

MEJORA Y SELECCIÓN DE PATRONES *PRUNUS* TOLERANTES A ESTRESSES ABIÓTICOS

María Ángeles Moreno^{1,2}, Yolanda Gogorcena¹ y Jorge Pinochet³

¹ **Departamento de Pomología, Estación Experimental de Aula Dei (Consejo Superior de Investigaciones Científicas), Apdo. 13.034, 50.080 Zaragoza**

² **Department of Plant Sciences, University of California, Davis, CA 95616, USA**

³ **Agromillora Catalana S.A., C/ El Rebato s/n, 08739 Subirats (Barcelona)**

19.1. INTRODUCCIÓN

Las especies del género *Prunus* cultivadas por su fruto tienen una gran importancia a nivel mundial con una producción que se acerca a los 35 millones de toneladas anuales (FAOSTAT, 2008). En España, se destinan 782.000 ha a estas especies, con una producción total de 1.871.000 t en 2006. De ellas, el melocotonero es la especie frutal de hueso más cultivada y también presenta mayor producción y superficie cultivada que los frutales de pepita. Además, con una producción de 1.255.600 t en 2006, representa el tercer país con mayor producción a nivel mundial y en torno al 29% del total europeo. También la producción española para albaricoquero, almendro, cerezo y ciruelo, se encuentra entre los cuatro países máximos productores en Europa.

En la fruticultura moderna, un árbol frutal está formado por dos individuos que están unidos mediante el injerto de la variedad, o parte aérea, sobre el patrón que aporta las raíces. En la selección de una variedad se tienen en cuenta sus buenas características productivas y adaptación a las condiciones climáticas del área de cultivo. En el caso de los patrones frutales, es prioritaria su buena adaptación a las características edafológicas y condiciones limitantes del terreno donde se establece la plantación. Además, deben mostrar una buena compatibilidad con las variedades injertadas, e inducir productividad, calidad de fruto y control del vigor del árbol (Wertheim y Webster, 2005). La selección de patrones frutales por su tolerancia a estreses abióticos representa una de las estrategias más convenientes en fruticultura, ya que a diferencia de otras especies hortícolas una plantación frutal permanece en el mismo terreno durante mucho más tiempo, oscilando entre 15 y 20 años según especies. Una larga permanencia del árbol frutal en el mismo suelo hace imprescindible la adecuada elección de la especie del patrón a utilizar, teniendo en cuenta la variabilidad disponible en el género *Prunus* para la adaptación a las condiciones y/o estreses más limitantes en el área de cultivo.

El género *Prunus* (subfamilia Prunoideae de la familia Rosaceae) es un género muy amplio y diverso, con un número de especies arbóreas o arbustivas, que podría alcanzar las 400 (Rehder, 1940). Este género tiene su origen principalmente en el hemisferio Norte y está ampliamente

extendido en Europa. El número básico de cromosomas es $x = 8$. Entre las especies más cultivadas por su fruto, el melocotonero [*P. persica* (L.) Batsch], almendro [*P. dulcis* D.A. Webb (anteriormente *P. amygdalus* Batsch)], albaricoquero (*P. armeniaca* L.), cerezo (*P. avium* L.) y ciruelo japonés (*P. salicina* Lindl.) son diploides, con $2n = 2x = 16$. Algunas especies tetraploides incluirían al guindo (*P. cerasus* L.) y al endrino (*P. spinosa* L.) ($2n = 4x = 32$), mientras que las hexaploides estarían representadas por los ciruelos europeos comunes [*P. domestica* L. y *P. insititia* L. ($2n = 6x = 48$)]. Otras especies *Prunus*, con niveles variables de ploidía, adquieren especial interés utilizadas como patrones. Entre ellas, cabría citar las especies *P. cerasifera* Ehrh., *P. davidiana* (Carr.) Franch., *P. americana* Marsh, *P. munsoniana* Wight y Hedr., *P. mira* Koehne, *P. ferganensis* (Kost. y Rjab.) Kov y Kost., *P. kansuensis* Rehd., *P. besseyi* Bailey, *P. fruticosa* Pall., *P. mahaleb* (L.) y *P. tomentosa* Thunb.

Tradicionalmente, el empleo de patrones pertenecientes a la misma especie que la variedad injertada, y su reproducción sexual por semilla, representaba la estrategia más utilizada, sobre todo por las dificultades de propagación asexual o vegetativa de numerosas especies. Los avances en los métodos de propagación clonal, primero con el empleo de hormonas sintéticas de enraizamiento y después con la aplicación masiva de las técnicas de micropropagación, han facilitado el uso de patrones clonales e híbridos interespecíficos pertenecientes a distintas especies. Además, la existencia de un gran número de especies dentro del género *Prunus* aumenta la disponibilidad de patrones, dada la buena compatibilidad de injerto en combinaciones patrón-variedad de diferentes especies. Igualmente, la facilidad de hibridación interespecífica entre especies próximas aumenta la variabilidad disponible y la obtención de híbridos con dos o más especies en su genotipo (Kester y Assai, 1986; Renaud et al., 1988; Moreno y Cambra, 1994; Gradziel, 2003).

En las condiciones de cultivo predominantes en el área mediterránea, la presencia de suelos pesados y calizos origina los estreses abióticos más comunes que limitan el cultivo de la mayoría de las especies frutales de hueso. En dichos suelos son muy frecuentes los problemas de asfixia de raíces y clorosis férrica, asociados a mortalidad de árboles, deficiencia de hierro y de otros nutrientes (Tagliavini y Rombolà, 2001). Dada la importancia económica de estos estreses, la búsqueda de tolerancia ha sido un objetivo prioritario en los programas de mejora de patrones en distintos países europeos (Bernhard y Grasselly, 1959; Moreno et al., 1994, 1995a; Salesses et al., 1998; Felipe et al., 1997; Nicotra y Moser, 1997).

En la actualidad, la creciente salinización del terreno, procedente del agua de riego y/o como consecuencia de unas malas prácticas agrícolas, también constituye un fuerte limitante para el cultivo de algunos frutales de hueso en zonas tradicionales de cultivo del área mediterránea. La disponibilidad de agua representa otro de los factores limitantes que adquiere especial relevancia en las condiciones actuales de cultivo, dada la creciente vulnerabilidad de la cuenca mediterránea frente a este recurso. Sin embargo, la tolerancia a sequía no se ha considerado tradicionalmente como objetivo prioritario en la mejora de patrones frutales porque las tierras con déficit de agua se destinaban a otros cultivos menos rentables, con la excepción del almendro, considerado como un cultivo tradicional de secano y con un mayor nivel de tolerancia a dicho estrés. No obstante, la tolerancia frente a sequía ya ha comenzado a incluirse en algunos programas de mejora (Dirlewanger et al., 2004b). Por otra parte, en Estados Unidos y Canadá, se ha buscado además la tolerancia frente al frío, obteniéndose algunos patrones tolerantes a fuertes descensos térmicos invernales (Reighard, 2002). Sin embargo, en nuestras latitudes este problema climático tiene poca relevancia.

En zonas tradicionales de cultivo son también frecuentes los problemas de replantación, asociados a presencia de nematodos (género *Meloidogyne* y *Pratylenchus*), hongos de suelo (*Armillaria mellea*, *Phytophthora spp.*, *Rosellinia necatrix*) y/o bacterias (*Agrobacterium tumefaciens*), que ocasionan decaimiento y mortalidad de árboles (Calvet et al., 2000). Estos factores, considerados como estreses bióticos, en ocasiones se ven muy relacionados con algunos de los estreses abióticos antes mencionados. Como ejemplo, es bien conocido que las condiciones de excesiva humedad y mal drenaje del suelo ocasionan las condiciones más favorables para la proliferación de hongos patógenos del suelo, entre ellos diversas especies de *Phytophthora* (Mircetich y Matheron, 1976).

Dada la mayor importancia económica en nuestras condiciones de cultivo de los estreses abióticos relacionados con la clorosis férrica y asfixia de raíces, en este capítulo se profundizará en dichos estreses. Además, existe una mayor disponibilidad de trabajos relacionados con la selección y fisiología de estos estreses, que pueden ser utilizados como modelo y referencia en otros menos estudiados. También se hará referencia al estrés causado por la salinización del terreno, aunque los trabajos de mejora y selección en *Prunus* relacionados con dicho estrés son más escasos.

19.2. TOLERANCIA A CLOROSIS FÉRRICA POR DEFICIENCIA DE HIERRO EN SUELOS CALIZOS

Los suelos calizos presentan, en general, un elevado contenido de carbonato de calcio (CaCO_3), caliza activa y/o pH alto, que disminuyen la disponibilidad del hierro presente en el medio y su asimilación por la planta. Este tipo de suelos es común en muchas de las áreas mejor adaptadas, por sus condiciones climáticas, al cultivo de los principales frutales de hueso, tanto en los países europeos como a nivel mundial (Tagliavini y Rombolà, 2001). En el área mediterránea, la clorosis férrica es un desarreglo nutricional que afecta a un gran número de cultivos y en el caso de los árboles frutales y otras especies leñosas, es especialmente grave en melocotonero, cítricos, peral, kiwi y vid. Se estima un gasto anual de más de 100 millones de euros en tratamientos correctores con quelatos de hierro, que además son muy contaminantes (Álvarez et al., 2003).

19.2.1. Respuestas fisiológicas y metabólicas

Entre los síntomas visuales más característicos e inmediatos de la carencia de hierro se observa el amarilleamiento internervial de las hojas más jóvenes, permaneciendo verdes sus nerviaciones. En los casos más severos todas las hojas pueden estar cloróticas y adquirir un color casi blanco, con inhibición de la síntesis de clorofila y del índice de fotosíntesis. Los síntomas visuales en hojas son más evidentes en primavera, al comienzo del periodo vegetativo de la planta, cuando su crecimiento es más activo. La clorosis puede provocar además una reducción en el desarrollo del árbol, de la producción (Almaliotis et al., 1995; Tagliavini et al., 2000) y de la calidad del fruto (Álvarez-Fernández et al., 2003; 2006), unido al retraso de su maduración (Sanz et al., 1997). A largo plazo, puede provocar la muerte temprana del árbol. Por otra parte, la deficiencia de hierro también parece estar asociada a una mayor susceptibilidad de los árboles a los ataques de patógenos (Rombolà y Tagliavini, 2006). Además, las plantas con deficiencia de hierro muestran una menor eficiencia en el uso del agua (Abadía et al., 2004; Rombolà et al., 2005), ya que, aunque los niveles de transpiración son similares a los de las plantas no cloróticas, las deficientes no son capaces de fijar tanto carbono.

