sin riego (dsr), en donde las plantas del grupo V se mantuvieron por mayor tiempo sin riego, así como también la mayor temperatura de las hojas (th) la alcanzaron las plantas de este grupo con 39.5 °C, siendo estadísticamente igual que las plantas del grupo IV con 39.6 °C mostrando diferencias significativas con los demás grupos (Cuadro 4). La tasa de transpiración de las hojas fue mayor en plantas del grupo V y el potencial hídrico menor, mostrando diferencias significativas con los demás grupos. En cuanto al déficit de presión de vapor, los grupos III, IV y V mostraron los mayores valores de esta variable, mostrando diferencias con los grupos I y II. Las variables de asimilación de CO₂, conductancia estomática, radiación fotosintéticamente activa, concentración interna de CO₂, apariencia hedónica de las hojas y el potencial hídrico del suelo no mostraron diferencias significativas entre las medias de los tratamientos. El comportamiento del contenido de fitohormonas varió a medida que disminuía el contenido hídrico del suelo. Se encuentran diferencias estadísticas entre los grupos en las distintas fases de evaluación y en la mayoría de las fitohormonas evaluadas. En riego a capacidad de campo la zeatina mostró ser más abundante en plantas de los grupos I, III y V y menor en los grupos II y IV. El ácido giberélico, el ácido indolacético y el ácido abscísico no mostraron diferencias en su contenido para todos los grupos, no obstante el contenido de ácido indolbutírico y prolina fue mayor para las plantas del grupo V.

Cuadro 4. Variables fisiológicas de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos con riego a capacidad de campo.

Riego a Capacidad de Campo (CC)								
Grupo	Variables							
	dsr		fn		ce		ah	
I R	0.0000	a*	2.1050	a	19.0280	a	1.1000	a
III R	0.0000	a	2.6510	a	29.9170	a	1.0000	a
II SR	14.1000	b	2.5740	a	23.6330	a	1.0000	a
IV SR	18.0000	bc	2.8770	a	29.5965	a	1.0000	a
V SR	21.2500	c	2.8100	a	46.5875	a	1.0000	a
	zea		agb		aia		pas	
I R	0.1509	abc ^z	1.1488	a	0.0032	a	-25.1000	ab
III R	0.1592	bc	0.8878	a	0.0074	a	-22.0000	a
II SR	0.1406	ab	0.0000	a	0.0028	a	-24.9000	ab
IV SR	0.1385	a	1.3661	a	0.0111	a	-22.6000	a
V SR	0.1603	c	0.6586	a	0.0000	a	-26.7500	b
	rfa		th		tt		pap	
I R	545.4940	a	35.3010	a	0.8360	a	-4.6860	a
III R	586.9730	a	38.1230	bc	1.6570	ab	-9.7960	a
II SR	500.5880	a	37.1320	b	1.1910	a	-13.1630	a
IV SR	598.7570	a	39.6210	c	1.8780	ab	-16.7190	a
V SR	784.6150	a	39.5000	c	2.6775	b	-12.4225	a
	aba		aib		pro		pdv	
I R	0.0009	a	0.0000	a	0.1723	ab	4.0200	a
III R	0.0005	a	0.0002	a	0.1689	ab	4.9730	b
II SR	0.0005	a	0.0000	a	0.1458	a	4.7150	ab
IV SR	0.0008	a	0.0000	a	0.1458	a	5.5390	b
V SR	0.0014	a	0.0017	b	0.2139	b	5.1350	b
	le		cic		ie		tim	
I R	0.0153	a	119.3250	a	31.3480	a	43.0000	a
III R	0.0145	a	131.0650	a	30.4490	a	43.0000	a
II SR	0.0152	a	221.0140	a	32.2560	a	43.0000	a
IV SR	0.0156	a	124.0800	a	30.4890	a	43.0000	a
V SR	0.0140	a	136.1025	a	30.2000	a	43.0000	a
	tid		hrm		hrd			
I R	25.7000	a	15.0000	a	50.0000	a		
III R	25.7000	a	15.0000	a	50.0000	a		
II SR	25.7000	a	15.0000	a	50.0000	a		
IV SR	25.7000	a	15.0000	a	50.0000	a		
V SR	25.7000	a	15.0000	a	50.0000	a		

^z Medias con la misma letra en común son estadísticamente iguales ($P < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey al 5 %. R: riego, SR: sin riego, dsr: días sin riego, fn: asimilación de CO₂ (μmol/m²/s), ce: conductancia estomática (mmol/m²/s), ah: apariencia hedónica de hojas (1,2,3,4), zea: concentración de zeatina (mg/g ps), agb:

concentración de ácido giberélico (mg/g ps), aia: concentración de ácido indolacético (mg/g ps), pas: potencial hídrico en hojas (bar), rfa: radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), th: temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), tt: tasa de transpiración ($\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$), pap: potencial hídrico del suelo (bar), aba: concentración de ácido abscísico (mg/g ps), aib: concentración de ácido indolbutírico (mg/g ps), pro: concentración de prolina (nmoles prolina / g ps), pdv: déficit de presión de vapor (kPa), le: largo del estoma (mm), cic: concentración interna de CO_2 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$), ie: índice estomático ($n \text{ estomas} * n \text{ células epidérmicas}$), tim: temperatura ambiente durante mediciones ($^{\circ}\text{C}$), tid: temperatura ambiente por día ($^{\circ}\text{C}$), hrm: humedad relativa durante mediciones (%), hrd: humedad relativa por día (%).

Análisis de varianza para punto de marchitez temporal.

