



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

---

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

## **MANEJO DE *Fusarium oxysporum* sp. *physali* Y *Rhizoctonia solani* EN *Physalis peruviana* L. MEDIANTE NUTRICIÓN MINERAL**

ANA BELL SÁNCHEZ AGUILAR

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019

**CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION**

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Ana Bell Sánchez Aguilar, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Manuel Sandoval Villa, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis

MANEJO DE *Fusarium oxysporum* sp. *physali* Y *Rhizoctonia solani* EN *Physalis peruviana* L. MEDIANTE NUTRICIÓN MINERAL

y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 06 de Noviembre de 2019

  
Firma del  
Alumno (a)

  
Dr. Manuel Sandoval Villa  
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: “**MANEJO DE *Fusarium oxysporum* sp. *physali* Y *Rhizoctonia solani* EN *Physalis peruviana* L. MEDIANTE NUTRICIÓN MINERAL**”, realizada por la alumna: **Ana Bell Sánchez Aguilar**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS  
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
FISIOLOGÍA VEGETAL

CONSEJO PARTICULAR

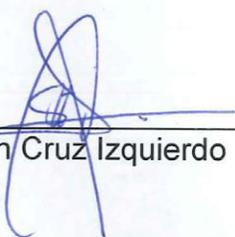
CONSEJERO

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Manuel Sandoval Villa

ASESOR

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Javier Hernández Morales

ASESOR

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Serafín Cruz Izquierdo

Montecillo, Texcoco, Estado de México, noviembre de 2019

**MANEJO DE *Fusarium oxysporum* sp. *physali* Y *Rhizoctonia solani* EN  
*Physalis peruviana* L. MEDIANTE NUTRICIÓN MINERAL**

**Ana Bell Sánchez Aguilar, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2019**

**RESUMEN**

La uchuva (*Physalis peruviana* L.) es una planta semi-domesticada y perenne, presenta un fruto exótico demandado en un mercado internacional en crecimiento. En México la información acerca de la nutrición de este cultivo y el manejo de enfermedades es escasa. Por lo que el objetivo del presente trabajo fue determinar las características de la calidad del fruto y variables fisiológicas en el cultivo de uchuva en función de la solución nutritiva Steiner (SNS) y con y sin la presencia de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* o *Rhizoctonia solani*. En este estudio se realizaron dos experimentos; el primero se efectuó en plantas de uchuva en producción trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro al 1.5%. Se evaluaron características de calidad del fruto como firmeza, número de frutos, sólidos solubles totales (SST), diámetro ecuatorial, peso, rendimiento, pH y conductividad eléctrica, también se midió el intercambio gaseoso (asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración y CO<sub>2</sub> intercelular) y lecturas SPAD; como respuesta, a la concentración de la SNS a 50, 100 y 150% e inoculadas con *Fusarium oxysporum* sp. *physali* en un diseño factorial completamente al azar. El mayor rendimiento se obtuvo con la SNS al 150% en plantas sin inocular (508.8 g planta), el número de frutos también fue mayor en el testigo (10.65) que en las plantas con presencia del patógeno (7.93). Los SST, diámetro ecuatorial, firmeza, peso, lecturas SPAD e intercambio gaseoso no presentaron diferencias en ninguno de los tratamientos evaluados. El segundo experimento se realizó en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle esterilizado con vapor de agua caliente y tezontle desinfestado con cloro al 1.5% e inoculadas con *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*, con 25, 50 y 75% de la SNS. En esta parte del experimento las variables evaluadas fueron peso fresco del área foliar, peso seco, asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración, CO<sub>2</sub> intercelular y lecturas SPAD. Las mediciones realizadas en plántulas con *F. oxysporum* y trasplantadas en sustrato estéril mostraron diferencias en las cuatro variables de intercambio gaseoso. La mayor acumulación de biomasa y lecturas SPAD en todos los tratamientos se logró con el uso de la solución nutritiva al 75%.

**Palabras clave:** *Physalis peruviana*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* sp. *physali*, solución nutritiva, calidad, variables fisiológicas.

**HANDLING OF *Fusarium oxysporum* sp. *physali* and *Rhizoctonia solani* IN  
*Physalis peruviana* L. THROUGH MINERAL NUTRITION**

**Ana Bell Sánchez Aguilar, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2019**

**ABSTRACT**

The uchuva (*Physalis peruviana* L.) is a semi-domesticated and perennial plant, it produces an exotic fruit demanded in a growing international market. In Mexico information about nutrition of this crop and the management of diseases is scarce. Therefore, the objective of this work was to determine the fruit quality characteristics and physiological variables in uchuva crop as a response to increasing concentrations of the Steiner nutrient solution (SNS) and with the inoculation of *Fusarium oxysporum* sp. *physali* and *Rhizoctonia solani*. Two experiments were conducted in this study; the first was carried out in uchuva plants in production transplanted in red porous gravel known as tezontle disinfected with a solution a chlorine at 1.5%. Quality characteristics of fruit were evaluated: firmness, number of fruits, total soluble solids (TSS), equatorial diameter, weight, yield, pH and electrical conductivity, as well as gaseous exchange (CO<sub>2</sub> assimilation, stomatic conductance, respiration and intercellular CO<sub>2</sub>) and SPAD readings, as influenced by the concentration of three SNS; 50, 100, and 150% of the Steiner nutrient solution and inoculation with *Fusarium oxysporum* sp. *physali* in a completely randomized factorial design. The highest yield was obtained with of the 150% of the SNS in non-inoculated plants (508.8 g plant), the number of fruits was also higher in the control treatment (10.65) than in the inoculated (7.93). The TSS, equatorial diameter, firmness, weight, SPAD readings and gaseous exchange had no differences due to treatments. The second experiment was conducted in seedlings of *Physalis peruviana* L. transplanted into tezontle sterilized with hot water and tezontle deinfested with chlorine at 1.5% and inoculated with *Fusarium oxysporum* sp. *physali* and *R. solani*, and seedlings were exposed to three SNS (25, 50, and 75%). In this part of the experiment the evaluated variables were fresh weight of foliar area, dry weight, CO<sub>2</sub> assimilation, stomatic conductance, perspiration, intercellular CO<sub>2</sub> and SPAD readings. Measurements in seedlings with *F. oxysporum* and transplanted into sterile substrate showed differences in the four gaseous exchange variables. The greatest accumulation of biomass and SPAD readings in all treatments were achieved with the use of the 75% Steiner nutrient solution.

**Keywords:** *Physalis peruviana*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* sp. *physali*, nutrient solution, quality, physiological variables.

## **DEDICATORIAS**

*A mi madre Evelia Aguilar Vargas por su apoyo incondicional, amor brindado y fortaleza que me ha enseñado a luchar por lo que quiero, gracias madre te amo.*

*A mi hermana Janeth Sánchez Aguilar por ser mi amiga, gracias por tus consejos, regaños y creer siempre en mí.*

*A mi hermano Juan Manuel Sánchez Aguilar por enseñarme a ver la vida de manera poco complicada y ser feliz.*

*A mi padre Juan Sánchez Mota (Q.E.D.) por mi formación de pequeña, quien me enseñó a no rendirme jamás y ser fuerte en la vida.*

*A las personas que de alguna manera ayudaron a mi formación profesional o personal.*

*A mí, por no rendirme en la realización de la maestría aun cuando las cosas se complicaron personal y profesionalmente, gracias por no desistir.*

## **AGRADECIMIENTOS**

*A dios por regalarme vida, salud y permitirme culminar esta etapa de mi vida.*

*Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por financiar mis estudios por medio de la beca otorgada durante mi formación académica como Maestra en Ciencias.*

*Al Colegio de Postgraduados y Recursos Genéticos y Productividad, por la formación académica y el apoyo brindado para realizar mis estudios de maestría.*

*A mi Consejo Particular, Dr. Manuel Sandoval Villa, Dr. Javier Hernández Morales y Dr. Serafín Cruz Izquierdo, por su asesoría, cooperación, disponibilidad y consejos durante el desarrollo del proyecto de investigación.*

*A la M.C. Victoria Ayala Escobar, por su apoyo en la realización de este trabajo.*

*A Cynthia Meraz, Fernando Reyes, Luis Cervantes, Rosendo Hernández y Sarahi Rico por compartir parte de su tiempo conmigo y apoyarme para culminar esta meta.*

*A Ivan Cabanzo (Ivancito) por apoyarme en todo momento en lo personal y académico y siempre motivarme a ser mejor persona.*