Entre los mecanismos de tolerancia se apunta sobre todo a determinadas características de las raíces, como el mantenimiento de su crecimiento o de una mayor superficie de raíz durante el estrés (Byrne et al., 1990). El descenso del pH, aumento del contenido de ácidos orgánicos, azúcares, aminoácidos y actividad fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC), así como de la capacidad reductora de hierro de las raíces, también han sido relacionados con los mecanismos bioquímicos que conducen a un aumento de la disponibilidad de hierro (Rabotti et al., 1995; Ollat et al., 2003; Gogorcena et al., 2000; 2004; Jiménez, 2006; Jiménez et al., 2008). El aumento en la capacidad reductora de hierro de las raíces podría incrementar la concentración de Fe^{2+} en la rizosfera y, por lo tanto, su adquisición por un transportador de membrana (Yi y Guerinot, 1996). También la acumulación de azúcares en la raíz es un mecanismo de aporte de energía a los procesos de respuesta frente al estrés (Thimm et al., 2001). Los azúcares oxidados mediante la glicólisis podrían ser utilizados para suministrar carbono al ciclo de los ácidos tricarboxílicos y sintetizar ATP y NAD(P)H (Abadía et al., 2002; Dondini et al., 2006). A su vez, se incrementaría la concentración de ácidos orgánicos (malato y citrato) (Ollat et al., 2003; Jiménez et al., 2007) y de algunos aminoácidos (Zocchi, 2006).

19.2.2. Variabilidad genética y material vegetal

En el género *Prunus* existe variabilidad genética para la tolerancia a la clorosis férrica (Almaliotis et al., 1995; Shi y Byrne, 1995). La fuente de tolerancia más utilizada ha sido la del almendro, explotada en los híbridos almendro x melocotonero, como patrones para melocotonero, almendro y, en menor medida, ciruelo (Moreno, 2004). Dada la gran sensibilidad a la clorosis férrica del pie franco de melocotonero, los híbridos almendro x melocotonero han permitido su cultivo en suelos calizos, ya que además presentan una buena compatibilidad de injerto con dicha especie. Son vigorosos y muy apropiados también para ser usados en suelos pobres y en situaciones de replantación de frutales (Pinochet et al., 1999; Masai y Loreti, 2004). Entre los más utilizados en la cuenca mediterránea, cabe destacar al híbrido GF 677 (Bernhard y Grasselly, 1959), y otros con interés más local como Adafuel (Cambra, 1990; Moreno et al., 1994) y Mayor. Más recientemente, han experimentado una gran difusión los híbridos GxN (almendro Garfi x melocotonero Nemared): Garnem, Felinem y Monegro; procedentes de cruzamientos dirigidos y caracterizados por su resistencia a nematodos agalladores y color rojo de sus hojas (Felipe et al., 1997).

Por otra parte, existe una amplia gama de patrones ciruelo correspondientes a varias especies (*P. domestica*, *P. insititia*, *P. cerasifera*) que muestran un buen comportamiento en suelos calizos. Entre ellos, cabe destacar al híbrido interespecífico Damas GF 1869 (*P. domestica* x *P. spinosa*), al Pollizo de Murcia (*P. insititia*) y sus selecciones clonales Adesoto 101, Montizo y Monpol, como tolerantes o muy tolerantes (Byrne et al., 1990; Felipe y Pascual, 1990; Moreno et al., 1995a; Jiménez et al., 2008). Los ciruelos híbridos de San Julián, y los patrones Myrabi, Brompton y GF 43, podrían clasificarse como moderadamente tolerantes, seguidos por Myran (ciruelo x melocotonero), San Julián A, Ishtara (híbrido complejo de ciruelo x melocotonero) y Julior, que oscilarían de moderadamente susceptibles a susceptibles. Igualmente, se ha visto que el nivel de tolerancia en melocotonero es muy bajo y con muy poca variabilidad (Byrne et al., 1990; Jiménez, 2006).

En cerezo también se han observado grandes diferencias en tolerancia, según la especie y base genética predominante en el genotipo del patrón empleado. La especie *P. mahaleb* y sus selecciones clonales SL 64 y SL 405, así como el patrón Adara (*P. cerasifera*) destacan por su elevada tolerancia a clorosis (Breton et al., 1972; Perry, 1987; Moreno et al., 1996). Con un nivel de tolerancia intermedio podrían considerarse las selecciones de la especie *P. cerasus* (CAB 6P y CAB 11E) e híbridos interespecíficos de *P. mahaleb* x *P. avium*: MaxMa 14, MaxMa 60 (Moreno et al., 2001; Jiménez et al., 2004; 2007). Otros patrones procedentes del Norte de Europa, como las selecciones Grand Manil (Damil, Camil e Inmil), y los híbridos interespecíficos Colt (*P. avium* L. x *P. pseudocerasus* Lindl.) y Gisela 5 (*P. canescens* x *P. cerasus*), han mostrado problemas de adaptación a las condiciones más cálidas del área mediterránea y suelos con problemas de clorosis y de estrés hídrico (Moreno et al., 2001; De Salvador et al., 2005).

19.2.3. Métodos de selección de patrones tolerantes a la clorosis férrica

Tradicionalmente los métodos de selección frente a clorosis han estado basados en la observación de síntomas visuales en hojas y brotes, características de crecimiento y producción de las plantas, concentración de Fe en hojas, flores y brotes leñosos, y estimación del contenido foliar de clorofila en plantaciones establecidas en condiciones clorosantes de campo (Figura 19.1A) (Almaliolis et al., 1995; Moreno et al., 1996; 2001; Jiménez et al., 2004; 2007; Zarrouk et al., 2005). El análisis mineral de las hojas es el método tradicional de prognosis del estado nutricional de los cultivos (Leece, 1975). No obstante, el análisis mineral de otros órganos de la planta, como las flores, se ha utilizado como un método más precoz de evaluación del estado nutricional en cerezo y melocotonero (Abadía et al., 2000; Jiménez et al., 2004; Zarrouk et al., 2005). Sin embargo, estos métodos suponen un elevado coste en tiempo y en espacio necesario, por lo que se han utilizado sólo en fases finales de selección o de transferencia al sector comercial.

En fases previas de selección y/o con fines experimentales más básicos se han estudiado los mecanismos fisiológicos implicados en la manifestación de la clorosis férrica con plantas establecidas en maceta y/o cultivo hidropónico (Figura 19.1B), con un mayor control de las soluciones nutritivas minerales y de la deficiencia de hierro inducida (Romera et al., 1991a; 1991b; Cinelli et al., 1995; 2004; Cinelli y Loreti, 2004).



Figura 19.1. A. Síntomas de clorosis férrica en condiciones clorosantes de campo (izquierda).
B. Evaluación de patrones *Prunus* en condiciones de cultivo hidropónico (derecha).

La inducción de la actividad reductasa férrica (FC-R) se ha descrito como una respuesta frente a la deficiencia de hierro para diversos genotipos de frutales de hueso (Cinelli et al., 1995; Cinelli y Loreti, 2004; Gogorcena et al., 2000; 2004). Esta inducción se consigue por adición de hierro tras un corto periodo de deficiencia, dado que la total ausencia de hierro no provoca un aumento en dicha actividad (Gogorcena et al., 2000). El método utiliza plantas de cultivo *in vitro* que se desarrollan posteriormente en condiciones de cultivo hidropónico, y a las que se somete a deficiencia de hierro. Así, en un estudio reciente con distintas especies de *Prunus*, se evaluaron patrones clonales de ciruelo, cerezo, híbridos almendro x melocotonero y francos de melocotonero, ya seleccionados y/o en fases avanzadas de selección (Jiménez et al., 2008). La mayor o menor inducción en la actividad FC-R permitió establecer una clasificación de los genotipos en función de su tolerancia a la clorosis férrica. Así, por ejemplo, los patrones Adesoto, Felinem, GF 677 y Krymsk 86, mostraron una alta inducción de la actividad FC-R en el tratamiento inductor. Algunos de estos patrones (Adesoto, Felinem y GF 677) habían sido previamente evaluados y considerados como tolerantes (Moreno et al., 1995a; Socias i Company et al., 1995; Felipe et al., 1997; Cinelli et al., 2004; Gogorcena et al., 2004; Giorgi et al., 2005). En cambio, los patrones *P. persica* x *P. davidiana*: Barrier, Cadaman y Nemaguard, y otros francos de melocotonero (*P. persica*), mostraron una baja o nula capacidad de inducción de la actividad FC-R, confirmando datos previos para alguno de ellos (Romera et al., 1991a; 1991b; Gogorcena et al., 2004). No obstante, la comparación de los resultados con plantas establecidas en condiciones controladas de cultivo hidropónico y en condiciones clorosantes de campo (viveros y plantaciones experimentales) mostró una mayor correlación cuando las plantas en campo no estaban injertadas con variedades (Jiménez et al., 2008). Posiblemente, otros aspectos agronómicos y fisiológicos del árbol, como el vigor, producción, efecto de la combinación patrón-variedad, etc., también podrían influir en la respuesta de las plantas a la deficiencia de hierro (Zarrouk et al., 2005).

Por otro lado, en un estudio de patrones *Prunus* con distinta base genética: Adesoto (ciruelo), Barrier (híbrido de melocotonero x *P. davidiana*) y GF 677 (almendro x melocotonero), sus raíces también mostraron una acumulación de azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa), ácidos orgánicos (malato, citrato y succinato) y aminoácidos (alanina, glutamato, glutamina y valina) y actividad PEPC, como respuesta a la deficiencia de hierro (Jiménez et al., 2005a; 2005b). Además, algunos de los cambios metabólicos observados parecen expresarse diferencialmente en los genotipos más tolerantes, por lo que podrían ser indicadores genéticos de tolerancia y utilizarse en los procesos de selección (Jiménez, 2006).

Como resultado de los ensayos establecidos en condiciones reales de campo (plantaciones y viveros experimentales), y en condiciones controladas de cultivo hidropónico y/o en maceta, puede concluirse que, en general, los híbridos almendro x melocotonero (*P. dulcis* x *P. persica*), algunas selecciones clonales de las especies *P. insititia*, *P. cerasifera* y *P. mahaleb*, así como de las especies *P. domestica* y *P. cerasus*, son mucho más tolerantes a clorosis que los patrones francos de melocotonero (*P. persica*) e híbridos de melocotonero x *P. davidiana*.