En la condición de punto de marchitez temporal de igual manera, no se registran diferencias significativas en la variable asimilación de CO_2 , radiación fotosintéticamente activa, concentración interna de CO_2 y en el potencial hídrico del suelo, además bajo esta condición no se encontraron diferencias en la temperatura de la hoja (Cuadro 5). Por otro lado, se observó que las plantas del grupo V alcanzan la mayor conductancia estomática, la cual es estadísticamente igual al grupo III pero diferente a los demás grupos. En cuanto a la tasa de transpiración y al déficit de presión de vapor nuevamente el grupo V presentó los mayores valores de estas variables con diferencias significativas a los demás tratamientos. En esta situación, el índice estomático presenta cambios y se observó que las plantas de los grupos I, II, III y IV son iguales estadísticamente y diferentes a las plantas del grupo V. Además, la apariencia hedónica de las hojas también se observó variada y en el grupo V se presentó el valor más alto para esta variable. El potencial hídrico de las hojas fue similar para los primeros cuatro grupos y estadísticamente distinto para el grupo V. Bajo marchitez temporal el contenido de zeatina fue mayor para los grupos I y IV, y menor para el grupo V. Las plantas de los grupos IV y V alcanzaron el mayor contenido de ácido giberélico, mientras que el contenido de esta fitohormona fue bajo en las plantas de los demás grupos. Una respuesta similar ocurrió con el contenido de ácido indolacético, las plantas de los grupos IV y V alcanzaron los niveles más altos. El contenido de ácido abscísico fue mayor en

plantas del grupo V mientras que en los demás grupos no se observaron diferencias significativas. El contenido de ácido indolbutírico y de prolina fue similar bajo esta condición, se observó la mayor acumulación de estos compuestos en las plantas del grupo V.

Cuadro 5. Variables fisiológicas de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos en condición de punto de marchitez temporal.

Grupo	Punto de Marchitez Temporal (PMT)							
	Variables							
	dsr		fn		ce		rfa	
I R	0.0000	a ^z	2.1960	a	19.3510	a	325.9430	a
III R	0.0000	a	3.0350	a	31.5630	ab	357.5440	a
II SR	14.1000	b	0.7600	a	11.8880	a	189.6700	a
IV SR	18.0000	b	0.8410	a	9.1640	a	442.3400	a
V SR	21.2500	b	2.7125	a	62.5750	b	218.1750	a
	th		tt		pdv		cic	
I R	32.7810	a	0.8720	ab	2.8030	a	196.9200	a
III R	36.5580	a	1.8410	bc	3.7650	a	194.9470	a
II SR	37.4000	a	0.8010	ab	5.7280	a	205.3500	a
IV SR	35.7900	a	0.6900	a	5.4330	a	150.3700	a
V SR	29.6825	a	2.1125	c	9.2450	b	117.7925	a
	ie		le		zea		agb	
I R	31.3480	b	0.0153	a	0.1321	b	0.9125	a
III R	30.4490	b	0.0145	a	0.1225	ab	1.2871	ab
II SR	32.2560	b	0.0152	a	0.1236	ab	0.3695	a
IV SR	30.4890	b	0.0156	a	0.1249	b	4.7378	c
V SR	22.8858	a	0.0462	b	0.0962	a	3.1991	bc
	aia		aba		aib		pro	
I R	0.0142	ab	0.0006	a	0.0000	a	0.1796	a
III R	0.0078	ab	0.0004	a	0.0017	a	0.1610	a
II SR	0.0000	a	0.0004	a	0.0000	a	0.1903	a
IV SR	0.0201	bc	0.0028	a	0.0000	a	0.2407	ab
V SR	0.0355	c	0.0858	b	0.0966	b	0.6375	b
	ah		pas		pap		tim	
I R	1.5000	a	-19.3000	a	-64.9240	a	39.7000	a
III R	1.1000	a	-23.4000	a	-64.6170	a	39.7000	a
II SR	1.8000	a	-23.2000	a	-84.3930	a	41.5200	a
IV SR	2.1000	ab	-22.3000	a	-71.9280	a	38.3200	a
V SR	6.7500	b	-25.5650	b	-50.7025	a	37.5800	a
	tid		hrm		hrd			
I R	24.2000	a	25.1000	b	61.1000	b		
III R	24.2000	a	25.1000	b	61.1000	b		
II SR	26.6000	b	17.8000	a	46.6200	a		

IV SR	25.5800	ab	21.5000	ab	49.8900	a
V SR	24.6800	a	23.9800	ab	48.4300	a

^z Medias con la misma letra en común son estadísticamente iguales ($P < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey al 5 %. R: riego, SR: sin riego, dsr: días sin riego, fn: asimilación de CO₂ (μmol/m²/s), ce: conductancia estomática (mmol/m²/s), ah: apariencia hedónica de hojas (1,2,3,4), zea: concentración de zeatina (mg/g ps), agb: concentración de ácido giberélico (mg/g ps), aia: concentración de ácido indolacético (mg/g ps), pas: potencial hídrico en hojas (bar), rfa: radiación fotosintéticamente activa (μmol/m²/s), th: temperatura de la hoja (° C), tt: tasa de transpiración (mmol/m²/s), pap: potencial hídrico del suelo (bar), aba: concentración de ácido abscísico (mg/g ps), aib: concentración de ácido indolbutírico (mg/g ps), pro: concentración de prolina (nmoles prolina / g ps), pdv: déficit de presión de vapor (kPa), le: largo del estoma (mm), cic: concentración interna de CO₂ (μmol/mol), ie: índice estomático (n estomas * n células epidérmicas), tim: temperatura ambiente durante mediciones (° C), tid: temperatura ambiente por día (° C), hrm: humedad relativa durante mediciones (%), hrd: humedad relativa por día (%).

Análisis de varianza para punto de marchitez permanente

El comportamiento de las variables de estudio cambió drásticamente en la condición del punto de marchitez permanente. Las plantas de los grupos II y IV presentaron los mayores valores de temperatura de la hoja y de déficit de presión de vapor al haber sido estadísticamente diferente a las plantas de los grupos I, III y V (Cuadro 6). La concentración interna de CO₂ fue mayor en plantas del grupo V, el cual presentó diferencias significativas con los demás grupos, mientras que la menor concentración interna de CO₂ se observó en plantas del grupo I. Los valores de la apariencia hedónica de las hojas fueron mayores para los grupos II, IV y V y con diferencias significativas en comparación con los grupos I y III, que fueron menores. Las plantas del grupo V alcanzaron el menor valor de potencial hídrico en las hojas, seguido por las plantas del grupo IV. No se registraron diferencias significativas para las variables radiación fotosintéticamente activa, índice estomático y potencial hídrico de la hoja. Durante la condición de marchitez permanente no se observaron diferencias significativas entre los grupos evaluados en el contenido de ácido giberélico, ácido indolbutírico y prolina.