## CONTENIDO

RESUMEN .....	iv
ABSTRACT .....	v
LISTA DE FIGURAS .....	xi
LISTA DE CUADROS .....	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1. OBJETIVO GENERAL .....	4
2.1.1. Objetivos específicos.....	4
3. HIPÓTESIS.....	4
3.1. HIPÓTESIS GENERAL .....	4
3.1.1. Hipótesis específicas .....	4
4. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
4.1. Género <i>Physalis</i> .....	5
4.2. <i>Physalis peruviana</i> L. ....	5
4.3. Propiedades de <i>Physalis peruviana</i> L. ....	6
4.4. Comercialización .....	7
4.5. Enfermedades de <i>Physalis peruviana</i> L. ....	7
4.5.1. Enfermedades fúngicas en <i>Physalis peruviana</i> L. ....	7
4.5.2. Dampin off .....	8
4.5.3. <i>Fusarium oxysporum</i> Schldl.....	8
4.5.3.1. Sintomatología .....	9
4.5.3.2. Manejo <i>Fusarium oxysporum</i> Schldl.....	10
4.5.4. <i>Rhizoctonia solani</i> Khün .....	11
4.5.4.1. Sintomatología.....	12
4.5.4.2. Manejo de <i>Rhizoctonia solani</i> Khün .....	13
4.6. Factores de susceptibilidad a enfermedades en plantas.....	14
4.7. Nutrición mineral .....	14
4.7.1. Macrolementos .....	17
4.7.1.1. Nitrógeno (N).....	17
4.7.1.2. Fósforo (P) .....	18
4.7.1.3. Potasio (K).....	19
4.7.1.4. Calcio (Ca) .....	20

4.7.1.5. Magnesio (Mg).....	21
4.7.1.6. Azufre (S) .....	22
4.8.2. Microelementos.....	23
4.8.2.1. Hierro (Fe) .....	23
4.8.2.2. Zinc (Zn) .....	25
4.8.2.3. Manganeso (Mn) .....	26
4.8.2.4. Molibdeno (Mo).....	26
4.8.2.5. Cobre (Cu).....	27
4.8.2.6. Boro (B) .....	28
4.8.2.7. Cloro (Cl) .....	29
4.8.2.8. Níquel (Ni) .....	30
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
5.1. Localización del experimento .....	31
5.2. Material genético y establecimiento del experimento para evaluación de plantas de <i>Physalis peruviana</i> L. en producción. ....	31
5.2.1. Diseños de tratamientos y unidad experimental .....	32
5.2.2. Poda foliar.....	33
5.2.3. Inoculación.....	33
5.2.4. Variables evaluadas.....	34
5.3. Material genético y establecimiento del experimento para evaluación de plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L.....	34
5.4. Preparación de medios de cultivos y propagación de los patógenos en laboratorio. ....	35
5.4.1. Preparación de medio de cultivo Agar de Dextrosa y Papa (PDA) .....	35
5.4.2. Activación del inóculo .....	35
5.4.3. Purificación .....	36
5.4.4. Pruebas preliminares .....	36
5.4.5. Cámara húmeda .....	36
5.4.6. Preparación de la solución conidial.....	37
5.4.7. Aislamientos .....	37
5.5. Evaluación de parámetros fisiológicos .....	38
5.6. Evaluación de la severidad de los patógenos .....	38
5.7. Análisis estadístico.....	39
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	40

7. CONCLUSIONES .....	70
8. LITERATURA CITADA .....	71

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Firmeza y peso obtenidos de cinco cosechas en frutos de <i>Physalis peruviana</i> L.....	43
Figura 2. Número de frutos, diámetro y sólidos solubles totales (grados Brix) obtenidos de cinco cosechas en <i>Physalis peruviana</i> L.....	46
Figura 3. Rendimiento de frutos obtenidos de cinco cosechas en <i>Physalis peruviana</i> L.....	47
Figura 4. Peso fresco obtenido en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	49
Figura 5. Peso seco obtenido en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	51
Figura 6. Asimilación de CO <sub>2</sub> medida en plantas en producción y plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	53
Figura 7. Conductancia estomática (Cond.) medida en plantas en producción y plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	55
Figura 8. Transpiración (Trmmol) medida en plantas en producción y plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	57
Figura 9. CO <sub>2</sub> intercelular (Ci) medida en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> y <i>R. solani</i> .....	59

**Figura 10. Lecturas SPAD medidas en plantas en producción y plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*..... 61**

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Escala para la evaluación de la severidad en <i>Physalis peruviana</i> causada por <i>Fusarium oxysporum</i> sp. <i>physali</i> .....	38
Cuadro 2. Escala para la evaluación de severidad en <i>Physalis peruviana</i> L. causada por <i>Rhizoctonia solani</i> .....	39
Cuadro 3. Conductividad eléctrica obtenida en cinco cosechas en frutos de <i>Physalis peruviana</i> L.....	63
Cuadro 4. Coeficientes de correlación en las variables de calidad medidas en cinco cosechas en frutos de <i>Physalis peruviana</i> L. ..	64
Cuadro 5. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plantas en producción de <i>Physalis peruviana</i> L. ....	65
Cuadro 6. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle esterilizado e inoculadas con <i>R. solani</i> .....	66
Cuadro 7. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> .....	6;Error! Marcador no definido.
Cuadro 8. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de <i>Physalis peruviana</i> L. trasplantadas en tezontle esterilizado e inoculadas con <i>F. oxysporum</i> sp. <i>physali</i> . .....	68

## 1. INTRODUCCIÓN

El género *Physalis* consta de más de 90 especies, nativas de América. México es el centro de diversidad genética del tomate de cáscara (Vargas-Ponce *et al.*, 2011). El género incluye diferentes especies con interés nutricional, nutracéutico y comercial. Entre ellos, *Physalis peruviana* y otros taxones relacionados como *Physalis philadelphica*, *Physalis pruinosa* y *Physalis longifolia* se han caracterizado por diferentes compuestos afines a la salud humana con propiedades antiinflamatorias y antioxidantes (Takimoto *et al.*, 2014).

*Physalis peruviana* (uchuva) es originaria de la región andina, crece como planta silvestre y semi-silvestre en zonas de 1,500 a 3,000 m de altitud (Bonilla *et al.*, 2009). Es un arbusto que produce pequeñas bayas de color naranja (golden berries) protegidas por una cáscara (cáliz) (Valdenegro *et al.*, 2012), posee un diámetro entre 1.25 a 2.5 cm, cuenta con un peso que oscila entre 4 y 10 g (Fischer *et al.*, 2014) y contiene numerosas semillas pequeñas (Puente *et al.*, 2011).

El interés comercial en las golden berries ha crecido (Etzbach *et al.*, 2018) debido a que es altamente nutritivo, con altos niveles de minerales esenciales que incluyen macronutrientes (magnesio, calcio, potasio, sodio y fósforo) y micronutrientes (hierro y zinc), así como vitaminas A, B y C (Szefer y Nriagu, 2007), carotenoides y actividades antioxidantes (Etzbach *et al.*, 2018). La uchuva se ha convertido en un cultivo alternativo en más de 24 países debido a sus características nutricionales y propiedades medicinales (Fischer *et al.*, 2014).

Las golden berries se comercializan principalmente como frutas frescas o secas, son muy adecuadas para el procesamiento en jugo, puré y mermelada (Olivares-Tenorio, *et al.*, 2017). El área de cultivo de las bayas doradas es de casi 30,622 ha en el mundo y de esta superficie se obtienen 162,386 Mg en rendimiento (FAOSTAT, 2013). Esta planta tiene una amplia distribución en países como Perú, Colombia, Bolivia, Ecuador, Sudáfrica, Kenia, Egipto, el Caribe, Asia, Hawái y Costa Rica. Colombia se ha situado como el mayor productor y exportador a nivel mundial (Ruiz *et al.*, 2018). Mientras que los principales consumidores son Holanda, Alemania, Francia, Inglaterra, España, Bélgica, Suiza, Canadá, Estados Unidos, Reino Unido, Italia y Brasil (Fischer *et al.*, 2014).

El género *Physalis* no está exento a factores abióticos y bióticos para expresar su mayor potencial de rendimiento y entre ellos se encuentran las enfermedades fúngicas.

Los hongos causan enfermedades importantes en las plantas y destruyen o contaminan cada año una proporción significativa de la producción agrícola mundial, convirtiéndose en la clase de patógenos vegetales más perjudiciales (Fisher *et al.*, 2012).