19.2.4. Análisis genético de la tolerancia a la clorosis férrica

En los programas de selección de frutales se comenzó a realizar la selección asistida por marcadores moleculares (MAS) para caracteres de herencia simple, como la resistencia a nematodos (Lecoals et al., 2004), compatibilidad polen-pistilo, almendra amarga (Martínez-Gómez et al., 2007), etc. En la actualidad, en distintas especies de la familia Rosaceae están disponibles marcadores para realizar MAS para varios caracteres (Arús y Gardiner, 2007). Por otro lado, en varias especies de esta familia se han establecido mapas de ligamiento saturados en los que se han localizado caracteres cuantitativos (QTLs). Toda la información se encuentra disponible en <http://www.bioinfo.wsu.edu/gdr/> (Jung et al., 2008). Dentro del género *Prunus* hay varios mapas construidos con distintos tipos de marcadores y en algunos casos muy saturados (para una revisión ver: Martínez-Gómez et al., 2003; Vilanova et al., 2003; Burgos et al., 2007; Arús y Gardiner, 2007; Dirlewanger y Arús, 2008). En *Prunus* se han localizado algunos QTLs implicados en la tolerancia a estreses bióticos (Foulongne et al., 2003), caracteres de fruto en melocotonero (Etienne et al., 2002; Quilot et al., 2004; Boudehri et al., 2007; Cantín et al., 2008; Ogundiwin et al., 2008), arquitectura del árbol y otros caracteres agronómicos (Wang et al., 2000; Lambert et al., 2007; Sánchez-Pérez et al., 2007).

En cuanto a la tolerancia a la clorosis férrica, existen evidencias de que podría ser de tipo cuantitativo, como se ha observado en soja y tomate (Diers et al., 1992; Dasgan et al., 2004), habiéndose identificado varios QTLs relacionados (Diers et al., 1992; Lin et al., 2000). En especies leñosas, en una población de vid segregante para vigor y tolerancia a clorosis, se han identificado algunos QTLs que controlan el contenido en clorofila en las hojas y se han localizado genes candidatos como *FRO2* e *IRT1* (Decroocq et al., 2004). Estos marcadores (*FROc* y *IRT1c*) se han posicionado en el mapa consenso de *Vitis* junto con QTLs de tolerancia a clorosis (Decroocq et al., 2007). Sin embargo, no existen trabajos ni en *Prunus* ni en otras especies leñosas sobre QTLs asociados a clorosis férrica o contenido mineral en hojas o fruto.

El control genético de los caracteres de tolerancia a clorosis férrica en *Prunus* no se conoce todavía, aunque es previsible que se trate de una herencia de tipo complejo. En este sentido, se dispone de una descendencia F1 de cruzamientos inter-específicos de tres vías entre un ciruelo mirobolán (*P. cerasifera*, P 2175) y un híbrido almendro x melocotonero (*P. dulcis* x *P. persica*, Garfi x Nemared = GxN 22, Felinem): P 2175 x Felinem (Dirlewanger et al., 2004b), que segrega para tolerancia a clorosis férrica. La progenie creada en el INRA de Burdeos (Francia) ha sido ya genotipada con 277 SSR y se dispone de los mapas de ligamiento de los parentales (Dirlewanger et al., 2004a). Esta descendencia está siendo evaluada en la Estación Experimental de Aula Dei en condiciones clorosantes de campo (Gonzalo et al., 2007). Resultados preliminares apuntan a que en los cromosomas 2 y 6 se encuentran marcadores moleculares significativos, posiciones en las que ya se han incluido QTLs controlando la morfología de la hoja o la resistencia a nematodos. La misma población se evalúa frente a otros estreses abióticos (tolerancia a asfixia y sequía) y bióticos (resistencia a nematodos) en distintos centros de investigación europeos (Dichio et al., 2004; Dirlewanger et al., 2004a; 2004b).

Igualmente, se lleva a cabo otra aproximación de genes candidatos, relacionados con el metabolismo del hierro (*FRO2* e *IRT1* que codifican la reductasa y un transportador de hierro de raíz, respectivamente) en los genotipos parentales (Gonzalo et al., 2008). Para ello, se hace una búsqueda *in silico* de genes, ya secuenciados en *Arabidopsis* y otras especies conocidas, implicados en la homeostasis del hierro, y se busca la homología con EST en *Prunus* en la base de datos disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>. Se pretende conocer la expresión diferencial de estos genes en los genotipos con distinta base genética.

Por otra parte, se han aislado y secuenciado 100 fragmentos de *vid* obtenidos con la técnica de cDNA-AFLP, que ha permitido identificar 35 genes expresados diferencialmente en condiciones clorosantes y relacionados con el metabolismo del hierro (Gogorcena et al., 2006). La validación de la expresión diferencial por RT-PCR mostró que más del 50% de los genes se expresaba diferencialmente en dos genotipos de *vid*. Estas secuencias podrían utilizarse como genes candidatos en varios genotipos de *Prunus*, en distintas condiciones de clorosis.

19.3. TOLERANCIA A LA ASFIXIA DE RAICES EN SUELOS PESADOS

El encharcamiento del suelo debido a largos periodos de inundación, por riegos o lluvias abundantes y dificultades de drenaje, provoca una alteración de su estructura, una disminución del oxígeno disponible, acumulación de CO₂, y descomposición anaeróbica de la materia orgánica. Además se forman compuestos tóxicos producidos por las raíces de las plantas (etanol, etileno, acetaldéhid, compuestos cianogénicos, etc.) y por el metabolismo microbiano en condiciones de anaerobiosis (Rowe y Catlin, 1971; Kozlowski, 1984). En estas condiciones, se produce la denominada asfixia de raíces, que afecta a gran número de especies leñosas y sobre todo a frutales de hueso y de pepita (Kozlowski, 1997). Además, este problema se acentúa en los suelos pesados y compactos, con texturas arcillosas y mal drenaje (Moreno et al., 2001), y cuando las condiciones de encharcamiento van acompañadas de fuertes vientos, que mueven el tronco del árbol y dejan un espacio abierto a su alrededor (Reighard et al., 2001). Este es un problema frecuente en el Valle del Ebro, debido a la incidencia de los fuertes vientos del Noroeste y al cultivo de frutales en suelos con texturas arcillosas o franco arcillosas.

19.3.1. Respuestas fisiológicas y metabólicas

En los árboles frutales, los problemas de encharcamiento y asfixia de raíces provocan la alteración del metabolismo de la variedad injertada y del patrón. En la variedad, se produce una reducción del crecimiento vegetativo y reproductivo, que puede ir acompañada de una senescencia y defoliación prematura, marchitez de brotes y muerte del árbol en los casos más severos (Moreno et al., 1996). La productividad y calidad de los frutos también disminuye, afectando al tamaño, características organolépticas y aspecto externo del fruto (Saunier, 1966; Moreno et al., 2001). Entre las reacciones más inmediatas, se observa el cierre estomático y disminución de la transpiración de la planta (Kozlowski, 1984). La fotosíntesis y el transporte de carbohidratos también se ven inhibidos (Dichio et al., 2004), posiblemente debido al cierre estomático y productos tóxicos de la respiración anaeróbica (Kozlowski, 1984). En el caso del patrón, se reduce el crecimiento y la formación de nuevas raíces, con pérdida de funcionalidad y muerte de las ya existentes (Kozlowski, 1984). Como consecuencia, disminuye la absorción de agua y de nutrientes (Moreno et al., 2001; Jiménez et al., 2004), hay una pérdida considerable de micorrizas (Rutto et al., 2002) y una supresión del metabolismo de las raíces, unido a una alteración de los balances hormonales (ácido abscísico, auxinas, giberelinas, etc.), que, en general, provoca un incremento de la proporción de etileno (Mizutani et al., 1982; Kozlowski, 1997).

El estrés hídrico ocasiona una mayor reducción del crecimiento de raíces que de la parte aérea (Kozlowski, 1984). Este desequilibrio puede implicar una mayor sensibilidad de la planta a periodos de sequía posteriores, donde una mayor masa de raíces sería necesaria para explorar una mayor superficie del suelo y absorber el agua disponible. Este problema es frecuente en el área mediterránea, donde las lluvias se concentran en invierno y, por el contrario, disminuye la disponibilidad de agua en el verano, cuando las necesidades son más acentuadas. Igualmente, se ha observado una mayor incidencia del estrés en árboles jóvenes, con mayor proporción relativa de la parte aérea respecto a las raíces, comparado a plantaciones ya en plena producción (Reighard et al., 2001).

Entre los mecanismos de adaptación a las condiciones de privación parcial (hipoxia) o total (anoxia) de oxígeno, las plantas han desarrollado distintas estrategias, con adaptaciones morfológicas y fisiológicas diversas (Kozlowski, 1984). Entre las adaptaciones morfológicas, se incluyen la formación de tejido aerenquimático (tejido blando con grandes espacios intercelulares), hipertrofia de lenticelas (aperturas en raíces y tallos sumergidos para aumentar el intercambio gaseoso entre los tejidos internos de la planta y el medio externo) y regeneración de nuevas raíces y/o formación de raíces adventicias. Entre las adaptaciones fisiológicas observadas en periodos cortos de asfixia, se ha propuesto que una glicólisis acelerada podría aportar cantidades adecuadas de ATP para mantener el nivel de energía requerido frente al estrés. También la regulación del aporte de glucosa y un ajuste en el metabolismo del carbono podrían evitar la acumulación de productos tóxicos. En situaciones de estrés más prolongado, el ajuste metabólico debería mantener una baja carga de energía y de metabolismo (Kozlowski, 1984).

La supervivencia de los árboles frutales en suelos pesados y compactos, con problemas de encharcamiento y mal drenaje, se debe principalmente a la tolerancia de las raíces a bajos contenidos de oxígeno, así como a la menor concentración de glucósidos cianogénicos en sus raíces o a una menor sensibilidad frente a dichos compuestos (Rowe y Catlin, 1971; Tamura et al., 2004). Las diferencias en la tolerancia a la asfixia en los *Prunus* se ha relacionado con el metabolismo de la prunasina, un glucósido cianogénico (Salesses y Juste, 1970). En condiciones anaeróbicas, la prunasina es hidrolizada liberando el ácido cianhídrico, que es tóxico para las raíces. Las diferencias en sensibilidad del melocotonero y del ciruelo podrían estar relacionadas con su capacidad para hidrolizar la prunasina (Salesses y Juste, 1971). Rowe y Catlin (1971) atribuyeron la mayor tolerancia de las raíces de ciruelo frente al melocotonero a que las de este último eran dañadas por la disociación hidrolítica del ácido cianhídrico, realizada por sus propios tejidos en condiciones de bajo oxígeno.