El contenido de zeatina y ácido indolacético fue mayor para las plantas del grupo I, mientras que en las plantas del grupo III les correspondió un menor contenido de estos compuestos. En cuanto al contenido de ácido abscísico, las plantas del grupo V mostraron el mayor contenido de esta fitohormona, mientras que el menor contenido se observó en plantas del grupo I.

Cuadro 6. Variables fisiológicas de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos en condición de punto de marchitez permanente.

Punto de Marchitez Permanente (PMP)								
Grupo	Variables							
	dsr		fn		ce		rfa	
I R	0.0000	a	4.2250	b	60.5340	b	486.1640	a
III R	0.0000	a	3.2110	b	47.4120	b	606.7250	a
II SR	14.1000	b	-0.0060	a	3.8840	a	710.1000	a
IV SR	18.0000	bc	0.1320	a	4.0660	a	469.8260	a
V SR	21.2500	c	-0.0700	a	4.3050	a	514.2875	a
	th		tt		pdv		cic	
I R	28.9560	a	1.3740	b	2.4705	a	165.1670	a
III R	33.8710	b	1.7160	b	3.8755	ab	181.0890	ab
II SR	38.9800	c	0.3480	a	6.9990	c	318.9800	ab
IV SR	38.4330	c	0.3380	a	6.6608	c	258.8750	ab
V SR	36.7075	bc	0.3100	a	5.9456	bc	335.9075	b
	ie		le		zea		agb	
I R	31.3480	a	0.0153	a	0.1625	b	1.4630	a
III R	30.4490	a	0.0145	a	0.0803	a	1.7799	a
II SR	32.2560	a	0.0152	a	0.1537	ab	1.8038	a
IV SR	30.4890	a	0.0156	a	0.1509	ab	3.7506	a
V SR	30.2000	a	0.0140	a	0.1380	ab	2.2608	a
	aia		aba		aib		pro	
I R	0.1834	c	0.0002	a	0.0183	a	0.1531	a
III R	0.0564	bc	0.0015	ab	0.0049	a	0.1236	a
II SR	0.1316	bc	0.0013	ab	0.0010	a	0.2941	a
IV SR	0.0847	abc	0.0011	ab	0.0007	a	0.5441	a
V SR	0.0000	a	0.0021	b	0.0000	a	0.3348	a
	ah		pas		pap		tim	
I R	1.2000	a	-22.0000	ab	-68.5770	a	33.4000	a
III R	1.2000	a	-18.8000	a	-67.4160	a	33.4000	a
II SR	2.8000	b	-20.4000	a	-86.1560	a	40.0000	b
IV SR	3.2000	b	-23.8000	a	-80.4850	a	37.4100	b
V SR	3.5000	b	-26.0000	b	-79.9875	a	33.5000	a
	tid		hrm		hrd			
I R	22.2000	a	29.6000	b	58.6000	ab		
III R	22.2000	a	29.6000	b	58.6000	ab		
II SR	25.8000	c	18.9000	a	50.9000	ab		

IV SR	24.3300	bc	24.5800	ab	55.0500	ab
V SR	22.8500	ab	30.1500	b	60.9500	b

^z Medias con la misma letra en común son estadísticamente iguales ($P < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey al 5 %. R: riego, SR: sin riego, dsr: días sin riego, fn: asimilación de CO₂ (μmol/m²/s), ce: conductancia estomática (mmol/m²/s), ah: apariencia hedónica de hojas (1,2,3,4), zea: concentración de zeatina (mg/g ps), agb: concentración de ácido giberélico (mg/g ps), aia: concentración de ácido indolacético (mg/g ps), pas: potencial hídrico en hojas (bar), rfa: radiación fotosintéticamente activa (μmol/m²/s), th: temperatura de la hoja (° C), tt: tasa de transpiración (mmol/m²/s), pap: potencial hídrico del suelo (bar), aba: concentración de ácido abscísico (mg/g ps), aib: concentración de ácido indolbutírico (mg/g ps), pro: concentración de prolina (nmoles prolina / g ps), pdv: déficit de presión de vapor (kPa), le: largo del estoma (mm), cic: concentración interna de CO₂ (μmol/mol), ie: índice estomático (n estomas * n células epidérmicas), tim: temperatura ambiente durante mediciones (° C), tid: temperatura ambiente por día (° C), hrm: humedad relativa durante mediciones (%), hrd: humedad relativa por día (%).

CANÓNICO DISCRIMINANTE PARA CC (RIEGO A CAPACIDAD DE CAMPO)

Se encontró que con la primera función canónica se presentó un 86.5 % de la variación (Cuadro 7), por lo tanto las variables que conforman esta primera función son las determinantes para la formación de los grupos. Con la segunda función canónica se acumuló el 94.4 % de la variación, contribuyendo con 8 % del total, lo que denota menor importancia en la conformación de los grupos.

Cuadro 7. Autovalores y variación acumulada por función canónica de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos con riego a capacidad de campo.

Función	Autovalor	Varianza (%)	Porcentaje acumulado (%)	Correlación canónica
1	6.664	86.5	86.5	0.932
2	0.615	8.0	94.4	0.617
3	0.428	5.6	100.0	0.548
4	0.001	0.0	100.0	0.031

Las variables que más contribuyeron para la formación de grupos en las funciones canónicas fueron déficit de presión de vapor (PDV) y tasa de transpiración (TT) (Cuadro 8). En la segunda función fue concentración de zeatina (ZEA) y en la tercera función fue el potencial hídrico en hojas (PAS).