*Rhizoctonia solani* Kühn y *Fusarium oxysporum* Schlechtend, son patógenos que causan importantes pérdidas en el rendimiento de los cultivos. Estos hongos se encuentran de forma natural en suelos agrícolas, pueden ocasionar solos o en grupo, pudrición de raíz y cuello en diversas plantas (Lamour *et al.*, 2012). Los síntomas que causan estos patógenos son marchitez y clorosis del follaje debido a la pudrición que ocasionan en los tejidos del cuello de la planta, así como también, pudrición de raíces, las cuales se torna de color café oscuro y finalmente muerte de la planta (Fernández-Herrera *et al.*, 2013).

*Fusarium oxysporum* es el agente causal del marchitamiento vascular en plantas, como pepino (*Cucumis sativus* L.), clavel (*Dianthus caryophyllus* L.), tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y papa (*Solanum tuberosum* L.), este patógeno provoca pérdidas en rendimiento entre 20 y 70% (Saremi, 2011), este patógeno es el principal limitante para la producción de *Physalis peruviana* L. (Moreno-Velandia, 2019). El rendimiento de la uchuva en Colombia ha disminuido de 18 Mg/ha en 2008 a 10 Mg/ha en 2014 (Ministerio de Agricultura 2016) principalmente debido a la marchitez vascular por *Fusarium* (FW), causada por *Fusarium oxysporum* (Rodríguez, 2013) que recientemente ha sido clasificado como *Fusarium oxysporum* sp. *physali* (FOSP) (Simbaqueba *et al.*, 2018).

La tasa de desarrollo de las enfermedades puede reducirse mediante el conocimiento adecuado de una nutrición equilibrada en muchos cultivos (Bhadur *et al.*, 2014). Dentro de los componentes del sistema y prácticas de manejo agronómico de los cultivos, la nutrición mineral en las plantas se convierte en una herramienta clave para el éxito en el manejo fitosanitario; puesto que el estado nutricional de las plantas, define el establecimiento, crecimiento y supervivencia de

un cultivo. De dichas prácticas depende el desarrollo de plagas y enfermedades de mayor o menor severidad e incidencia, así como la respuesta de las plantas al estrés producido como consecuencia del ataque de estos organismos (Fageria *et al*, 2002); puesto que el estado nutricional en un cultivo constituye la primera defensa al ataque de estos organismos (Datnoff, 2012).

Esta ampliamente documentado que al aplicar nitrógeno y potasio se pueden obtener cultivos sanos con alto potencial de rendimiento (Marshner, 2012). Huber y Thompson (2007), mencionan que a medida que aumenta la tasa de aplicación de N, también aumenta la gravedad en muchas enfermedades fúngicas. Por ejemplo, Lemmens *et al.* (2004), mostraron que una tasa de aplicación de N (0-80 kg/ha) en trigo (*Triticum aestivum*), la infección por *Fusarium* spp. en la espiga crece significativamente al aumentar la tasa de N. Por otro lado, el K contribuye en gran medida a la supervivencia de las plantas que se encuentran bajo estrés biótico o abiótico (Pettigrew, 2008). En una planta con suficiente K, la síntesis de compuestos de alto peso molecular (proteínas, almidones y celulosa), aumenta notablemente, lo que disminuye las concentraciones de compuestos de bajo peso molecular (azúcares solubles, ácidos orgánicos, aminoácidos y amidas), en los tejidos vegetales. Estos compuestos de bajo peso molecular son importantes para el desarrollo de infestaciones de insectos e infecciones, por lo que, una concentración menor, deja a las plantas menos vulnerables a enfermedades y ataques de plagas en plantas con suficiente K (Marschner, 2012).

El uso de los fertilizantes no es un sustituto de los plaguicidas; sin embargo, es un componente importante en el manejo integrado de plagas, provocando la reducción en las dosis de plaguicidas y, por lo tanto, disminuye el empleo de éstos, así como la de residuos peligrosos en cultivos alimentarios (Kumar *et al.*, 2017).

Por lo anterior y ante la poca información de manejo de enfermedades en el cultivo de *Physalis peruviana* L. en México se consideró importante realizar la presente investigación enfocándose en el manejo de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani* mediante nutrición mineral.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. OBJETIVO GENERAL**

Determinar el efecto de la fuerza iónica de la solución nutritiva en *Physalis peruviana* L. sobre la infección de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani*, así como evaluar el rendimiento y calidad de frutos.

#### **2.1.1. Objetivos específicos**

- i. Identificar la solución nutritiva con mejor respuesta a la tolerancia de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* en plantas en producción de *Physalis peruviana* L.
- ii. Determinar la incidencia y severidad de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani* en *Physalis peruviana* L.
- iii. Cuantificar rendimiento y características fisiológicas del fruto en *Physalis peruviana* infectadas con *Fusarium oxysporum* sp. *physali*.
- iv. Identificar la solución nutritiva con mejor respuesta a la tolerancia de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani* en plántulas de *Physalis peruviana* L.

## **3. HIPÓTESIS**

### **3.1. HIPÓTESIS GENERAL**

Conforme aumenta la concentración de la solución nutritiva disminuye la incidencia y severidad de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani* en *Physalis peruviana* L., además, la solución concentrada favorece la obtención de mejor calidad de frutos y rendimiento.

#### **3.1.1. Hipótesis específicas**

- i. A mayor fuerza iónica de la solución nutritiva mayor será la tolerancia de *Physalis peruviana* L. a *Fusarium oxysporum* sp. *physali*.
- ii. A mayor fuerza iónica de la solución nutritiva menor será la incidencia y severidad en *Physalis peruviana* L. a *Fusarium oxysporum* sp. *physali*.
- iii. El rendimiento y la calidad del fruto en plantas de *Physalis peruviana* L. es mayor en plantas tratadas con la solución nutritiva más concentrada.

- iv. Las plántulas de *Physalis peruviana* L. tratadas con la solución nutritiva más concentrada presentarán menor incidencia y severidad a *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani*.

## 4. REVISIÓN DE LITERATURA

### 4.1. Género *Physalis*

*Physalis* se caracterizan por la presencia de un cáliz, que envuelve y protege la fruta contra los herbívoros y la intemperie (Silva *et al.*, 2013). Los miembros del género *Physalis* producen metabolitos bioactivos como las lactonas, esteroides con anóridos (Ramadan, 2011). Los principales componentes activos de la vitamina A en las frutas son  $\alpha$ -caroteno,  $\beta$ -caroteno y  $\beta$  criptoxantina. Por otra parte, las plantas de este género contienen componentes biológicamente activos, tales como physalinas, esteroides y ácidos grasos poliinsaturados (Ramadan, 2012).

### 4.2. *Physalis peruviana* L.

*Physalis peruviana* L. se conoce como grosella espinosa del Cabo (CG) en países de habla inglesa, mientras que en las regiones latinoamericanas se conoce como "aguaymanto", "tomatillo", "capuli", "goldenberry", "arándanos dorados" o "uchuva" (Olivares-Tenorio *et al.*, 2016), es una planta arbustiva con un gran desarrollo vegetativo, que alcanza una altura de 1 a 1.5 m sin enrejado (Fischer y Miranda, 2012). La mayoría de las raíces son fibrosas y tienen entre 10 y 15 cm de profundidad (Fischer, 2000), el sistema radicular ramificado se extiende en un radio de hasta 60 cm, mientras que la formación de raíces adventicias en los nudos inferiores de tallos basales vegetativos se puede observar (Galindo y Pardo, 2010).

La uchuva posee flores de cinco pétalos amarillos, hojas en forma de corazón de color verde y tallo con vellosidades verdes de crecimiento lateral (Trujillo, 2007), presenta un hábito de crecimiento indeterminado, por lo cual el desarrollo de nuevas ramas, hojas y flores ocurre simultáneamente (Fischer *et al.*, 2011), el fruto es una baya carnosa, succulenta y de color naranja, en su mayoría sésil, llega a medir de 0.8 a 1.5 cm de diámetro (Fischer, 2000).

Asimismo, la uchuva prospera bien en suelos con una estructura granular que permite una buena aireación y drenaje de las raíces (Angulo, 2005), con niveles freáticos más profundos de 1 m (Fischer y Miranda, 2012). En el proceso de producción agrícola de esta especie, las nuevas plantas se producen mediante propagación asexual, para lo cual se utilizan esquejes o *in vitro*, o por multiplicación sexual en donde se utiliza la semilla (Rufato *et al.*, 2008). Por ejemplo, el 54% de las flores de *P. peruviana* son polinizadas por insectos o el viento (alógama) y el resto de las flores se autopolinizan (autógama) (Lagos *et al.*, 2008).