En algunos patrones ciruelo también se ha relacionado su gran tolerancia con la distribución de sus raíces en los horizontes más superficiales del suelo, y con la mayor facilidad de emisión de raíces adventicias, que restablecerían las dañadas por el encharcamiento del terreno (Massai et al., 1986). También la simbiosis con micorrizas parece conferir una mayor tolerancia, posiblemente debido a una mayor absorción de nutrientes, aumento de la viabilidad de las raíces sometidas a estrés y disminución de la concentración de etanol y de otros productos tóxicos (Rutto et al., 2002).

19.3.2. Variabilidad genética y material vegetal

La importancia que supone el problema de la asfixia de raíces en amplias zonas productoras de melocotonero y de otros frutales de hueso, ha motivado los trabajos de selección y mejora genética basados fundamentalmente en el uso como patrones de clones de ciruelo (Saunier, 1970). Estos patrones toleran mejor la humedad y los suelos con problemas de encharcamiento que otras especies del género *Prunus*, razón fundamental por la que han sido utilizados en distintos países europeos (Bernhard y Grasselly, 1959; Rowe y Catlin, 1971; Salesses y Juste, 1970; Bernhard et al., 1979). Su buen comportamiento en suelos calizos y polivalencia, en términos de compatibilidad, con distintas especies también ha potenciado el uso de estos patrones (Moreno et al., 1995a; 1995b).

En este grupo de patrones, se encuentran preferentemente los ciruelos de crecimiento rápido, entre los que se incluyen los Mirobolanes (*P. cerasifera*) y Marianas (*P. cerasifera* x *P. munsoniana*). También se incluyen los ciruelos denominados de crecimiento lento (Bernhard y Grasselly, 1959), como los 'Pollizos de Murcia' (*P. insititia*) y otros ciruelos comunes utilizados como patrones (*P. domestica*). Además, existen numerosos híbridos interespecíficos, tanto entre los ciruelos diploides (*P. cerasifera*, *P. salicina*) como hexaploides (*P. domestica*, *P. insititia*) y otras combinaciones, con niveles variables de tolerancia y adaptación al estrés. La tolerancia a la asfixia radicular de los ciruelos triploides del grupo Mariana (*P. cerasifera* x *P. munsoniana*) y los diploides del grupo Mirobolán (*P. cerasifera*) es, en general, superior a la de los ciruelos de las especies *P. insititia* o *P. domestica*. Sin embargo, generalmente son incompatibles con melocotonero y con variedades exigentes, en términos de compatibilidad, de albaricoquero y ciruelo (Bernhard y Grasselly, 1959; Crossa-Raynaud y Audergon, 1987, Moreno et al., 1993; 1995b; 1995c).

Los patrones ciruelo de crecimiento lento, entre los que se incluyen los derivados de *P. insititia* (Pollizo de Murcia, San Julián A, San Julián de Orleans, San Julián Híbrido Nº 1, San Julián Híbrido Nº 2, San Julián GF 655-2), *P. domestica* (Brompton, GF 43), y *P. domestica* x *P. spinosa* (Damas GF 1869), en general, exhiben un vigor moderado y una buena compatibilidad con melocotonero, ciruelo y otras especies del género *Prunus*. Por otra parte, a algunos de ellos se les atribuye una entrada en producción más temprana y una mejor coloración del fruto (Bernhard y Grasselly, 1959; Loreti y Massai, 1990; Moreno et al., 1995a).

19.3.3. Métodos de selección de patrones tolerantes a la asfixia de raíces

Para determinar el grado de tolerancia ante la asfixia radicular, se han utilizado una serie de técnicas basadas en la inundación temporal del suelo donde se colocan los patrones a evaluar (Figura 19.2), tanto durante el período de reposo vegetativo de la planta (Saunier, 1966; 1970; Salesses et al., 1970; Salesses y Juste, 1971) como durante la estación de crecimiento (Dichio et al., 2004; Dirlwanger et al., 2004b). La rapidez en la aparición de los síntomas de amarillez y marchitez en hojas y brotes, así como la muerte de la planta, determina la sensibilidad frente a la asfixia. Otras respuestas fisiológicas, utilizadas como criterios de selección, incluyen funcionalidad de la hoja (regulación estomática y transpiración, concentración de clorofila, fotosíntesis) y formación de raíces adventicias (Domingo et al., 2002; Dichio et al., 2004; Robbani et al., 2006).



Figura 19.2. Evaluación de patrones *Prunus* frente a asfixia de raíces en semilleros inundados temporalmente.

En ensayos recientes, con encharcamiento controlado durante el período de crecimiento vegetativo, se han evaluado patrones clonales de distintas especies *Prunus*: ciruelo, cerezo, híbridos almendro x melocotonero y francos de melocotonero, ya seleccionados y/o en fases avanzadas de selección (Pinochet et al., 2008). Así, por ejemplo, los genotipos: PM 105 AD y PADAC 150 (*P. insititia*), Evrica (*P. besseyi* x *P. salicina*) y Mariana 2624 (*P. cerasifera* x *P. munsoniana*) mostraron una mayor tolerancia al estrés, con plantas supervivientes hasta los 30-45 días en condiciones de encharcamiento. Por el contrario, en dichas condiciones, los patrones GF 677 y Garnem mostraron el 100% de mortalidad a los 6 días del encharcamiento del terreno, y entre los 10-14 días murieron todas las plantas de los patrones Gisela 6, VSV-1 y Kuban-86 (datos no publicados).

En general, los patrones ciruelo (*P. insititia*, *P. cerasifera*, *P. salicina*, *P. cerasifera* x *P. munsoniana*) respondieron mejor que los patrones francos de melocotonero e híbridos de almendro x melocotonero (*P. dulcis* x *P. persica*) y de melocotonero x *P. davidiana*. Se ha observado una gran sensibilidad para los patrones que incluyen en su genotipo una mayor proporción de las especies almendro y melocotonero.

19.3.4. Análisis genético de la tolerancia a la asfixia de raíces en patrones *Prunus*

Los procesos fisiológicos y bioquímicos involucrados en la tolerancia al encharcamiento del suelo y anoxia de raíces son muy poco conocidos en el caso de las especies leñosas (Kozłowski y Pallardy, 2002). Además no existe información disponible sobre el grado del determinismo genético ni un modelo consistente para la tolerancia a dicho estrés, dada la variabilidad en los mecanismos de tolerancia según especies. La identificación de algunos mecanismos regulados genéticamente sería relevante para comprender las bases fisiológicas de la tolerancia e identificar las regiones genómicas implicadas (Parelle et al., 2007).

En estudios recientes iniciados con *Prunus*, se ha tratado de relacionar el efecto de la falta de oxígeno en las raíces con la evolución de algunas proteínas, que podrían estar implicadas con los cambios metabólicos observados en un genotipo tolerante (Mirobolán P 2175), cuando es sometido a condiciones de asfixia en cultivo hidropónico (Amador et al., 2007). La expresión diferencial de dichas proteínas y la búsqueda de genes candidatos podría ayudar a comprender mejor las bases fisiológicas y bioquímicas de la tolerancia a la asfixia de raíces.

Al igual que ocurre en la herencia de la tolerancia a la clorosis férrica, existen evidencias de que el carácter de la tolerancia a asfixia podría ser de tipo cuantitativo (Parelle et al., 2007). En *Prunus*, al analizar las descendencias de un cruzamiento interespecífico de tres vías, entre un genotipo tolerante (Mirobolán P 2175; *P. cerasifera*) y un híbrido interespecífico de melocotonero x almendro sensible (GxN 15, Garnem) se ha observado que dichas descendencias muestran, en general, un comportamiento intermedio (Dirlewanger et al., 2004b). No obstante, la mayor proximidad del comportamiento de algunos de los híbridos a los parentales sensible y/o tolerante (Xiloyannis et al., 2007) podría indicar una distribución normal para la tolerancia frente a dicho estrés. De forma paralela a los estudios genéticos sobre clorosis férrica, se está llevando a cabo el análisis genético para tolerancia a la asfixia en las poblaciones segregantes antes mencionadas [mirobolán x (híbridos almendro x melocotonero)] en colaboración con distintos grupos europeos de España, Francia e Italia (Dirlewanger et al., 2004a; 2004b).

19.4. TOLERANCIA A LA SALINIDAD

La salinidad es un problema creciente en algunas zonas de cultivo del área mediterránea, debido a la excesiva concentración de sales en el agua de riego y a la existencia de capas freáticas altas en suelos con problemas de drenaje. En estas condiciones es frecuente la combinación de asfixia de raíces y salinidad, que resulta mucho más perjudicial en especies leñosas que los dos estreses actuando separadamente (Boland et al., 1996; Kozłowski, 1997). Los suelos con características naturales de salinidad y/o sodicidad no son tan importantes como las zonas de salinidad secundaria, situadas en las áreas de cultivo de frutales en regadío.

19.4.1. Respuestas fisiológicas y metabólicas

En frutales, los síntomas visuales más característicos de los daños por salinidad comienzan con la necrosis marginal e internervial de las hojas, seguida por una defoliación prematura y muerte de brotes (Bernstein et al., 1956; Karakas et al., 2000). La salinidad provoca una reducción del crecimiento vegetativo y reproductivo del árbol, limitando tanto el número y tamaño de los frutos como la producción total (Hoffman et al., 1989). No obstante, la disminución del crecimiento vegetativo parece ser un indicador más sensible y temprano que el efecto sobre la producción, este último muy relacionado con la toxicidad a nivel de las flores (Catlin et al., 1993).

La inhibición del crecimiento de la planta va acompañado por disfunciones metabólicas, incluyendo disminución del índice de fotosíntesis, alteraciones en la actividad enzimática y en el metabolismo de carbohidratos, proteínas y ácidos nucleicos, así como anomalías en la absorción de elementos minerales y respiración de la planta (Abou El-Khashab et al., 1997; García-Sánchez et al., 2002; Massai et al., 2004; Sotiropoulos et al., 2006). Como respuesta al estrés oxidativo inducido por la salinidad, se han visto incrementados el contenido de malondialdehído y de enzimas antioxidantes (superóxido dismutasa, ascorbato peroxidasa, catalasa, glutatión reductasa, etc.) (Ertuk et al., 2007) además de algunos azúcares específicos como sorbitol (Massai et al., 2004).