El resto de las variables no se consideraron por el análisis de pasos, donde no fueron seleccionadas por tener baja variación y significancia.

Cuadro 8. Coeficientes de función discriminante canónica estandarizados para Riego a Capacidad de Campo de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos.

	Coeficientes de Función			
	1	2	3	4
Tasa de transpiración (tt)	1.466	0.459	0.380	-0.504
Déficit de presión de vapor (pdv)	1.792	-0.087	0.143	0.421
Concentración de zeatina (zea)	-0.525	0.972	-0.179	0.221
Potencial hídrico en hoja (pas)	-0.538	0.014	0.915	0.199

La representación bidimensional de la dispersión de los individuos de acuerdo a las dos primeras funciones canónicas muestran que el grupo 1 (sensibles con riego) y 3 (poco tolerantes con riego) son los más dispersos a su centroide, mientras que los otros tres son menos dispersos (Figura 8). Por otra parte el grupo 4 (poco tolerante y sin riego) y 5 (tolerante sin riego) se mantienen cercanos y el resto se separan.

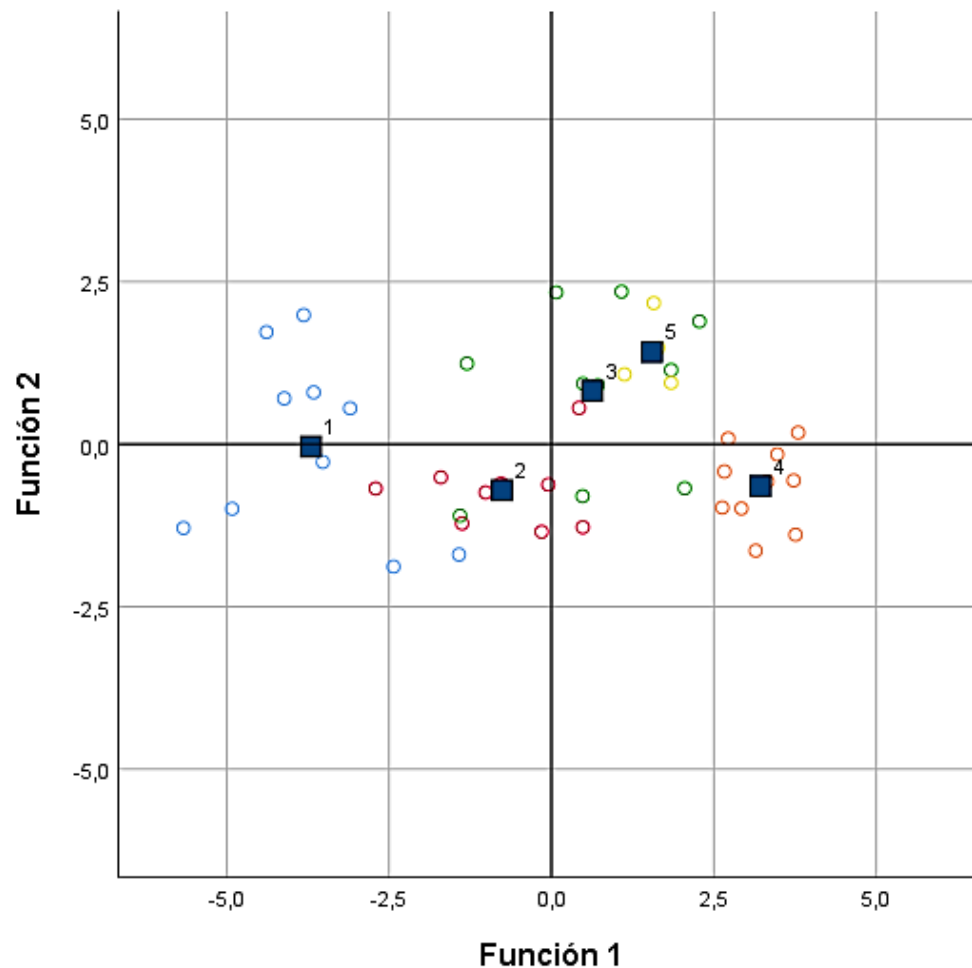


Figura 8. Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para riego a Capacidad de Campo (CC). ○: grupo 1 sensible y con riego; ○: grupo 2 sensible y con suspensión de riego; ○: grupo 3 poco tolerante y con riego; ○: grupo 4 poco tolerante y con suspensión de riego; ○: grupo 5 tolerante y con suspensión de riego. ■: centroide de grupo. La Función 1 dada principalmente por déficit de presión de vapor y tasa de transpiración y la Función 2 por concentración de zeatina y potencial de agua en hojas.

De acuerdo al análisis de pertenencia de los individuos a cada grupo preclasificado se encontró que en el Grupo 1 ocho individuos estuvieron bien clasificados y dos podrían pertenecer al Grupo 2 (Cuadro 9). Para el Grupo 2 siete individuos están bien clasificados y uno se clasifica en el Grupo 1 y dos en el Grupo 3. Del Grupo 3 siete individuos están bien clasificados y en los Grupos 2, 4 y 5 se clasifica un individuo en cada uno. Para el Grupo 4 y 5 todos los individuos están bien clasificados. En general se rectifica y corrobora la buena preclasificación realizada para el experimento con un 81.8 % de individuos clasificados en los grupos correctamente.

Cuadro 9. Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate ‘Hass’ injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en capacidad de campo (CC), donde el 81.8 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.