#### **4.3. Propiedades de *Physalis peruviana* L.**

Este fruto cuenta con un sabor ácido y se puede consumir fresco, solo o acompañado de otras frutas o verduras, o procesado en alimentos como mermeladas, yogures, enlatados, entre otros (Madriñan, 2010), también se ha reportado que el fruto, cáliz y hojas tienen propiedades medicinales por el alto contenido de antioxidantes (Wu *et al.*, 2009).

La baya de esta planta contiene más de 100 compuestos diferentes asociados con el sabor, entre compuestos volátiles y no volátiles, que se han identificado (Yilmaztekin, 2014), es una de las plantas herbáceas utilizadas para tratar diversas enfermedades (Dkhil *et al.*, 2014), debido a que algunos de los componentes de la uchuva actúan como "eliminadores" de los radicales libres y pueden prevenir el daño celular y la neuroinflamación inducida por el estrés oxidativo (Sang-Ngern *et al.*, 2016). De acuerdo con sus propiedades antioxidantes puede considerarse un alimento funcional (Bravo y Osorio, 2016) que representa un mercado emergente potencial de creciente importancia económica.

En un estudio de perfil nutricional de la uchuva se determinó; 0.05-0.3% de proteínas, 0.15-0.2% de lípidos, 19.6% de carbohidratos, 4.9% de fibras y 1% de cenizas (Ramadan y Moersel, 2004).

El fruto contiene compuestos bioactivos como polifenoles, provitamina A (3.000 IU de caroteno por 100 g), vitamina C (20-43 mg por 100 g), vitamina E (86.30 g por kilo de lípidos totales,  $\alpha$ -tocoferol que elimina las especies reactivas de oxígeno) y algunos complejos de vitamina B (tiamina, Riboflavina, niacina). Además,

contiene fibra (4.8%), proteína (0.3%) y fósforo (55%) por lo cual el contenido en esta baya es excepcionalmente alto para esta fruta (Pardo *et al.*, 2008).

#### **4.4. Comercialización**

Los ecotipos más comercializados son Colombia, Kenia y Sudáfrica y, por lo tanto, los mejores caracterizados botánica, agronómica y bioquímicamente (Bravo *et al.*, 2015).

Los cultivares se diferencian por tamaño, color, sabor, forma de la flor, altura de la planta y tamaño de la planta. De estos cultivares se originaron tres tipos que son Colombia, Kenia y Sudáfrica y, actualmente se cultivan en estas regiones (Bravo *et al.*, 2015). El tipo colombiano tiene un color amarillo intenso y un mayor contenido de azúcar en comparación con los ecotipos originados en Kenia y Sudáfrica. Estas características hacen que este tipo sea el más aceptable para los consumidores (Bravo *et al.*, 2015).

La uchuva representa la segunda fruta de exportación más importante en Colombia (Barrero *et al.*, 2012). La producción anual se estima en 12,000 Mg por año, por tanto, Colombia es el mayor exportador de uchuva del mundo (Bravo *et al.*, 2015). Las exportaciones son principalmente a los Países Bajos, Alemania, Bélgica y Canadá, en conjunto representaron 5,852 Mg con ventas de 30 millones de dólares (Agronet, 2016).

#### **4.5. Enfermedades de *Physalis peruviana* L.**

##### **4.5.1. Enfermedades fúngicas en *Physalis peruviana* L.**

La uchuva se ve afectada por varias enfermedades que disminuyen su rendimiento y calidad, dentro de las principales enfermedades que atacan a este cultivo se encuentra; la mancha gris ocasionada por *Cercospora* sp., muerte descendente provocada por *Phoma* sp., esclerotiniosis inducida por *Sclerotinia esclerotium*, moho gris ocasionado por *Botrytis* sp., carbón de la hoja provocado por *Entyloma australe* y el complejo Dampin off el, cual esta compuesto por *Pythium* sp. *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* y *Phytophthora* sp.

#### 4.5.2. Dampin off

Dentro de las principales enfermedades que atacan al cultivo de uchuva destaca el complejo Damping off o mal de semilleros ocasionado por *Pythium* sp., *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* y *Phytophthora* sp. (Zapata *et al.*, 2002). Los síntomas producidos por esta enfermedad en semillero varían dependiendo de la edad y la etapa fenológica de la planta, la sintomatología más común es la pudrición de raíces o tallo, amarillamiento en hojas y necrosis acompañada de depresiones en la base del tallo (Blanco, 2000).

El mal del semillero puede ser pre-emergente o post-emergente. El primero se caracteriza porque el hongo ataca a la semilla antes de su germinación ocasionando la pudrición, o después de la germinación afectando parte del cotiledón antes de su emergencia del suelo. El segundo se presenta en plántulas ya emergidas produciendo un estrangulamiento del cuello de la planta color marrón y después se produce la caída de la planta (Hernández y Plascencia, 2016).

#### 4.5.3. *Fusarium oxysporum* Schldl

*Fusarium oxysporum* es un hongo fitopatógeno que se encuentra en forma natural en suelos cálidos y convive con otros hongos. Cuando su densidad poblacional presenta mayor concentración, se altera el equilibrio biológico existente y afecta a los cultivos más sensibles donde desarrolla formas especiales de muy difícil control (Sacoto, 2009).

El manejo de esta enfermedad se ve obstaculizado por la adaptación del patógeno, incluida la resistencia a los fungicidas comerciales, y supervivencia a largo plazo en el suelo debido a la producción de estructuras resistentes denominadas clamidiosporas (McGovern, 2015).

El hongo produce tres clases de esporas:

Microconidios. Esporas que por lo general son hialinas, elipsoidales o cilíndricas, unicelulares, sin septas, son rectas o curvadas, forman sobre fialides laterales, cortas, simples o sobre conidióforos poco ramificados; tienen 5 a 12  $\mu\text{m}$  de largo por 2.5 a 3.5  $\mu\text{m}$  de ancho (Garcés *et al.*, 2001).

Macroconidias. Esporas con paredes delgadas, fusiformes, largas, moderadamente curvadas, con la célula basal elongada y la célula apical atenuada; con varias células y de 3 a 5 cepas transversales, tienen un tamaño de 27 a 46  $\mu\text{m}$  de largo por 3.0 a 4.5  $\mu\text{m}$  de ancho (Garcés *et al.*, 2001).

Clamidosporas. Se constituyen simples o como pares, terminales o intercalares; tienen tamaño de 5 a 15  $\mu\text{m}$  de diámetro, mediante estas estructuras el hongo es capaz de adaptarse a las condiciones desfavorables para su desarrollo y sobrevivir en el suelo en calidad de hongo saprofito con vida libre sin hospedero. Estas esporas se forman por condensación del contenido de las hifas y de los conidios, con paredes gruesas (Garcés *et al.*, 2001).

Los genomas de *F. oxysporum* sp. *licopersici* (*Fol*) y *F. oxysporum* sp. *conglutinans* (*Foc*) se encuentran entre los genomas de *Fusarium* más grandes secuenciados, a 61 Mb y 55 Mb, respectivamente, en comparación con *F. oxysporum* sp. *graminearum* a 36 Mb y *F. oxysporum verticillioides* a 42 Mb (Thatcher *et al.*, 2012).

#### **4.5.3.1. Sintomatología**

El sistema vascular de las plantas infectadas por *Fusarium oxysporum* presenta una coloración marrón en las raíces, tallos y ramas, debido a la oxidación de los compuestos fenólicos, la necrosis de la raíz y el colapso del xilema. Estas alteraciones son causadas por las estructuras físicas del patógeno, como las hifas y las esporas, además de las toxinas fúngicas o las estructuras de defensa producidas por la planta (Ortiz *et al.*, 2014).

Los primeros síntomas visibles de la enfermedad en la planta son el amarillamiento del follaje, comenzando con la caída de las hojas. Las hojas infectadas posteriormente muestran un encrespamiento bajo, posteriormente se oscurecen y se secan. La parte superior de la planta se marchita durante el día y se recupera en la noche, pero el marchitamiento empeora hasta que la planta se marchita completamente observándose el oscurecimiento vascular en los tallos y los pecíolos infectados de las hojas grandes. Las plantas afectadas y sus sistemas de raíces se atrofian. El patógeno puede estar en el suelo como saprofito durante

muchos años sin un hospedante. Algunos factores como la temperatura (27 a 28 °C) y el suelo ácido (pH 5 a 5.6) favorecen el desarrollo de esta enfermedad (Cerkaskas, 2005).