Como ocurre en otras especies hortícolas, la respuesta frente a la salinidad en leñosas no solo depende del efecto osmótico de las sales sino también del efecto tóxico de los iones específicos y su acumulación en los órganos vegetativos y reproductivos de la planta. En *Prunus*, los daños característicos de necrosis foliar se han atribuido a la concentración de cloruro (Bernstein et al., 1956; Hoffman et al., 1989; Boland et al., 1996) y/o de sodio en hojas (Zisca et al., 1991; Abou El-Khashab et al., 1997; Karakas et al., 2000; Ertuk et al., 2007). La controversia entre algunos trabajos podría atribuirse a las diferencias entre especies, concentraciones salinas evaluadas y/o a los diversos mecanismos de almacenamiento, transporte y exclusión de estos iones (Catlin et al., 1993; García-Sánchez et al., 2002). También el almacenamiento de los iones tóxicos en la madera o estructura permanente del árbol y su posterior removilización, incluso en periodos vegetativos de distintos años, pondría en evidencia su efecto diferencial en frutales (Hoffman et al., 1989; Catlin et al., 1993).

Los patrones frutales difieren en su tolerancia a la salinidad debido a su capacidad para inhibir la absorción y/o el transporte de Cl^- y Na^+ entre sus raíces y los órganos de la variedad injertada (Walker y Douglas, 1983; García-Sánchez et al., 2002; Massai et al., 2004). También la variedad podría influir en los mecanismos de tolerancia y acumulación de los iones tóxicos en hojas y frutos, como se ha observado en vid (Downton, 1977). No obstante, las diferencias en tolerancia de patrones de cítricos y vid se han asociado preferentemente con la exclusión de las sales por las raíces de la planta (Sykes, 1992; Walker y Douglas, 1983; García-Sánchez et al., 2002). Por ello, la selección de patrones con un mayor poder de exclusión de dichos iones, ha sido el criterio de selección propuesto en dichas especies (Sykes, 1992).

19.4.2. Variabilidad genética y métodos de selección

La mayoría de los árboles frutales son sensibles a la salinidad, sobre todo las especies de hueso (*P. armeniaca*, *P. domestica* y *P. persica*), pero también las especies de pepita (*Malus domestica*, *Pyrus spp.*), vid y cítricos, en general. No obstante, existe variabilidad en la tolerancia para estos cultivos, la cual se ha puesto en evidencia al estudiar el comportamiento frente a salinidad de distintas especies y patrones de *Prunus*, cítricos y vid (Sykes, 1992; García-Sánchez et al., 2002; Rieger, 2001; Massai et al., 2004).

En *Prunus* son muy escasos los trabajos de selección y mejora genética para tolerancia a salinidad de los patrones disponibles para las distintas especies. En general, los estudios realizados han ido dirigidos a evaluar la influencia de distintas concentraciones salinas (generalmente a partir de NaCl) sobre un número muy limitado de cultivares. En algunos casos, se ha estudiado la interacción entre la salinidad y el exceso de Boro por su manifestación simultánea en determinadas áreas de cultivo (El Motaium et al., 1994; Sotiropoulos et al., 2006). Para estudiar el efecto de las distintas concentraciones salinas aplicadas, se ha utilizado especialmente el cultivo de las

plantas en maceta (Figura 19.3) (El Motaium et al., 1994; Sotiropoulos et al., 2006) y la salinización de algunas plantaciones comerciales (Hoffman et al., 1989; Catlin et al., 1993). También se ha inducido el estrés en condiciones de cultivo hidropónico (Zisca et al., 1991; Karakas et al., 2000; Rieger, 2001; Massai et al., 2004) e *in vitro* (Erturk et al., 2007) para tratar de determinar las respuestas fisiológicas y bioquímicas en condiciones más controladas.



Figura 19.3. Evaluación de patrones *Prunus* frente a salinidad en macetas con riego salino.

En cultivo hidropónico, Rieger (2001) evaluó cuatro especies de *Prunus* de Norteamérica (*P. andersonii* Gray, *P. havardii* (Wight) Mason, *P. maritima* Marsh., y *P. mexicana* Wats.) y el patrón de melocotonero Nemaguard. Aunque no encontró diferencias en la capacidad de exclusión de los iones de Cl⁻ y Na⁺ por las raíces de las distintas especies, observó que las hojas de las plantas de *P. maritima* soportaban una mayor concentración de dichos iones, antes de manifestar los daños por salinidad y apuntó el interés de esta especie como posible fuente de tolerancia en el desarrollo de nuevos patrones de *Prunus*. También en cultivo hidropónico, Massai et al. (2004) estudiaron el comportamiento de dos patrones clonales de melocotonero con distinto origen genético: el híbrido almendro x melocotonero GF 677 y el híbrido de ciruelo MrS 2/5. Aunque el estrés salino redujo en mayor medida los índices de crecimiento y asimilación neta de la variedad injertada sobre el patrón GF 677, este patrón tuvo una mayor capacidad para controlar la acumulación de iones tóxicos en la variedad y posiblemente por ello de recuperar la actividad fotosintética al cesar dicho estrés.

En otro ensayo de patrones *Prunus*, establecidos en maceta y en condiciones de invernadero, se evaluaron patrones clonales de distintas especies e híbridos interespecíficos de *Prunus* (Pinochet et al., datos no publicados). Utilizando un agua salina (CE=2,8-3,1 dS/m; 12,6 mM Na⁺ y 9,7 mM Cl⁻), durante un periodo de 70 días, se determinaron los daños foliares y la influencia sobre el desarrollo de raíces y parte aérea de las plantas sometidas al estrés. Entre los genotipos que se vieron menos afectados por el tratamiento salino, destacaron los híbridos interespecíficos PAC-941 (*P. cerasifera* x *P. dulcis*) y Garnem (*P. dulcis* x *P. persica*). Por el contrario, los patrones Gisela 5 (*P. canescens* x *P. cerasus*), Mayor (*P. dulcis* x *P. persica*) y especialmente VSL-2 (*P. fruticosa* x *P. lannesiana*), sufrieron tanto el mayor daño en hojas como una mayor reducción del crecimiento vegetativo. El híbrido GF 677, utilizado como testigo, mostró un comportamiento intermedio. Sotiropoulos et al. (2006) también refieren al patrón Gisela 5 como un patrón más sensible comparado con la selección CAB 6P (*P. cerasus*).

19.4.3. Análisis genético de la tolerancia a la salinidad en frutales

Los intentos de mejorar la tolerancia a la salinidad en frutales han tenido unos resultados muy limitados, debido a la complejidad del carácter, tanto genética como fisiológicamente, y a la dificultad añadida de trabajar con leñosas. En cítricos y vid, donde se dispone de una mayor información sobre la heredabilidad de la tolerancia a la salinidad, se ha visto que la tolerancia relacionada con la exclusión de los iones Cl⁻ y/o Na⁺ es un carácter multigénico, con mecanismos independientes para ambos iones (Sykes, 1992). No obstante, en vid también se refiere la existencia de un gen mayor dominante procedente de la especie *V. berlandieri* (Sykes, 1992).

Por otra parte, se han identificado QTLs relacionados con dicha tolerancia en cítricos (Tozlu et al., 1999a, 1999b), aunque su dependencia de las condiciones de cultivo y su especificidad con los parentales y cruzamientos particulares en los que se han determinado, ha limitado una aplicación más generalizada en los programas de mejora (Flowers y Flowers, 2005). Es de esperar que en el futuro se desarrollen nuevas aproximaciones, por ejemplo mediante el análisis de RNA o proteínas (con expresión diferencial), que ayuden a identificar genes específicos y que se puedan introducir de una forma más efectiva y generalizada en los materiales avanzados de mejora.

En resumen, la selección de patrones *Prunus* tolerantes a estreses abióticos ha sido siempre uno de los objetivos prioritarios en la mejora de patrones para especies frutales de hueso. En general, los criterios de selección han incluido la buena adaptación a las condiciones de cultivo más limitantes del área mediterránea: suelos calizos y pesados, que ocasionan problemas de clorosis y asfixia de raíces. Además, se han tenido en cuenta las buenas características agronómicas inducidas a las variedades injertadas (vigor, productividad, calidad del fruto), lo cual ha implicado largos procesos de selección. En España y otros países de la cuenca mediterránea, la recogida y aprovechamiento de la variabilidad genética existente para las especies *Prunus* cultivadas, ha dado lugar a la selección de una serie de patrones clonales, algunos de los cuales están siendo ampliamente comercializados. Actualmente, los programas de mejora en curso se dirigen a la obtención de nuevos patrones, con multi-tolerancia y/o resistencia frente a los factores abióticos (clorosis, asfixia, sequía, salinidad) y/o bióticos (nematodos, bacterias, hongos de suelo) más limitantes en nuestras condiciones. Para ello, se aprovecha la variabilidad genética existente en especies próximas del género *Prunus*, mediante la realización de cruzamientos interespecíficos. En las poblaciones segregantes así obtenidas, se buscan QTLs y otros marcadores asociados a la tolerancia a clorosis férrica y asfixia de raíces. En este sentido, se dispone de varias descendencias F1 de cruzamientos inter-específicos de tres vías entre ciruelo mirabolán y distintos híbridos

almendro x melocotonero (*P. dulcis* x *P. persica*, Garfi x Nemared), que podrían segregarse para tolerancia a los estreses abióticos antes mencionados. Estas descendencias creadas en colaboración entre distintos centros europeos, también están siendo evaluadas en diversos centros de investigación (Dichio et al., 2004; Dirlwanger et al., 2004a, 2004b; Gonzalo et al., 2008) y se dispone de los mapas de ligamiento de los parentales. A pesar de las dificultades del trabajo con especies leñosas, es de esperar que esta cooperación internacional, junto a los altos niveles de similitud observados entre genomas de distintas especies (Dirlwanger et al., 2003) puedan contribuir a acelerar el progreso genético en la obtención de nuevos patrones *Prunus*, tolerantes a los estreses abióticos más limitantes en las condiciones de cultivo mediterráneas.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la financiación de los proyectos AGL2005-0533, PETRI 95.1000.OP y A-44, así como del programa de movilidad del MEC concedida a M. A. Moreno (ref. PR2007-0496) en la Universidad de California, Davis.