	Grupo	1	2	3	4	5	Total
Recuento	1	8	2	0	0	0	10
	2	1	7	2	0	0	10
	3	0	1	7	1	1	10
	4	0	0	0	10	0	10
	5	0	0	0	0	4	4
Porcentaje (%)	1	80.0	20.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	2	10.0	70.0	20.0	0.0	0.0	100.0
	3	0.0	10.0	70.0	10.0	10.0	100.0
	4	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	100.0

CANÓNICO DISCRIMINANTE PARA PMT (PUNTO DE MARCHITEZ TEMPORAL)

Se encontró que con la primera función canónica se presentó un 70.1 % de la variación (Cuadro 10), por lo tanto las variables que conforman esta primera función son las determinantes para la formación de los grupos durante el punto de marchitez temporal. Con la segunda función canónica se acumuló el 89.7 % de la variación, contribuyendo con un 19.6 % del total, lo que señala una menor

importancia en comparación a la primera función para la conformación de los grupos.

Cuadro 10. Autovalores y variación acumulada por función canónica de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos durante el punto de marchitez temporal.

Función	Autovalor	Varianza (%)	Porcentaje acumulado (%)	Correlación canónica
1	15.072	70.1	70.1	0.968
2	4.213	19.6	89.7	0.899
3	1.705	7.9	97.7	0.794
4	0.502	2.3	100.0	0.578

Las variables que más contribuyeron a la formación de los grupos en las funciones canónicas fueron temperatura de la hoja (TH) y déficit de presión de vapor (PDV) (Cuadro 11). En la segunda función fueron potencial de agua en hoja (PAS) y concentración de ácido indolacético (AIA). En la tercera función temperatura de la hoja (TH) y concentración de ácido giberélico (AGB). En la cuarta función fueron concentración de ácido indolbutírico (AIB) y nuevamente pero con un bajo valor temperatura de la hoja. El resto de las variables no se consideraron por el análisis de pasos, donde no fueron seleccionadas por tener baja variación y significancia.

La representación bidimensional de la dispersión de los individuos de acuerdo a las dos primeras funciones canónicas muestran que el grupo 1 (sensibles con riego), grupo 3 (poco tolerantes con riego) y grupo 5 (tolerantes sin riego) son los más dispersos a su centroide, mientras que los otros dos grupos son menos dispersos (Figura 9). Por otra parte el grupo 4 (poco tolerantes sin riego) y grupo 2 (sensibles sin riego) se mantienen más cercanos que el resto.

Cuadro 11. Coeficientes de función discriminante canónica estandarizados para punto de marchitez temporal de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos.

	Coeficientes de Función			
	1	2	3	4
Radiación fotosintéticamente activa (rfa)	-0.979	0.753	0.007	-0.312
Temperatura de la hoja (th)	-4.854	-0.105	1.042	0.603
Tasa de transpiración (tt)	1.144	-0.793	0.625	-0.070
Déficit de presión de vapor (pdv)	5.214	-0.437	-0.853	-0.220
Concentración de ácido giberélico (agb)	0.339	0.357	0.900	-0.252
Concentración de ácido indolbutírico (aia)	-0.085	1.161	-0.261	0.430
Concentración de ácido indolacético (aib)	0.182	0.463	0.516	0.835
Potencial hídrico en hoja (pas)	0.321	-0.894	0.798	-0.363

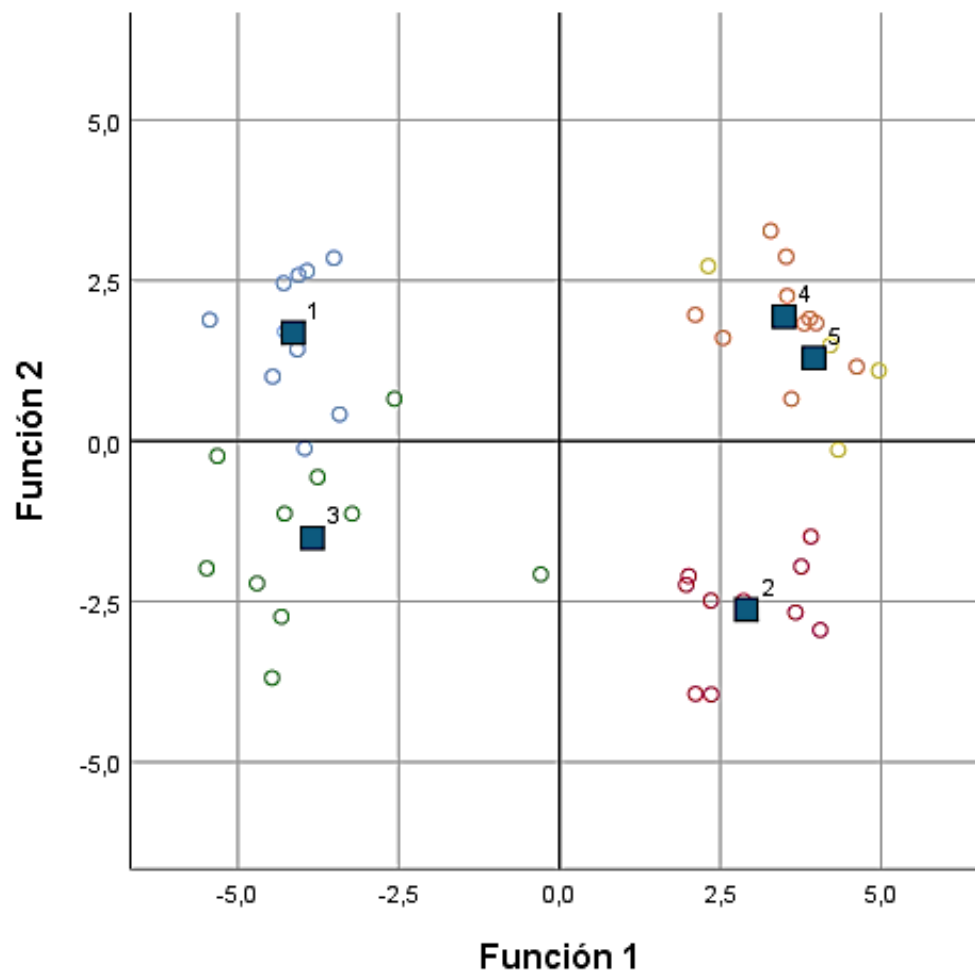


Figura 9. Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para punto de marchitez temporal (PMT). ○: grupo 1 sensible y con riego; ○: grupo 2 sensible y sin riego; ○: grupo 3 poco tolerante y con riego; ○: grupo 4 poco tolerante y sin riego; ○: grupo 5 tolerante y sin riego. ■: centroide de grupo. La Función 1 dada principalmente por temperatura de la hoja y déficit de presión de vapor. La Función 2 dada principalmente por las variables potencial hídrico de la hoja y concentración de ácido indolacético.