También se observa enanismo de la planta y disminución de los brotes, la infección asciende por el sistema vascular de la planta lo que provoca el marchitamiento y muerte de la misma. El rasgo más significativo para el análisis de la enfermedad es la observación de un color blanquecino, amarillento marrón en los haces vasculares y descomposición de los tejidos sin perturbar la médula característica que la diferencia de otras enfermedades (Garcés *et al.*, 2001).

La colonización por *Fusarium oxysporum*, se restringe tanto en cultivares resistentes como susceptibles, en la región de entrada inicial del patógeno, debido a la oclusión de los vasos por geles, deposiciones de calosa y tilosas (Takken y Rep, 2010).

#### **4.5.3.2. Manejo *Fusarium oxysporum* Schldl**

El control de esta enfermedad es muy complejo, ya que la aplicación de plaguicidas químicos por sí sola no produce una supresión significativa de la enfermedad, y el patógeno puede permanecer en el suelo durante varios años en forma de clamidiosporas, lo que impide la siembra en áreas previamente infectadas (Fischer y Rezende, 2008). Algunos autores como Freitas *et al.* (2016) consideran que la mejor estrategia para minimizar los daños causados por la enfermedad es el uso de variedades resistentes, aunque hasta el momento no se dispone de cultivares verdaderamente resistentes.

En el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), la presencia de exudados radiculares estimula la germinación de los microconidios de *F. oxysporum*, y el nivel de estimulación específico depende de los cambios fisiológicos durante el desarrollo de la planta (Steinkellner *et al.*, 2005).

Se han intentado varios métodos de control de enfermedades para reducir la incidencia del marchitamiento vascular. La rotación de cultivos no ofrece una solución efectiva debido a la presencia de clamidiosporas en el suelo. Otra opción es la fumigación del suelo; sin embargo, no es una solución a largo plazo porque la

recolonización ocurre con frecuencia. Finalmente, los tratamientos de suelo con composta o composta enriquecida que utilizan microorganismos seleccionados representan una posible alternativa de manejo (Akhter *et al.*, 2015). Sin embargo, el desarrollo de cultivares resistentes es una de las alternativas más prometedoras para reducir el impacto negativo de infección por *Fusarium* (Walters *et al.*, 2013). Se han reportado casos exitosos de desarrollo de variedades resistentes a *F. oxysporum* en varias especies incluyendo lechuga (*Lactuca sativa* L.) (Garibaldi *et al.*, 2004), pepino (*Cucumis sativus* L.) (Huang *et al.*, 2008), tomate (*Solanum lycopersicum* L.) (Panthee y Chen, 2010), entre otras.

En la uchuva, se encontró un gen que codifica una proteína CC-NB-LRR que está altamente correlacionado con la resistencia a *Foph* (Enciso-Rodríguez *et al.*, 2013). La identificación de al menos cinco tipos diferentes de proteínas receptoras (LRR RP, SRLK, WAK, TIR-NB-LRR y CC-NB-LRR), incluidos tres tipos diferentes de receptores de membrana, capaces de desencadenar la resistencia contra *F. oxysporum* en diferentes plantas hospedantes, el reconocimiento de los efectores en el apoplasto por los receptores anclados a la membrana es un mecanismo de defensa común contra *F. oxysporum* (Catanzariti *et al.*, 2018).

#### **4.5.4. *Rhizoctonia solani* Khün**

*Rhizoctonia solani* Khün afecta una gran variedad de cultivos en todo el mundo. Se caracteriza por presentar hifas anchas y con ramas casi en ángulo recto delgadas y septadas cerca de las intersecciones con el eje principal, y formar esclerocios oscuros, este patógeno ocasiona pudriciones radicales y marchitamiento (Herrera y Ulloa, 1998). Los hongos del género *Rhizoctonia* no producen conidios (esporas asexuales) y rara vez producen basidiosporas. El estado telemorfo de *R. solani* es *Thanatephorus cucumeris* (Pegg y Manners, 2014).

*R. solani* sobrevive en el suelo de forma saprofita o como esclerocio (estructura de resistencia). Existen evidencias de que *R. solani* persiste en el suelo primeramente como saprofita en tejidos infectados o por colonización saprofita en plantas muertas donde puede permanecer en latencia y activo por un largo periodo (Ulacio *et al.*, 2002). Este patógeno pertenece al grupo multinucleado (número de

núcleos en cada célula de las hifas jóvenes) y es una especie heterogénea compuesta de un gran número de poblaciones independientes (Nejad *et al.*, 2007).

#### **4.5.4.1. Sintomatología**

Los síntomas que desarrolla esta enfermedad pueden clasificarse en tres tipos de acuerdo al estado fenológico de la planta: damping-off pre-emergente, aquí la plántula muere antes de alcanzar la superficie del suelo, a veces antes de salir el hipocotilo de la cubierta de la semilla; 2) damping off post-emergente, los síntomas se muestran en la base del tallo, en forma de necrosis que lo rodea y tiene la característica de ser hundida, generalmente se presenta en los dos primeros meses; 3) damping off tardío aquí ocasiona la caída y muerte de la planta, así como la raíz también es atacada y presenta una pudrición de color oscuro (Subash *et al.*, 2014).

Esta enfermedad presenta una gran variedad de síntomas, dependiendo de la severidad del daño y la parte afectada, cuando afecta la base del tallo provoca estrangulamiento (Torres, 2002). La infección en el tallo provoca retraso de crecimiento, y puede provocar la muerte temprana del tallo. Si la lesión circunda la base del tallo, el transporte de los nutrientes es obstaculizado (Delleman *et al.*, 2005). En plantas crecidas en suelos infectados en la base del tallo se observa una capa miceliar de color blanco grisáceo, esta corresponde a las estructuras sexuales del hongo, se considera que este micelio y esporas no causan daño alguno al cultivo (Tsrer, 2010).

Para determinar la severidad del damping off post-emergente se puede utilizar la escala visual desarrollada por Cardoso y Echandi (1987), en la cual se consideran valores de 0 a 5, en donde: 0=ninguna lesión visible; 1= lesiones  $\leq$  2.5 mm; 2=lesiones <2.5 a 5 mm; 3=lesiones > 5 mm; 4=lesiones que rodea la planta y 5= plantas marchitas o muertas (Copley *et al.*, 2015).

El patógeno afecta principalmente a la plántula y tiene una amplia gama de hospedantes. Las lesiones que rodean la planta y ocasionan su caída disminuyen las funciones de soporte y absorción de la raíz, lo que provoca pérdida en rendimiento o muerte de la planta. El patógeno sobrevive en los residuos superficiales a pesar de que en el noroeste del País (Baja California, Baja California

Sur, Chihuahua, Durango, Sinaloa y Sonora) sobrevive por debajo del suelo en propágulos infecciosos en forma de hifas monilioides de paredes gruesas o también puede ser en forma de masa de hifas condensadas llamadas esclerocios (Okubaraa *et al.*, 2014).

El ciclo de la enfermedad puede iniciar a partir de esclerocios presentes en el suelo que sobrevive de manera saprofita en residuos de cosecha. La formación de esclerocios ocurre en condiciones de alta humedad y temperatura optima de 18 °C (Torres, 2002).

#### **4.5.4.2. Manejo de *Rhizoctonia solani* Khün**

El manejo efectivo de esta enfermedad requiere de la implementación de una estrategia de manejo integrado basado en el conocimiento de cada estado de la enfermedad (Wharton *et al.*, 2007).

Dentro del manejo que se puede dar al complejo damping off donde se encuentra incluida *R. solani*, está el control químico, donde la práctica de desinfección del suelo ha demostrado ser eficiente en el control de esta enfermedad (Reveles *et al.*, 2010). Pero la aplicación de productos químicos para el control a menudo es antieconómica y tiene impactos ambientales negativos, así como desarrollo potencial de resistencia a fungicidas (Hernández, 2017).

Dentro del control cultural se recomienda evitar la siembra muy profunda en suelos muy fríos o húmedos, debido a que los tejidos inmaduros de la raíz o tallo son más susceptibles a estas condiciones, lo que provoca la aparición de la enfermedad (Velázquez *et al.*, 2014). Otra medida cultural a considerar es la aplicación de composta madura, lo cual ha demostrado un efecto de supresión de hongos del suelo (Hassan *et al.*, 2015).