REFERENCIAS

- Abadía, J., Tagliavini, M., Grasa, R., Belkhdja, R., Abadía, A., Sanz, M., Araujo, E., Tsiouridis, C., and Marangoni, B. (2000). Using the flower Fe concentration for estimating chlorosis status in fruit tree orchards: a summary report. *J. Plant Nutr.* 23: 2023-2033.
- Abadía, J., López-Millán, A.F., Rombolà, A.D. and Abadía, A. (2002). Organic acids and Fe deficiency: a review. *Plant Soil* 241: 75-86.
- Abadía, J., Álvarez-Fernández, A., Rombolà, A.D., Sanz, M., Tagliavini, M. and Abadía A. (2004). Technologies for the diagnosis and remediation of Fe deficiency. *Soil Sci. Plant Nutr.* 50(7): 965-971.
- Abou El-Khashab, A.M., El-Sammak, A.F., Elaidy, A.A. and Salama, M.I. (1997) Paclobutrazol reduces some negative effects of salt stress in peach. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122: 43-46.
- Almaliotis, D.D., Manganaris, A.G., Simonis, A.D., and Bladenopoulou, S.B. (1995). Rootstock effect on yield and mineral nutrition of "Maycrest" peach trees under conditions of lime-induced chlorosis, pp. 301-306, in J. Abadía (ed.). *Iron Nutrition in Soils and Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Álvarez-Fernández, A., Paniagua, P., Abadía, J. and Abadía, A. (2003). Effects of Fe deficiency chlorosis on yield and fruit quality in peach (*Prunus persica* L. Batsch). *J. Agric. Food Chem.* 51: 5738-5744.
- Álvarez-Fernández, A., Abadía, J. and Abadía, A. (2006). Iron deficiency, fruit yield and fruit quality. pp. 85-101, in L.L. Barton and J. Abadía (eds.). *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Amador, M.L., Sancho, S. and Rubio-Cabetas, M.J. (2007). Genetic and biochemical aspects involved in waterlogging tolerance in *Prunus* rootstocks. *Twelfth Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics*. Zaragoza, septiembre. Abstracts, pp. 44.

- Arús, P. and Gardiner, S. (2007). Genomics for improvement of Rosaceae temperate tree fruit. pp. 357-395, in R.K. Varshney and R.Tuberosa (eds.). *Genomics Assisted Crop Improvement*. Vol 2 *Genomics applications in crops*. Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Bernhard, R. and Grasselly, C. (1959). Les pruniers porte-greffes du pêcher. *Jour. Fruit et Maraich. d'Avignon*, pp. 75-100.
- Bernhard, R., Grasselly, C. and Salesses, G. (1979). Orientations des travaux de sélection des porte-greffes du pêcher à la Station d'Arboriculture I.N.R.A. de Bordeaux. *Eucarpia fruit section*, pp. 277-286.
- Bernstein, L., Brown, J.W. and Hayward, H.E. (1956). The influence of rootstock on growth and salt accumulation in stone fruit trees and almonds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68: 86-95.
- Boland, A.M., Jerie, P.H., Mitchell, P.D., Irvine, J.L. and Nardella, N. (1996). The effect of a saline and non-saline water table on peach tree water use, growth, productivity and ion uptake. *Aust. J. Agric. Res.* 47: 121-139.
- Boudehri, K. Belka, M.A., Cardinet, G., Capdeville, G., Renaud, C., Tauzin, Y., Dirlwanger, E., Troadec, C., Jublot, D., Caboche, M. Bendahmane, A. and Moing, A. (2007). Toward the isolation of the D gene controlling the acidity of peach fruit by positional cloning. *Twelfth Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics*. Zaragoza, septiembre. Acta Hort. (in press).
- Breton, S., Jeandet, C., Mesnil, G., Trillot, M., Vidaud, J., Viard, M.P. and Fourel, M.A. (1972). *Le Cerisier, Monographies de l'Invuflec*. Institut National de Vulgarisation pour les fruits, légumes et champignons. Paris, France, p. 235.
- Burgos, L., Petri, C. and Badenes, M. (2007). *Prunus* spp. pp. 283-307. In. E.C. Pua and M.R. Davey (eds.). *Biotechnology in Agriculture and Forestry* Vol. 60 *Transgenic Crops V*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Byrne, D.H., Bacon, T.A. y Egilla, J.N.A. (1990). Patrones de frutales de hueso tolerantes a suelos calizos. *ITEA* Vol. Extra 9: 117-133.
- Calvet, C., Estaún, V., Camprubí, A. y Pinochet, J. (2000). Enfermedades de replantación en los frutales. pp 107-109, en E. Montesinos, P. Melgarejo, M.A. Cambra y J. Pinochet (eds.). *Enfermedades de los frutales de pepita y hueso. Monografía de la Sociedad Española de Fitopatología* Nº 3. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, Barcelona, México.
- Cambra, R. (1990). 'Adafuel', an almond x peach hybrid rootstock. *HortScience* 25: 584.
- Cantín, C.M., Crisosto, C.H., Ogundiwin, E., Torrents, J., Moreno, M.A. y Gogorcena, Y. (2008) Susceptibilidad a los daños por frío en una población de melocotonero. *IV Congreso de Mejora Genética de Plantas*. Córdoba, octubre de 2008.
- Catlin, P.B., Hoffman, G.J., Mead, R.M. and Johnson, R.S. (1993). Long-term response of mature plum trees to salinity. *Irrig. Sci.* 13: 171-176.
- Cinelli, F. and Loreti, F. (2004). Evaluation of some plum rootstocks in relation to lime-induced chlorosis by hydroponic culture. *Acta Hort.* 658: 421-427.

- Cinelli, F., Tamantini, I., and Iacona, C. (2004). Nutritional (Fe-Mn) interactions in 'Big Top' peach plants as influenced by the rootstock and by the soil CaCO₃ concentration. *Soil Sci. Plant Nutr.* 50: 1097-1102.
- Cinelli, F., Viti, R., Byrne, D.H. and Reed, D.W. (1995). Physiological characterization of two peach seedling rootstocks in bicarbonate nutrient solution. I. Root iron reduction and iron uptake, pp. 323-328, in J. Abadía (ed.). *Iron Nutrition in Soils and Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Crossa-Raynaud, P. and Audergon, J.M. (1987). Apricot rootstocks. pp. 295-320, in R.C. Rom and R.F. Carlson (ed.). *Rootstocks for Fruit Crops*. John Wiley & Sons, New York, U.S.A.
- Dasgan, H.Y., Abak, K., Cakmak, I., Römheld, V. and Sensoy, S. (2004). Inheritance of tolerance to leaf iron deficiency chlorosis in tomato. *Euphytica* 139: 51-57.
- Decroocq, S., Manicki, A., Boury, C., Donnart, M., Bordenave, L., Merdinoglu, D. and Ollat, N., (2004). QTL analysis of a grape full sib descent for lime induced iron chlorosis tolerance. *XIIIth Int. Symp. on iron nutrition and interactions in plants*. Japan, April.
- Decroocq, S., Manicki, A., Boury, C., Nemorin, A., Donnart, M. and Ollat, N. (2007). Genetic mapping of some homologous keys genes for iron homeostasis in *Vitis*. *Cost Action 858: Understanding the genetic and molecular basis of quality and production traits in grapevine: from traits to genes and backwards*. Logroño (Spain), p. 19.
- De Salvador, F.R., Di Tommaso, G. and Piccioni, C. (2005). Performance of new and standard cherry rootstocks in different soils and climatic conditions. *Acta Hort.* 667: 191-199.
- Dichio, B., Xiloyannis, C., Celano, G., Vicinanza, L., Gómez-Aparisi, J., Esmenjaud, D. and Salesses, G. (2004). Performance of new selections of *Prunus* rootstocks, resistant to root knot nematodes, in waterlogging conditions. *Acta Hort.* 658: 403-405.
- Diers, R.W., Cianzio, S.R. and Shoemaker, R.C. (1992). Possible identification of quantitative trait loci affecting iron efficiency in soybean. *J. Plant Nutr.* 15: 2127-2136.
- Dirlwanger, E. and Arús, P. (2008). Markers in fruit tree breeding: Improvement of peach. pp. 279-304, in H. Lörz and G. Wenzel (eds.). *Molecular Marker Systems in Plant Breeding and Crop Improvement*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, Germany.
- Dirlwanger, E., Cosson, P., C. Pozat, R., Laigret, F., Aranzana, M.J., Arús, P., Dettori, M.T., Verde, I. and Quarta, R. (2003). Synteny within the *Prunus* genomes detected by molecular Markers. *Acta Hort.* 622: 177-187.
- Dirlwanger, E., Cosson, P., Howad, W., Capdeville, G., Bosselut, N., Claverie, M., Voisin, C. Pozat, R., Lafargue, B., Baron, O., Laigret, F., Kleinhentz, M., Arús, P. and Esmenjaud, D. (2004a). Microsatellite genetic linkage maps of myrobalan plum and an almond-peach hybrid-location of root-knot nematode resistance genes. *Theor. Appl. Genet.* 109: 827-838.
- Dirlwanger, E., Kleinhentz, M., Voisin, R., Claverie, M., Lecouls, A.C., Poëssel, J.L., Faurobert, M., Arús, P., Gómez-Aparisi, J., Di Vito, M., Xiloyannis, C. and Esmenjaud, D. (2004b). Breeding for a new generation of *Prunus* rootstocks: an example of MAS. *Acta Hort.* 658: 581-590.