De acuerdo al análisis de pertenencia de los individuos a cada grupo preclasificado se encontró que los Grupos 1, 2, 3 y 4 estuvieron correctamente clasificados (Cuadro 12). Únicamente se encontró que en el Grupo 5 un individuo podría pertenecer al grupo 4. En general se rectifica y corrobora la buena preclasificación realizada para el experimento con un 97.7 % de individuos clasificados en los grupos correctamente.

Cuadro 12. Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate ‘Hass’ injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en punto de marchitez temporal (PMT), donde el 97.7 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.

	Grupo	1	2	3	4	5	Total
Recuento	1	10	0	0	0	0	10
	2	0	10	0	0	0	10
	3	0	0	10	0	0	10
	4	0	0	0	10	0	10
	5	0	0	0	1	3	4
Porcentaje (%)	1	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	2	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	3	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0
	4	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	100.0
	5	0.0	0.0	0.0	25.0	75.0	100.0

CANÓNICO DISCRIMINANTE PARA PMP (PUNTO DE MARCHITEZ PERMANENTE)

Se observó que con la primera función canónica se acumuló el 81.0 % de la variación (Cuadro 13), por lo tanto las variables que conforman esta primera función son las determinantes para la formación de los grupos. Con la segunda función canónica se acumuló el 96.7 % de la variación, contribuyendo con 15.7 % del total, lo que indica una menor contribución en la conformación de los grupos.

Cuadro 13. Autovalores y variación acumulada por función canónica de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos en punto de marchitez permanente.

Función	Autovalor	Varianza (%)	Porcentaje acumulado (%)	Correlación canónica
1	11.710	81.0	81.0	0.960
2	2.274	15.7	96.7	0.833
3	0.393	2.7	99.4	0.531
4	0.085	0.6	100.0	0.280

Las variables que más contribuyeron para la formación de grupos en las tres primeras funciones canónicas fueron las variables temperatura de la hoja (TH) y déficit de presión de vapor (PDV) (Cuadro 14). Únicamente en la cuarta función la variable que contribuyó fue radiación fotosintéticamente activa (RFA).

El resto de las variables no se consideraron por el análisis de pasos, donde no fueron seleccionadas por tener baja variación y significancia.

Cuadro 14. Coeficientes de función discriminante canónica estandarizados para punto de marchitez permanente de plantas de aguacate ‘Hass’ en diferentes portainjertos.

	Coeficientes de Función			
	1	2	3	4
Radiación fotosintéticamente activa (rfa)	-0.610	-0.429	0.624	1.111
Temperatura de la hoja (th)	-7.925	-2.612	2.734	0.198
Tasa de transpiración (tt)	3.427	-1.875	-0.631	-1.033
Déficit de presión de vapor (pdv)	7.479	3.093	-2.778	-0.606

La representación bidimensional de la dispersión de los individuos de acuerdo a las dos primeras funciones canónicas muestran que el grupo 1 (sensibles con riego) y grupo 3 (poco tolerantes con riego) son los más dispersos a su

centroide, mientras que los otros tres grupos son menos dispersos (Figura 10). Por otra parte el Grupo 2 (sensibles sin riego), Grupo 4 (poco tolerante y sin riego) y Grupo 5 (tolerante sin riego) se mantienen más cercanos al centroide.