El control biológico también se ha aplicado con éxito contra los diferentes grupos anastomóticos de *R. solani*. Dentro de los enemigos naturales más eficientes contra este patógeno destacan *Trichoderma* spp. y bacterias como las del género *Bacillus* (Herrera, 2005). En plantas de maíz (*Zea mays* L.) y pimiento (*Capsicum annuum* L.) *Bacillus subtilis* tiene un gran potencial como agente de biocontrol contra *R. solani* (Madhavi *et al.*, 2018).

#### **4.6. Factores de susceptibilidad a enfermedades en plantas**

Las evidencias disponibles indican que la aparición simultánea de estrés biótico y abiótico puede causar un efecto negativo (susceptibilidad) o positivo (tolerancia) en las plantas en función del estrés y el patógeno en estudio (Tippmann *et al.*, 2006). El estrés por salinidad puede ejercer efectos de toxicidad osmótica e iónica, lo que puede restringir el crecimiento de patógenos (Atkinson y Urwin, 2012).

El estrés salino se considera uno de los principales estrés abióticos que pueden limitar el crecimiento de las plantas (Zhu y Gong, 2014). Los impactos de la alta salinidad implican una disminución en los rendimientos de los cultivos, una menor eficiencia en el uso del agua, el desuso de la tierra, la contaminación del medio ambiente y un menor suministro de alimentos (FAO, 2015). Un conocimiento biológico de los efectos del estrés salino es necesario para comprender las respuestas de las plantas y encontrar formas de mitigar el daño (Carillo, 2011). El cultivo *in vitro* de *P. peruviana* reveló que es una planta no tolerante al estrés salino (Rezende *et al.*, 2017).

El uso excesivo o inapropiado de fertilizantes inorgánicos puede causar desequilibrios de nutrientes y disminuir la resistencia a las plagas (Marazzi *et al.*, 2004).

En ambientes naturales o cultivados, las plantas están sujetas a estrés nutricional, debido a la falta o el exceso de nutrientes (Freitas *et al.*, 2011). Entre los macronutrientes, el nitrógeno es uno de los más requeridos para el crecimiento de las plantas y, además, su disponibilidad influye en las concentraciones de compuestos secundarios (Ibrahim *et al.*, 2011). Las plantas del género *Physalis* presentan compuestos fenólicos (principalmente physalinas), flavonoides y actividades antioxidantes. Estas son sustancias que juegan un papel importante en la protección y prevención de diferentes enfermedades (Carniel *et al.*, 2016). Los bajos niveles de nitrógeno pueden reducir la producción de compuestos fenólicos y su capacidad antioxidante en las plantas de *Physalis peruviana* (Silva *et al.*, 2018).

#### **4.7. Nutrición mineral**

Algunos nutrientes tienen un mayor impacto en enfermedades de plantas que otros. Sin embargo, se debe considerar que un nutriente particular puede tener

impactos opuestos en diferentes enfermedades y en diferentes ambientes, es decir, el mismo nutriente puede aumentar la incidencia de una enfermedad, pero al mismo tiempo, disminuya la incidencia de otros (Agrios, 2005).

Hay dos tipos de mecanismos de resistencia primaria que la nutrición mineral puede afectar, ya sea por la formación de barreras mecánicas, principalmente a través del desarrollo de paredes celulares más gruesas, o la síntesis de compuestos de defensa natural, como fitoalexinas, antioxidantes y flavonoides, que brindan protección contra los patógenos (Kumar *et al.*, 2017). Además, la adición de nutrientes mejora indirectamente la inactividad del patógeno, aumentando así el rendimiento de los cultivos.

La nutrición ha sido un componente importante en el control y manejo de enfermedades, todavía la importancia de los nutrientes en las plantas está inexplorada. El efecto de los nutrientes minerales en la enfermedad se ha basado en: los efectos observados de la fertilización en una enfermedad específica incidencia o severidad, la comparación de concentraciones minerales en tejidos resistentes en comparación con tejidos enfermos o susceptibles, condiciones que influyen en la disponibilidad de un nutriente específico con la enfermedad. Todas estas observaciones generalmente se pueden correlacionar para una interacción particular de nutrientes y enfermedades, aunque en la etapa de crecimiento de la planta, las condiciones ambientales y la actividad biológica puede influir en el resultado (Meena *et al.*, 2017).

Los macronutrientes se establecen como esenciales al encontrarse presentes en la materia seca de los cultivos (N, P, K, Ca, Mg y S) y se requieren para un óptimo crecimiento de las plantas, completar su ciclo de vida y lograr una calidad idónea al momento de la cosecha (Datnoff *et al.*, 2012). Cabe resaltar la importancia de aportar N, P y K en los cultivos por ser elementos básicos en las fórmulas de fertilización química. Los elementos C, H y O, son indispensables para la fotosíntesis.

La planta requiere de varios elementos para su crecimiento como luz, CO<sub>2</sub>, agua y minerales. Aumentando la concentración de cualquiera de estos factores del rango de deficiencia, se dan aumentos en la tasa de crecimiento y rendimiento,

aunque la respuesta disminuye a través del aumento. Esta relación fue formulada matemáticamente para elementos minerales por Mitscherlich como la ley de disminución del incremento en rendimiento (Marschner, 2012).

La nutrición mineral tiene un importante papel en este sistema, y su gestión puede afectar no solo el rendimiento, sino también la sanidad de las plantas y el medio ambiente (Katan, 2009). La adecuada nutrición en los cultivos está determinada por el balance de nutrientes suministrados, teniendo en cuenta las condiciones del suelo y los requerimientos del cultivo; se debe tener en cuenta que la fertilización más económica es aquella con la cual se obtienen mayores rendimientos y calidad de cosecha. Asimismo, un cultivo o una planta con una nutrición mineral balanceada es más tolerante al ataque de plagas y enfermedades; es decir, tienen mayor capacidad para protegerse de nuevas infecciones y de limitar las ya existentes, que cuando uno o más nutrientes son aportados en cantidades excesivas o deficientes (Arbelaéz *et al.*, 2018).

Se entiende por nutrición vegetal al proceso mediante el cual la planta absorbe del medio que le rodea las sustancias que le son necesarias para llevar a cabo su metabolismo y, en consecuencia, crecer y desarrollarse. Las plantas tienen una capacidad limitada para absorber únicamente el nivel de elementos minerales para su crecimiento (Marschner, 2012).

Steiner (1961) estableció el concepto de relación mutua entre los aniones  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ , y entre los cationes  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$ . Se basó en que una solución nutritiva debe estar regulada en sus macronutrientes contenidos en los iones mencionados (N, P, K, Ca, Mg y S). La regulación nutritiva consiste no solo en la cantidad absoluta de cada elemento aportado sino, además, en la relación cuantitativa que se establece entre los aniones por una parte y los cationes por la otra (Steiner, 1961).

La composición química de una solución nutritiva está determinada por i) una relación catiónica mutua, ii) una relación aniónica mutua, iii) la concentración iónica total, y iv) el pH. Cuando se aplica la solución nutritiva en forma continua, las plantas pueden absorber iones a muy bajas concentraciones. Sin embargo, es probable que, a una concentración demasiado baja, la demanda mínima de determinados

nutrientes no sea cubierta. En el otro extremo de concentración, el consumo excesivo puede conducir a efectos tóxicos (Steiner, 1961).

Los macronutrientes primarios absorbidos por las plantas son: nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K); los tres macronutrientes secundarios, calcio (Ca), azufre (S) y magnesio (Mg); y los micronutrientes minerales son: boro (B), cloro (Cl), manganeso (Mn), hierro (Fe), zinc (Zn), cobre (Cu), molibdeno (Mo) y níquel (Ni). Los nutrientes son factores importantes en la resistencia a enfermedades y también un importante control para el crecimiento y desarrollo de plantas (Datnoff *et al.*, 2012).

Una de las soluciones nutritivas más utilizadas en el mundo es la diseñada por Steiner (1996), también conocida como “solución universal”. Ésta contiene 9, 4 y 7 meq L<sup>-1</sup> de Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> y K<sup>+</sup>, respectivamente. Las concentraciones de aniones son 12, 1 y 7 meq L<sup>-1</sup> de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>, y SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> respectivamente (Alcántar *et al.*, 2012).