- Domingo, R., Pérez-Pastor, A. and Ruiz-Sánchez, M.C. (2002). Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. *J. Plant Physiol.* 159: 725-732.
- Dondini, S., Vigani, G.P. and Zocchi, G. (2006). Biochemical and molecular analysis of Fe deficiency responses in *Vitis* spp. In: *13th International Symposium on Iron Nutrition and Interactions in Plants*, Montpellier, France, p. 123.
- Downton, W.J.S. (1977). Influence of rootstocks on the accumulation of chloride, sodium and potassium in Grapevines. *Aust. J. Agric. Res.* 28: 879-89.
- EL-Motaium, R., and Hu H. Brown, P.H. (1994). The relative tolerance of six *Prunus* rootstocks to boron and salinity. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119 (6): 1169-1175.
- Erturk, U., Sivritepe, N., Yerlikaya, C., Bor, M., Ozdemir, F. and Turkan, I. (2007). Responses of the cherry rootstock to salinity *in vitro*. *Biol. Plant.* 51 (3): 597-600.
- Etienne, C., Rothlan, C., Moing, A., Plomion, C., Bodénès, C., Svanella-Dumas, L., Cosson, P., Pronier, V., Monet, R. and Dirlwanger, E. (2002). Candidate genes and QTLs for sugar and organic acid content in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. *Theor. Appl. Genet.* 105: 145-159.
- FAOSTAT (2008) <http://faostat.fao.org>.
- Felipe, A.J. y Pascual, M.T. (1990). Propagación de los nuevos clones de ciruelo 'Pollizo', 'Monpol' y 'Montizo'. *ITEA Vol. Extra 9*: 215-220.
- Felipe, A.J., Gómez Aparisi, J., Socias i Company, R. and Carrera, M. (1997). The almond x peach hybrid rootstocks breeding program at Zaragoza (Spain). *Acta Hort.* 451 (1): 259-262.
- Flowers, T.J. and Flowers, S.A. (2005). Why does salinity pose such a difficult problem for plant breeders?. *Agric. Water Manage.* 78: 15-24.
- Foulongne, M., Pascal, T., Pfeiffer, F., Kervella J. (2003) QTLs for powdery mildew resistance in peach x *Prunus davidiana* crosses: consistency across generations and environments. *Mol. Breed.* 12: 33-50.
- García-Sánchez, F., Jifon, J.L., Carvajal, M., and Syvertsen, J.P. (2002). Gas exchange, chlorophyll and nutrient contents in relation to Na⁺ and Cl⁻ accumulation in 'Sunburst' mandarin grafted on different rootstocks. *Plant Sci.* 162: 705-712.
- Giorgi, M., Capocasa, F., Scalzo, J., Murri, G., Battino, M. and Mezzetti, B. (2005). The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in peach (cv. 'Suncrest'). *Sci. Hortic.* 107: 36-42.
- Gogorcena, Y., Abadía, J. and Abadía, A. (2000). Induction of *in vivo* root ferric chelate reductase activity in fruit tree rootstock. *J. Plant Nutr.* 23: 9-21.
- Gogorcena, Y., Abadía, A. and Abadía, J. (2004). New technique for screening iron-efficient genotypes in peach rootstocks: Elicitation of root ferric chelate reductase by manipulation of external iron concentrations. *J. Plant Nutr.* 27: 1701-1715.
- Gogorcena, Y., Decroocq, S., Palomo, D., Cantin, O., Donnart, M., Decroocq, V. and Ollat, N. (2006). Differential gene expression in *Vitis* under iron deficiency: cDNA-AFLP. *XIIIth Int. Symp. Iron Nutrition and Interactions in Plants*. Montpellier (France) July (S5-póster-12).

- Gonzalo, M.J., Dirlewanger, E., Legrait, F., Moreno, M.A. and Gogorcena, Y. (2007). Genetic analysis of iron chlorosis tolerance in a Myrobalan plum x almond peach hybrids. *Twelfth Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics*. Zaragoza, septiembre. Acta Hort. (in press).
- Gonzalo, M.J., Jiménez, S., Rubio-Cabetas, M.J., Moreno, M.A. and Gogorcena, Y. (2008). Search of candidate genes expressed in response to iron deficiency in *Prunus* rootstocks. *6th International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Crops*. Faro (Portugal), May. Abstract book p. 61.
- Gradziel, T.M. (2003). Interspecific hybridizations and subsequent gene introgression within *Prunus* subgenus *Amygdalus*. Acta Hort. 622: 249-255.
- Hoffman, G.J., Catlin, P.B., Mead, R.M., Johnson, R.S., Francois, L.E. and Goldhamer, D. (1989). Yield and foliar injury responses of mature plum trees to salinity. Irrig. Sci. 10: 215-229.
- Jiménez, S., Garín, A., Gogorcena, Y., Betrán, J.A. and Moreno M.A. (2004). Flower and foliar analysis for prognosis of sweet cherry nutrition. Influence of different rootstocks. J. Plant Nutr. 27: 701-712.
- Jiménez, S., Moreno, M.A. y Gogorcena, Y. (2005a). Cambios metabólicos en la raíz del patrón GF 677 en condiciones de deficiencia de hierro. Geórgica 11: 43-49.
- Jiménez, S., Ollat, N., Moreno, M.A. y Gogorcena, Y. (2005b). Estudio de la respuesta metabólica de patrones *Prunus* frente a clorosis por medio de ¹H-Resonancia Magnética Nuclear Monodimensional. *Actas Portuguesas de Horticultura* 2: 162-167.
- Jiménez, S. (2006). Selección de patrones frutales de hueso tolerantes a la clorosis férrica. Aspectos nutricionales y metabólicos. Tesis Doctoral. Univ. de Zaragoza (Facultad de Ciencias), p. 227.
- Jiménez, S., Pinochet, J., Gogorcena, Y., Betrán, J.A. and Moreno, M.A. (2007). Influence of different vigour cherry rootstocks on leaves and shoots mineral composition. Sci. Hortic. 112: 73-79.
- Jiménez, S., Pinochet, J., Abadía, A., Moreno, M.A. and Gogorcena Y. (2008). Response of *Prunus* selections for tolerance to iron chlorosis in the Mediterranean area. HortScience 43(2): 304-309.
- Jung, S., Staton, M., Lee, T., Blenda, A., Svancara, R., Abbott, A. and Main, D. (2008) GDR (Genome Database for Rosaceae): integrated web-database for Rosaceae genomics and genetics data. Nucleic Acids Res. 36: 1034-1040.
- Karakas, B., Lo Bianco, R. and Rieger, M. (2000). Association of marginal leaf scorch with sodium accumulation in salt-stressed peach. HortScience 35(1): 83-84.
- Kester, D.E. and Assay, R.N. (1986). Hansen 2168 and Hansen 536: two *Prunus* rootstock clones. HortScience 21: 331-332.
- Kozłowski, T.T. (1984). Responses of woody plants to flooding. pp. 123-164, in T.T. Kozłowski (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, New York, U.S.A.
- Kozłowski, T.T. (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiol. 1: 1-22.
- Kozłowski, T.T. and Pallardy, S.G. (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. Bot. Rev. 68: 270-334.

- Lambert, P., Dicenta, F., Rubio, M. and Audergon, J.M. (2007). QTL analysis of resistance to sharka disease in the apricot (*Prunus armeniaca* L.) 'Polonais' x 'Stark Early Orange' F1 progeny. *Tree Genetics & Genomes*. 3: 299-309.
- Lecoals, A.C., Bergougnoux, V, Rubio-Cabetas, MJ, Bosselut, N., Voisin, R. Poessel, JL, Faurobert, M., Bonnet, A., Salesses, G., Dirlwanger, E. and Esmenjaud, D. (2004) Marker-assisted selection for the wide-spectrum resistance to root-knot nematodes conferred by the *Ma* genes from Myrobalan plum (*Prunus cerasifera*) in interspecific *Prunus* material. *Mol. Breed.* 13: 113-124.
- Leece, D.R. (1975). Diagnostic leaf analysis for stone fruit. Sweet cherry. *Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 15: 118-122.
- Lin, S.F., Baumer, J.S., Ivers, D., Cianzo, S.R. and Shoemaker, R.C. (2000). Nutrient solution screening of Fe chlorosis resistance in soybean evaluated by molecular characterization. *J. Plant Nutr.* 23: 1915-1928.
- Loreti, F. y Massai, R. (1990). Los patrones del melocotonero y del almendro: situación actual, problemas y perspectivas. *ITEA Vol. Extra* 9: 73-116.
- Martínez-Gómez, P., Sozzi, G.O., Sánchez-Pérez, R., Rubio, M. and Gradziel, T.M. (2003). New approaches to *Prunus* tree crop breeding. *Food, Agric. Env.* 1(1): 52-63.
- Martínez-Gómez, P., Majourhat, K., Zeinalabedini, M., Erogul, D., Khayam-Nekoui, M., Grigorian, V., Hafidi, A., Piqueras, A., and Gradziel, T.M. (2007). Use of biotechnology for preserving rare fruit germplasm. *Bioremediation, Biodiver. Bioavailab.* 1(1): 31-40.
- Massai, R. and Loreti, F. (2004) Preliminary observations on nine peach rootstocks grown in a replant soil. *Acta Hort.* 658: 185-192.
- Massai, R., Remorini, D. and Tattini, M. (2004). Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. *Plant Soil* 259: 153-162.
- Massai, R., Xiloyannis, C. and Cerqua, A. (1986). Comportamento di alcuni portinnesti del Pesco sottoposti a stress da eccessi idrici. *Atti del "XVIII Convegno Peschicolo"*, Cesena, may 3: 195-207.
- Mircetich, S.M. and Matheron, M.E. (1976). Phytophthora root and collar rot of cherry trees. *Phytopathology* 66: 549-558.
- Mizutani, F., Yamaha, M. and Tomana, T. (1982). Differential water tolerance and ethanol accumulation in *Prunus* species under flooded conditions. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 51(1): 29-34.
- Moreno, M.A. (2004). Breeding and selection of *Prunus* rootstocks at the Estación Experimental de Aula Dei, Zaragoza, Spain. *Acta Hort.* 658: 519-528.
- Moreno, M.A. and Cambra, R. (1994). 'Adarcias', an almond x peach hybrid rootstock. *HortScience* 29: 925.
- Moreno, M.A., Tabuenca, M.C. and Cambra, R. (1994). Performance of 'Adafuel' and 'Adarcias' as peach rootstocks. *HortScience* 29: 1271-1273.