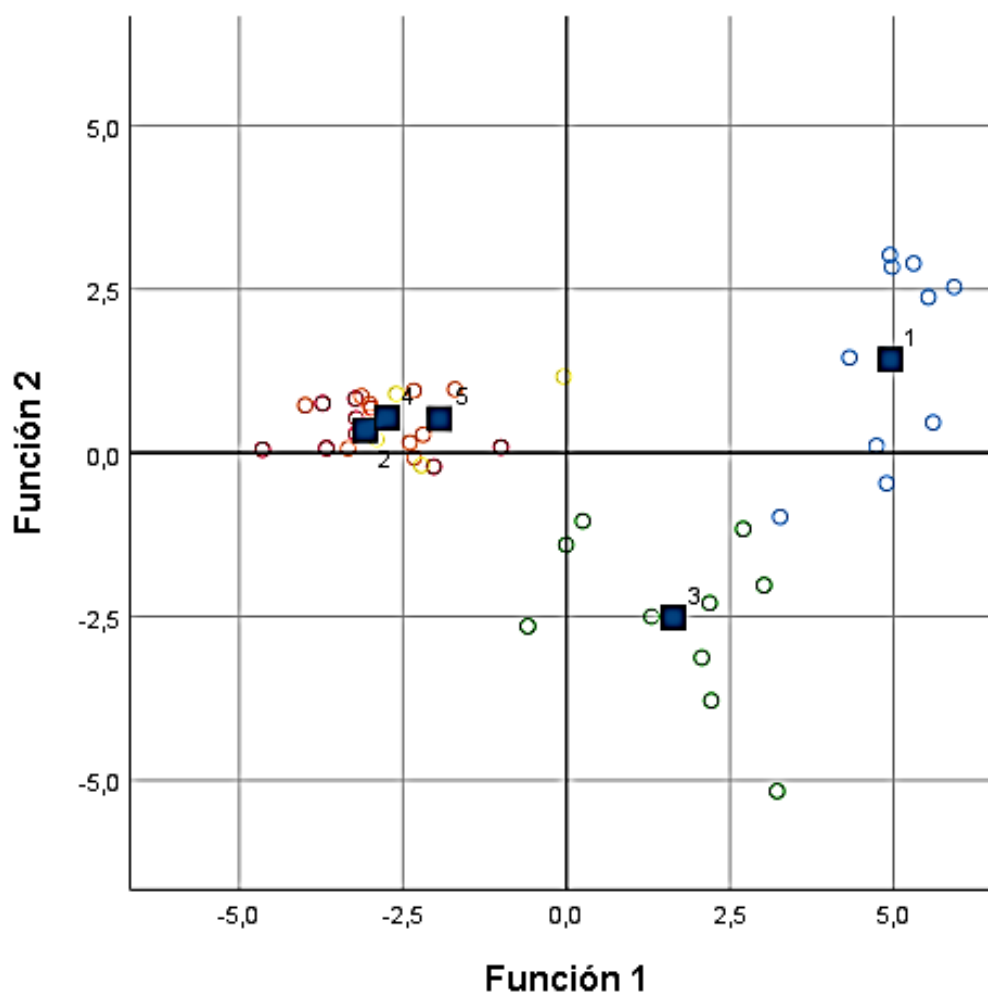


Figura 10. Gráfico de los individuos de aguacate 'Hass' en diferentes portainjertos conforme a las primeras funciones discriminantes canónicas para punto de marchitez permanente (PMP). ●: grupo 1 sensible y con riego; ●: grupo 2 sensible y con suspensión de riego; ●: grupo 3 poco tolerante y con riego; ●: grupo 4 poco tolerante y con suspensión de riego; ●: grupo 5 tolerante y con suspensión de riego. ■: centroide de grupo. Las Funciones 1 y 2 dadas principalmente por las variables temperatura de la hoja y déficit de presión de vapor.

De acuerdo al análisis de pertenencia de los individuos a cada grupo preclasificado se encontró que en el Grupo 1 nueve individuos estuvieron bien clasificados y uno podría pertenecer al Grupo 3 (Cuadro 15). Para el Grupo 2 ocho individuos están bien clasificados y dos se clasifican en el Grupo 4. En el Grupo 3 todos los individuos están bien clasificados. En el Grupo 4 siete individuos se encontraron bien clasificados, dos individuos podrían pertenecer al Grupo 2 y un individuo al Grupo 5. En el Grupo 5 dos individuos se encontraron correctamente clasificados y los otros dos ubicados en el Grupo 4. En general se rectifica y corrobora la buena preclasificación realizada para el experimento con un 81.8 % de individuos clasificados en los grupos correctamente.

Cuadro 15. Pertenencia a grupos pronosticada de individuos de aguacate ‘Hass’ injertados en diferentes portainjertos cuando se encontraban en punto de marchitez permanente, donde el 81.8 % de los individuos agrupados originalmente fueron clasificados correctamente para $P>0.05$.

	Grupo	1	2	3	4	5	Total
Recuento	1	9	0	1	0	0	10
	2	0	8	0	2	0	10
	3	0	0	10	0	0	10
	4	0	2	0	7	1	10
	5	0	0	0	2	2	4
Porcentaje (%)	1	90.0	0.0	10.0	0.0	0.0	100.0
	2	0.0	80.0	0.0	20.0	0.0	100.0
	3	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0
	4	0.0	20.0	0.0	70.0	10.0	100.0
	5	0.0	0.0	0.0	50.0	50.0	100.0

DISCUSIÓN

En la condición de riego a capacidad de campo y el hecho de que el contenido de fitohormonas entre tratamientos no haya sido muy variado puede deberse a que las plantas se encontraban en condiciones óptimas de humedad en el suelo, es decir, no existía una condición que provocara una señal química de comunicación de la raíz hacia las hojas provocada por estrés hídrico (Goodger, Sharp, Marsh & Schachtman, 2008).

Bajo la condición de punto de marchitez temporal, el contenido de hormonas entre las plantas de los diferentes tratamientos cambió en comparación con la condición de riego a capacidad de campo. En plantas del grupo V, el contenido de ácido abscísico en las hojas fue superior que en los otros grupos, así como también, presentó la mayor tasa de transpiración y conductancia estomática. El ABA cumple un papel importante en la señalización de la raíz a las hojas, bajo sequía, en el control de la conductancia estomática y su efecto en la transpiración (Davies & Zhang, 1991). Además, las señales químicas inician cuando las raíces de las plantas detectan cambios en los factores abióticos como el contenido de agua en el suelo (Wilkinson & Davies, 2002). Esta condición ya había sido indicada para el aguacate 'Hass', donde el ácido abscísico se incrementó más del doble en punto de marchitez permanente (Barrientos & Ontiveros, 1994)

La conductancia estomática y la asimilación de CO₂ son variables que se encuentran relacionadas, mostrando una relación inversa con el potencial hídrico, cuando este disminuye en el suelo, estas variables tienden a reducirse numéricamente (Vicente & Yuste, 2014) y por ello se observaron altos valores en las plantas con riego. Por otra parte, Figuereido *et al.*, (2008), encontraron correlaciones positivas y significativas entre el potencial hídrico de la hoja y el contenido de ABA ($r = 0.81^*$), y entre el potencial hídrico de la hoja y la conductancia estomática ($r = 0.78^*$).

Durante la condición de marchitez permanente no se observaron diferencias significativas (Tukey $\alpha \leq 0.05$) entre los grupos evaluados en el contenido de ácido giberélico, ácido indolbutírico y prolina. Aunque se observaron diferencias numéricas en el contenido de prolina, donde las plantas sometidas a sequía han demostrado un mayor contenido de este compuesto. Barrientos & Ontiveros (1994) encontraron que durante marchitez temporal la acumulación de prolina en hoja fue similar en riego y sin riego, mientras que en marchitez temporal se incrementó en el tratamiento sin riego. La prolina libre actúa como un osmoprotector importante (Heuer & Nadler, 1998) y como un compuesto de almacenamiento para reducir el carbono y el nitrógeno durante el estrés hídrico (Hare *et al.*, 1998). La acumulación de prolina en las hojas sometidas a estrés es un importante proceso de adaptación de la planta. Se muestra que el ABA exógeno regula positivamente la biosíntesis de prolina en plantas que experimentan estrés hídrico (Ober y Sharp, 1994). Por otra parte, el ácido giberélico y el ácido indolacético, tienden a disminuir su concentración en las hojas, en presencia de estrés hídrico (Figueiredo *et al.*, 2008).