#### **4.7.1. Macroelementos**

##### **4.7.1.1. Nitrógeno (N)**

El N es el nutriente económicamente más importante debido a que con alta frecuencia se encuentra como limitante en los cultivos. La forma en que las plantas absorben el N puede ser de forma orgánica o inorgánica. Las formas inorgánicas de nitrógeno son: NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> y urea [CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>], las cuales son abastecidas por fertilizantes, mientras que las formas orgánicas como aminoácidos, péptidos y proteínas, son frecuentes en suelos de bosques boreales (Alcántar *et al.*, 2012). El contenido de N se considera un indicador de la calidad de la planta y también uno de los factores limitantes de rendimiento más importantes de los herbívoros (Lu y Heong, 2009). Constituyente de cada uno de los aminoácidos, es decir, presente en cada proteína. También hace parte de la molécula de clorofila y de los ácidos nucleicos. El N estimula el crecimiento de tallos y hojas. Además, estimula la producción de proteínas en frutas y granos, y ayuda a mejorar el uso de otros nutrientes como fósforo y potasio (Kováčik y Backor, 2007).

En condiciones normales, el nitrato es la forma predominante de N absorbido por las plantas. El nitrato es fácilmente móvil en las plantas, pero debe reducirse a amonio para la síntesis de proteínas y otros compuestos orgánicos (Barker y Bryson, 2007).

Por su gran movilidad, los primeros síntomas de deficiencia se observan en hojas maduras. Su carencia causa falta de turgencia y cambios de color en las hojas, las cuales primero se tornan verde claro, luego presentan clorosis y finalmente mueren, los sistemas radicales se ven reducidos (Suzuki *et al.*, 2003). Otros síntomas que pueden presentarse son acumulación de compuestos fenólicos como flavonoides, antocianinas y cumarinas (Kováčik y Backor, 2007).

#### **4.7.1.2. Fósforo (P)**

Es el segundo macronutriente más importante después del nitrógeno para limitar el crecimiento de los cultivos. El peso seco de la planta puede contener hasta un 0.5% de fósforo, este nutriente está involucrado en una serie de procesos en la planta, como en la fotosíntesis, respiración, generación de energía, biosíntesis de ácidos nucleicos y componente integral de varias estructuras de plantas como los fosfolípidos (Vance *et al.*, 2003).

A pesar de su importancia en el crecimiento y el metabolismo de las plantas, el P es el macronutriente menos accesible y, por lo tanto, el nutriente más deficiente en la mayoría de los suelos agrícolas, debido a su baja disponibilidad y su poca asimilación de los fertilizantes aplicados. La baja disponibilidad de fósforo se debe al hecho de que forma fácilmente complejos insolubles con cationes como el aluminio y el hierro en condiciones de suelo ácido y con Ca y Mg en condiciones alcalinas (Cordell *et al.*, 2011).

Algunas especies de plantas alteran la arquitectura de su sistema radicular en condiciones de estrés por P para optimizar la adquisición de este nutriente (Richardson *et al.*, 2011), las modificaciones que se dan en algunos genotipos es desarrollar sistemas de raíces más grandes que permitan a la planta tener acceso a un mayor volumen de suelo para que la raíz alcance mayor superficie de adsorción (Jungk, 2001). Bajo deficiencias de P se tiene mayor producción de raíces y brotes

en comparación con las plantas con suficiente P (Gaume *et al.*, 2001), otras especies se adaptan para producir mayor cantidad de pelos radicales y más largos en condiciones deficientes de este elemento (Eticha y Schenk, 2001).

#### **4.7.1.3. Potasio (K)**

El potasio es el macronutriente más abundante en las células vegetales (Scoffoni y Sack, 2017). La esencialidad del potasio está relacionada con su papel clave como un importante osmótico inorgánico y con su impacto en el movimiento de las hojas, la apertura y el cierre de estomas, crecimiento axial y los tropismos (Marschner, 2012). Este elemento tiene una influencia positiva en la calidad de la fruta, el rendimiento y la tolerancia al estrés en algunas plantas (Li y Chen, 2017).

Después de que el K es adsorbido por las raíces de las plantas, este elemento se disuelve en la savia del xilema y se transporta hacia arriba mediante un flujo de masas impulsado por la transpiración (Wegner, 2015). El contenido de potasio por debajo de 10 g/kg de peso seco dará lugar a síntomas de deficiencia en la mayoría de las especies, comenzando con áreas cloróticas en las hojas más viejas que se vuelven necróticas con la progresión de la deficiencia y, en condiciones severas, la muerte de los meristemos laterales y terminales (Epstein y Bloom, 2005). La H<sup>+</sup>-ATPasa es una enzima clave en el mantenimiento del potencial de la membrana plasmática en las plantas, participa en la homeostasis del potasio y la tolerancia a la sequía (Falhof *et al.*, 2016).

La nutrición con K tiene un efecto profundo en el perfil y la distribución de los metabolitos primarios en los tejidos de la planta. Los cambios en las concentraciones de metabolitos inducidos por K incluyen la dependencia de las enzimas metabólicas de K, la fotosíntesis y el transporte a larga distancia. Los metabolitos primarios, como los azúcares solubles, particularmente los azúcares reductores, los ácidos orgánicos y los aminoácidos tienden a aumentar en las plantas deficientes en K (Amtmann *et al.*, 2008).

#### 4.7.1.4. Calcio (Ca)

Las señales de calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) son reguladores centrales en muchos procesos celulares cruciales y sofisticados en organismos eucarióticos. En las plantas, se estimulan aumentos transitorios en el  $\text{Ca}^{2+}$  libre citosólico  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$  durante varios procesos ambientales y de desarrollo que incluye crecimiento de raíces, apertura estomática, ritmo circadiano, respuestas de estrés abiótico, interacciones planta-patógeno, simbiosis y fertilización (McAinsh y Pittman, 2009).

Las células vegetales mantienen los niveles de  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$  muy bajos entre 100-200 nM, de lo contrario, el  $\text{Ca}^{2+}$  formaría precipitados insolubles con fosfato tanto en el citoplasma como en el nucleoplasma. El  $\text{Ca}^{2+}$  se bombea constantemente fuera de la célula o dentro de los compartimentos intracelulares, lo que permite el establecimiento de gradientes de  $\text{Ca}^{2+}$  en la membrana de  $10^{-3}$  a  $10^{-5}$  (Konrad *et al.*, 2011). La pared celular de la planta representa el mayor compartimento de almacenamiento de  $\text{Ca}^{2+}$  con enormes capacidades de unión para este catión, especialmente por cadenas de pectina desesterificadas. Tras la secreción a la pared celular, las moléculas de pectina se desesterifican por la pectina metilesterasa (PME) y se reticulan entre sí a través de  $\text{Ca}^{2+}$ . La pectina reticulada por  $\text{Ca}^{2+}$  se comporta como un gel de rigidez, y la interacción entre PME y su inhibidor PMEI regula la elasticidad de la pared celular y la disponibilidad de  $\text{Ca}^{2+}$  externo (Bosch y Hepler, 2005).

De este modo, las células traslocan activamente el  $\text{Ca}^{2+}$  mediante proteínas de transporte de membrana a compartimentos celulares específicos, especialmente el retículo endoplásmico (ER), la envoltura nuclear y la vacuola (s), para mantener el gradiente de  $\text{Ca}^{2+}$  de la membrana y dar forma a los transitorios de  $\text{Ca}^{2+}$  (Lecourieux *et al.*, 2006).

Los cambios muy pequeños en  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$  son suficientes para activar las proteínas de unión a  $\text{Ca}^{2+}$  como la calmodulina (CaM) y las proteínas quinasas dependientes de  $\text{Ca}^{2+}$  (CDPK). Estas proteínas modulan la actividad de un gran número de efectores descendentes, que finalmente regulan los procesos celulares que conducen, por ejemplo, a la división, expansión, diferenciación celular o incluso

a la muerte celular, en respuesta a diversos estímulos como el ataque de patógenos, la simbiosis o crecimiento del tubo polínico (Dumas y Gaude, 2006).

La señalización de  $\text{Ca}^{2+}$  en plantas funciona en comunicación local y sistémica. La señalización sistémica rápida se activa en respuesta a diferentes estímulos, incluida la fuerza mecánica, la infección por patógenos y las tensiones abióticas, produciendo la propagación sistémica de ondas de  $\text{Ca}^{2+}$  y especies reactivas de oxígeno (ROS). Esto permite que las células de la planta transmitan señales de larga distancia a través de la comunicación de célula a célula (Gilroy *et al.*, 2014).