- Moreno, M.A., Tabuenca, M.C. and Cambra, R. (1995a). 'Adesoto 101', a plum rootstock for peaches and other stone fruits. *HortScience* 30: 1314-1315.
- Moreno, M.A., Tabuenca, M.C. and Cambra, R. (1995b). 'Adara', a plum rootstock for cherries and other stone fruit species. *HortScience* 30: 1316-1317.
- Moreno, M.A., Tabuenca, M.C. and Cambra, R. (1995c). 'Ademir', a myrobalan rootstock for plums. *HortScience* 30: 1475-1476.
- Moreno, M.A., Montañés, L., Tabuenca, M.C. and Cambra, R. (1996). The performance of 'Adara' as a cherry rootstock. *Sci. Hortic.* 65: 85-91.
- Moreno, M.A., Adrada, R., Aparicio, J. and Betrán, J.A. (2001). Performance of 'Sunburst' sweet cherry grafted on different rootstocks. *J. Hort. Sci. and Biotech.* 76 (2): 167-173.
- Moreno, M.A., Moing, A., Lansac, M., Gaudillère, J.P. and Salesses, G. (1993). Peach/myrobalan plum graft incompatibility in the nursery. *J. Hort. Sci.* 68: 705-714.
- Nicotra, A. and Moser, L. (1997). Two new plum rootstocks for peach and nectarines: Tetra and Penta. *Acta Hort.* 451: 269-271.
- Ogundiwin, E.A., Peace, C.P., Nicolet, C.M., Rashbrook, V.K., Gradziel, T.M., Bliss, F.A., Parfitt D. and Crisosto, C.H. (2008) Leucoanthocyanidin dioxygenase gene (PpLDOX): a potential functional marker for cold storage browning in peach. *Tree Gen. Genom.* 4 (3): 543-554.
- Ollat, N., Laborde, B., Neveux, M., Diakou-Verdin, P., Renaud, C. and Moing, A. (2003). Organic acid metabolism in roots of various grapevine (*Vitis*) rootstocks submitted to iron deficiency and bicarbonate nutrition. *J. Plant Nutr.* 26: 2165-2176.
- Parelle, J., Zapater, M., Scotti-Saintagne, C., Kremer, A., Jolivet, Y., Dreyer, E. and Brendel, O. (2007). Quantitative trait loci of tolerance to waterlogging in a European oak (*Quercus robur* L.): physiological relevance and temporal effect patterns. *Plant Cell Environ.* 30: 422-434.
- Perry, R.L. (1987). Cherry rootstocks. pp. 217-264, in R.C. Rom and R.F. Carlson (eds) *Rootstocks for Fruit Crops*. John Wiley & Sons, New York, U.S.A.
- Pinochet, J., Calvet, C., Hernández-Dorrego, A., Bonet, A., Felipe, A. and Moreno, M.A. (1999). Resistance of peach and plum rootstocks from Spain, France, and Italy to rootknot nematode *Meloidogyne javanica*. *HortScience* 34: 1259-1262.
- Pinochet, J., Cunill, M., Torrents, J., Moreno, M.A., Gogorcena, Y., Jiménez, S., Eremin, V., and Eremin, G. (2008). Performance of new low and medium vigour rootstocks for peach to biotic and abiotic stresses. *18th Eucarpia General Congress (Modern Variety Breeding for Present and Future Needs)*, Valencia, 9-12 de septiembre de 2008.
- Quilot, B., Wu B.H., Kervella J., Genard M., Foulongne M. and Moreau K. (2004). QTL analysis of quality traits in an advanced backcross between *Prunus persica* cultivars and the wild relative species *P. davidiana*. *Theor. Appl. Genet.* 109 (4): 884-897.
- Rabotti, G., De Nisi, P., and Zocchi, G. (1995). Metabolic implications in the biochemical responses to iron deficient in cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots. *Plant Physiol.* 107: 1195-1199.

- Rehder, A. (1940). *Manual of Cultivated Trees and Shrubs: Hardy in North America*. Mac Millan, New York, USA (2nd), p. 996.
- Reighard, G.L. (2002). Current directions of peach rootstock programs worldwide. *Acta Hort.* 592: 421-428.
- Reighard, G.L., Parker, M.L., Krewer, G.W., Beckman, T.G., Wood, B.W, Smith, J.E. and Whiddon, J. (2001). Impact of hurricanes on peach and pecan orchards in the Southeastern United States. *HortScience* 36: 250-252.
- Renaud, R., Bernhard, R., Grasselly, C. and Dosba, F. (1988). Diploid plum x peach hybrid rootstocks for stone fruit trees. *HortScience* 23: 115-117.
- Rieger, M. (2001). Salt stress resistance of peach and four North American *Prunus* species. *Acta Hort.* 557: 181-187.
- Robbani, M., Banno, K. and Kakegawa, M. (2006). Differential flooding tolerance of some dwarfing pear rootstock clones selected from the progenies of *Pyrus betulaefolia* and *P. calleryana*. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 75(4): 297-305.
- Rombolà, A.D., Gogorcena, Y., Larbi, A., Morales, F., Baldi E., Marangoni, B., Tagliavini, M. and Abadía, J. (2005). Iron deficiency-induced changes in carbon fixation and leaf elemental composition of sugar beet (*Beta vulgaris*) plants. *Plant Soil* 271: 39-45.
- Rombolà, A.D., and Tagliavini, M. (2006). Iron nutrition of fruit tree crops. pp. 61-84, in L.L. Barton and J. Abadía (eds.). *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Micoorganisms*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Romera, F.J., Alcántara, E. and De La Guardia, M.D. (1991a). Characterization of the tolerance to iron chlorosis in different peach rootstocks grown in nutrient solution. I. Effect of bicarbonate and phosphate. *Plant Soil* 130: 115-119.
- Romera, F.J., Alcántara, E. and De La Guardia, M.D. (1991b). Characterization of the tolerance to iron chlorosis in different peach rootstocks grown in nutrient solution. II. Iron-stress response mechanism. *Plant Soil* 130: 121-125.
- Rowe, R.N. and Catlin, P.B. (1971). Differential sensitivity to waterlogging and cyanogenesis by peach, apricot, and plum roots. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96: 305-308.
- Rutto, K.L., Mizutani, F. and Kadoya, K. (2002). Effect of root-zone flooding on mycorrhizal and non-mycorrhizal peach (*Prunus persica* Batsch) seedlings. *Sci. Hortic.* 94: 285-295.
- Salesses, G., Dirlewanger, E., Bonnet, A., Lecouls, A.C. and Esmenjaud, D. (1998). Interspecific hybridization and rootstock breeding for peach. *Acta Hort.* 465: 209-217.
- Salesses, G. and Juste, C. (1970). Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitières à noyau. I- Rôle éventuel de certaines substances présentes dans les racines du pêcher *Prunus persica*. *Ann. Amélior. Plantes* 20: 87-103.
- Salesses, G. and Juste, C. (1971). Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers à noyau. II- Comportement des porte-greffes de types pêcher et prunier: Etude de leur teneur en amygdaline et des facteurs intervenant dans l'hydrolise de celle-ci. *Ann. Amélior. Plantes* 1: 265-280.

- Salesses, G., Saunier, R., and Bonnet, A. (1970). L'asphyxie racinaire chez les arbres fruitiers. Bull. Tech. Infor. 251: 403-415.
- Sánchez-Pérez, R., Howad, W., Dicenta, F., Arús, P. and Martínez-Gómez, P. (2007). Mapping major genes and quantitative trait loci controlling agronomic traits in almond. Plant Breed. 126: 310-318.
- Sanz, M., Pascual, J., and Machín, J. (1997). Prognosis and correction of iron chlorosis in peach trees: influence on fruit quality. J. Plant Nutr. 20(11): 1567-1572.
- Saunier, R. (1966). Methode de détermination de la résistance a l'asphyxie racinaire de certains porte-greffes d'arbres fruitiers. Ann. Amélior. Plantes 16: 367-384.
- Saunier, R. (1970). Résistance à l'asphyxie racinaire de quelques porte-greffes d'arbres fruitiers. CTIFL-Documents 26: 11 p.
- Shi, Y. and Byrne D.H. (1995). Tolerance of *Prunus* rootstocks to potassium carbonate-induced chlorosis. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 120: 283-285.
- Socias i Company, R., Gómez-Aparisi J. and Felipe A.J. (1995). A genetical approach to iron chlorosis in deciduous fruit trees, pp. 167-174, in J. Abadía (ed.). *Iron Nutrition in Soils and Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Sotiropoulos, T.E., Terrizo, I.N., Almaliotis, D., Papadakis, I., and Dimassi, K.N. (2006). Response of cherry rootstocks to boron and salinity. J. Plant Nutr. 29: 1691-1698.
- Sykes, S.R. (1992). The inheritance of salt exclusion in woody perennial fruit species. Plant Soil 146: 123-129.
- Tagliavini, M., Abadía, J., Rombolà, A.D., Abadía, A., Tsipouridis, C. and Marangoni, B. (2000). Agronomic means for the control of iron deficiency chlorosis in deciduous fruit trees. J. Plant Nutr. 23(11&12): 2007-2022.
- Tagliavini, M. and Rombolà A.D. (2001). Iron deficiency and chlorosis in orchard and vineyard ecosystems. Eur. J. Agron. 15: 71-92.
- Tamura, F., Tanabe, K. and Itai, A. (2004). Characteristics of the respiration chain in relation to flooding tolerance in pear rootstocks. Acta Hort. 636: 191-198.
- Thimm, O., Essigmann, B., Kloska, S., Altmann, T. and Buckhout, T.J. (2001). Response of *Arabidopsis* to iron deficiency stress as revealed by microarray analysis. Plant Physiol. 127: 1030-1043.
- Tozlu, I., Guy, C.L. and Moore, G.A. (1999a). QTL analysis of morphological traits in an intergeneric BC1 progeny of *Citrus* and *Poncirus* under saline and non-saline environments. Genome 42: 1020-1029.
- Tozlu, I., Guy, C.L. and Moore, G.A. (1999b). QTL analysis of Na and Cl accumulation related traits in an intergeneric BC1 progeny of *citrus* and *Poncirus* under saline and non saline environments. Genome 42: 692-705.
- Vilanova, S., Romero, C., Abbott, A.G., Llácer, G. and Badenes, M.L. (2003). An apricot (*Prunus armeniaca* L.) F2 progeny linkage map based on SSR and AFLP markers, mapping plum pox virus resistance and self-incompatibility traits. Theor. Appl. Genet. 107: 239-247.

Walker, R.R. and Douglas, T.J. (1983). Effect of salinity level on uptake and distribution of chloride, sodium and potassium ions in citrus plants. *Aust. J. Agric. Res.* 34: 145-53.

Wang, D., Karle, R. and Iezzoni, A.F. (2000). QTL analysis of flower and fruit traits in sour cherry. *Theor. Appl. Genet.* 100: 535-544.

Wertheim, S.J. and Webster, A.D. (2005). Rootstocks and interstems. pp. 156-175, in J. Tromp, A.D. Webster and S.J. Wertheim (eds). *Fundamentals of Temperate Zone Tree Fruit Production*. Blackhuys Publisher. Leiden, The Netherlands.

Xiloyannis, C., Dichio, B., Tuzio, A.C., Kleinhentz, M., Salesses, G., Gomez-Aparisi, J., Rubio-Cabetas, M.J. and Esmenjaud, D. (2007). Characterization and selection of *Prunus* rootstocks resistant to abiotic stresses: waterlogging, drought and iron chlorosis. *Acta Hort.* 732: 247-251.

Yi, Y. and Guerinot, M.L. (1996). Genetic evidence that induction of root Fe(III) chelate reductase activity is necessary for iron uptake under iron deficiency. *Plant J.* 10: 835-844.

Zarrouk, O., Gogorcena Y., Gómez-Aparisi J., Betrán J.A. and Moreno M.A. (2005). Influence of peach x almond hybrids rootstocks on flower and leaf mineral concentration, yield and vigour of two peach cultivars. *Sci. Hortic.* 106: 502-514.

Ziska, L.H., Seemann, J.R. and DeJong, T.M. (1990). Salinity induced limitations on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. *Plant Physiol.* 93: 864-870.

Zocchi, G (2006). Metabolic changes in iron-stressed dicotyledonous plants. pp. 359-370, in L.L. Barton and J. Abadía (eds.). *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.