El grupo V (tolerante y en condiciones sin riego) mostró mayor concentración de AIA y AIB en marchitez temporal, sin embargo, en marchitez permanente disminuyó drásticamente. Dunleavy & Ladley, (1995) indicaron que el contenido de AIA en hojas de frijol mostró una ligera disminución durante el período de estrés hídrico. El AIA estimuló la apertura estomática; cuando AIA y ABA estaban presentes. Sin embargo, la apertura estomática dependía de la concentración relativa de cada uno. En cuanto al ácido giberélico el grupo IV y V (medianamente tolerante y tolerante sin riego, respectivamente) presentaron mayor concentración de ácido giberélico, donde su contenido generalmente está relacionados con el crecimiento y desarrollo de las plantas. Con relación a los efectos ambientales, la irradiación y la baja temperatura inducen cambios en el metabolismo de la GA (Thomas *et al.*, 1999), pero se sabe poco sobre los cambios inducidos por el estrés (Figuereido *et al.*, 2008).

En general, el estrés hídrico provoca un cambio en el balance de fitohormonas, que implica un incremento en el contenido de ABA en la hoja, acompañado de un bajo decline del contenido de AIA y ácido giberélico (AG_3) y una fuerte caída del contenido de zeatina (Figueiredo *et al.*, 2008). Lo cual no coincidió del todo para AIA y AG_3 en el presente estudio para las plantas medianamente tolerante y tolerante a falta de riego durante marchitez temporal, lo cual puede ser una adaptación de dichas plantas para resistir condiciones de estrés hídrico, al menos en la condición indicada.

Cabe resaltar que cuando las plantas pasan por un período de estrés por sequía, la biosíntesis de ABA aumenta en las raíces; el aumento del ABA se transporta a la parte aérea a través de xilema y puede provocar el cierre de los estomas. Aunque ABA se puede translocar del brote a las raíces a través del floema. Esta hormona a su vez influye en la conductividad del agua y el crecimiento de la raíz (Gomes *et al.*, 2004). A su vez, Figueiredo *et al.* (2008), encontraron bajo condiciones de sequía, que cuando el potencial hídrico de la hoja disminuía, hubo una tendencia a aumentar el contenido de ácido abscísico en las hojas con el potencial matricial del suelo más negativo.

Ya en un contexto general donde todas las variables fueron incluidas para ratificar y visualizar su agrupación, se pudo encontrar que una de las variables determinantes para la discriminación en grupos fue la temperatura de la hoja. Los mejoradores para el caso de arroz usan la temperatura de dosel de la planta para encontrar genotipos que mantengan una temperatura más baja que otros genotipos en las mismas condiciones de campo; la temperatura relativamente más baja del dosel en el arroz estresado por la sequía indica una capacidad relativamente mejor para absorber la humedad del suelo o para mantener un estado de agua de la planta relativamente mejor (Lafitte, Blum, & Atlin, 2003). En el caso de trigo la tasa de cambio de temperatura también se utiliza como índice de selección a condiciones de sequía en trigo (Reynolds, Balota, Delgado, Amani, & Fischer, 1994). La otra variable importante de distinción de grupos fue el déficit de presión de vapor alrededor de la hoja al

momento de la lectura de intercambio de gases, que seguramente está relacionada con el cierre de estomas, la cual también podría utilizarse como índice de selección, ya que fue alta en marchitez temporal en el grupo V (tolerante y sin riego), mientras que en marchitez permanente disminuyó en este grupo. Es importante de mención que el grupo V (tolerante y con riego) mantuvo una alta conductancia estomática cuando todos los grupos se encontraban en capacidad de campo en el inicio del retiro de riego, por lo menos un 40 % más, lo cual fue aún más notable durante marchitez temporal y cayó drásticamente en el punto de marchitez permanente. Dicha capacidad de mantener por más tiempo abierto los estomas le da la ventaja de absorber agua y transpirarla para abastecer a la planta un estado hídrico aceptable durante 21 días en contraste con el grupo II que se mantuvo solo 14 días de la suspensión de riego.

CONCLUSIONES

En condición de sequía los individuos tolerantes a falta de humedad en el suelo presentaron una mayor acumulación de ABA, AIA, AIB, prolina, tasa de transpiración y conductancia estomática en comparación a los individuos en riego durante marchitez temporal.

Los individuos tuvieron una correcta preclasificación en condiciones de riego a capacidad de campo, punto de marchitez temporal y punto de marchitez permanente durante la preselección con un 81.8, 97.7 y 81.8 %, respectivamente.

Los portainjertos del grupo V se perfilan como buenos candidatos tolerantes al estrés hídrico por su comportamiento de tolerancia a la sequía durante 21 días, para 'Hass'.

LITERATURA CITADA

- Lafitte, R., Blum, A., & Atlin, G. (2003). Using secondary traits to help identify drought-tolerant genotypes. In K.S. Fischer, R. Lafitte, S. Fukai, G. Atlin, & B. Hardy (Eds.), *Breeding rice for drought-prone environments* (pp. 37-48). Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute.
- Barrientos Priego, A. F., & Rodríguez Ontiveros, J. L. (1994). Respuesta de plantas de aguacate cv. Hass bajo condiciones de sequía. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 1(2), 191-198.
- Reynolds, M. P., Balota, M., Delgado, M. I. B., Amani, I., & Fischer, R. A. (1994). Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions. *Functional Plant Biology*, 21(6), 717-730.