Los CDPK emergen como sensores de  $\text{Ca}^{2+}$  cruciales en la inmunidad de la planta (Romeis y Herde, 2014). Si bien se cree que el flujo de  $\text{Ca}^{2+}$  para la defensa, activa varias respuestas posteriores, también desempeña un papel importante en la promoción de la expresión de ROS (Seybold *et al.*, 2014). La expresión de ROS se asocia a menudo con una respuesta de hipersensibilidad que conduce a la muerte celular, lo que inhibe la proliferación de un patógeno dentro de la célula (Ma y Berkowitz, 2007). Las CDPK desempeñan un papel directo en la generación de ROS durante la respuesta inmune a través de la activación de las oxidasas NADPH de la familia RBOH, los encargados principales en la producción de ROS relacionada con la defensa (Dubiella *et al.*, 2013).

#### **4.7.1.5. Magnesio (Mg)**

El Mg es un macroelemento para las plantas, el 75% de Mg de las hojas está involucrado en la síntesis de proteínas y el 15-20% del Mg total asociado con los pigmentos de clorofila (White y Broadley, 2009), dentro de las principales actividades de este elemento es su función como cofactor de una serie de enzimas involucradas en la fijación de carbono fotosintético y metabolismo (Hermans *et al.*, 2013). El requerimiento de Mg para un crecimiento óptimo de las plantas es de 1.5 a 3.5 g por kg en partes vegetativas (Marschner, 2012).

Bajo deficiencias de Mg la planta produce raíces más cortas, brotes más pequeños y manchas necróticas en las hojas, debido principalmente a procesos fisiológicos anormales que se reflejan en un deterioro del metabolismo del carbono

y en la disminución de la fijación de clorofila y carbono (Hermans *et al.*, 2013). La clorosis de las hojas, se ve agravado por la alta intensidad de luz (Cakmak y Yazici, 2010), debido a la inhibición de la transferencia de energía de excitación (o electrones) de chl-a de PSII a chl-a de PSI en cloroplasto (Chen *et al.*, 2009), o al bajo contenido de PSI (Ceppi *et al.*, 2012). En general, la clorosis se observa primero en las hojas más viejas en respuesta a la deficiencia de Mg, y se interpreta como la re-translocación de  $Mg^{2+}$  de las hojas más viejas a las más jóvenes (Marschner, 2012).

La deficiencia de Mg interrumpe la carga de sacarosa en floema, provocando una acumulación de carbono en hojas fuente, el reabastecimiento de este elemento aumenta rápidamente la exportación de sacarosa al floema de las hojas fuente (Marschner, 2012).

Los niveles altos de  $K^+$  y  $Ca^{2+}$  dan como resultado una menor disponibilidad de Mg en las raíces de las plantas (Sun *et al.*, 2013).

#### **4.7.1.6. Azufre (S)**

El azufre es un elemento esencial para el funcionamiento fisiológico y el crecimiento de las plantas. El contenido total de azufre en materia seca está entre 0.1 y 2% (Barker y Pilbeam, 2007). El azufre participa en el funcionamiento de proteínas y enzimas en tejidos vegetales, también tiene una fuerte conexión con el nitrógeno en el crecimiento de los cultivos.

El diagnóstico visual de la deficiencia de S puede ser difícil, porque sus síntomas visibles son menos específicos que los síntomas de otras deficiencias nutrimentales (Schnug y Haneklaus, 2005). Sin embargo, los síntomas de deficiencia de este elemento muestran algunas características únicas, como lo son, marmoleado de las hojas o color púrpura en las partes cloróticas de las plantas (Schnug y Haneklaus, 2005), una coloración verde pálida de las hojas más jóvenes, debido a que es un elemento muy poco móvil. Cuando la deficiencia es muy fuerte, toda la planta puede estar atrofiada con color verde pálida y con tallos delgados.

La deficiencia de azufre a largo plazo causa una disminución en los niveles de proteínas totales, clorofila, ARN y biomasa, afectando el desarrollo de las plantas

y la acumulación de proteínas (Yu *et al.*, 2018). La clorosis en las hojas jóvenes, es uno de los síntomas visibles causado por la disminución en la producción de clorofila y lípidos, lo que conduce a la reducción de la eficiencia de la fotosíntesis y el metabolismo en las plantas (Lewandowska y Siriko, 2008).

El metabolismo del azufre comienza con la absorción y el transporte de sulfato a los cloroplastos, donde se reduce a sulfuro. El sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) se reduce a sulfito, que a su vez se reduce a sulfuro por una serie de reacciones. El sulfato se absorbe y distribuye a través de los tejidos de las plantas mediante transportadores de sulfato, una familia de proteínas de membrana que se diferencian en la localización y afinidad con el sulfato (Takahashi, 2012). El sulfuro está involucrado en la síntesis de cisteína a partir de la serina. La cisteína es un precursor de compuestos que contienen azufre, como el glutatión (GSH), metionina y glucosinolatos. El glutatión apoya la homeostasis redox en los organismos vegetales y tiene un papel importante en su resistencia a las tensiones ambientales. El GSH participa en la respuesta de la planta al estrés biótico y abiótico, incluidos los metales pesados y el estrés oxidativo (Etienne *et al.*, 2018).

El azufre se produce en las plantas principalmente en forma de grupo sulfhídrico (SH), por ejemplo, en cisteína y metionina (Etienne *et al.*, 2018). La cisteína es un compuesto base para la síntesis de ferredoxina. La ferredoxina del cloroplasto participa en reacciones de fotofosforilación cíclicas y no cíclicas de la fotosíntesis. Kalaji *et al.*, 2014 sugirieron que la deficiencia de azufre limita el transporte de electrones más allá del fotosistema I (PSI) debido a la disminución en el contenido de azufre de PSI y/o en la actividad de los aceptadores y trastornos de electrones de PSI en el grupo Fe -S.

## **4.8.2. Microelementos**

### **4.8.2.1. Hierro (Fe)**

Este nutriente es el cuarto elemento más abundante en la corteza terrestre después de oxígeno, silicio y aluminio, además representa el 5% del peso de ésta y el 3.8 % de la composición del suelo (Benavides, 2000).

La disposición espacial de las raíces, o la arquitectura del sistema raíz (RSA), está modulada por la disponibilidad local de nutrientes y contribuye significativamente a la optimización absorción de nutrientes (Giehl *et al.*, 2014).

El Fe es absorbido principalmente en forma de Fe (II), aunque hay algunas plantas lo pueden absorber como Fe (III) quelado. Cuando la disponibilidad de Fe es suficiente, las plantas utilizan sistemas de transporte de Fe de baja afinidad que absorben solo la cantidad necesaria para su desarrollo. Mientras que en altas concentraciones de Fe (II) soluble en el suelo pueden llegar a causar toxicidad, ya que si es absorbido en altas cantidades puede reaccionar con oxígeno y formar radicales libres que dañan componentes celulares de la planta (Hell y Stephan, 2003). Pero cuando se tienen condiciones de deficiencia de Fe las plantas inducen sistemas de transporte de alta afinidad (Kaplan, 2002).

Se les llama plantas “no eficientes” a aquellas que cuando se presenta una deficiencia de Fe pueden permanecer indiferentes o desarrollar reacciones de respuesta con baja intensidad. Por otro lado, las plantas “eficientes” desarrollan mecanismos eficientes de adaptación para aumentar su capacidad en la adquisición de Fe disuelto en el suelo (Mengel y Kirkby, 2001). Las plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas no gramíneas para aumentar la capacidad de absorción de Fe, desarrollan una serie de reacciones ante la deficiencia de este elemento (Hell y Stephan, 2003).

Una de estas estrategias es la acidificación de la rizósfera y apoplasto de la raíz, con el fin de aumentar la solubilidad de  $Fe^{3+}$  mediante la excreción de protones por medio de la estimulación de la enzima  $H^+$ -ATPasa de la membrana plasmática (Rabotti y Zocchi, 2006).

El incremento de la capacidad de reducción de Fe (III) a Fe (II), a través de la inducción de la actividad de la enzima FC-R unida a la membrana plasmática, es otra estrategia que utiliza ante la deficiencia de Fe (Schmidt, 1999). Por último esta la activación del transporte del Fe (II) al interior de la célula por medio de la inducción del transportador férrico IRT (Kim y Guerinot, 2007).

Las plantas no gramíneas utilizan un mecanismo basado en la reducción, conocido como estrategia I, que consiste en la excreción de protones de las raíces

a la rizósfera, la reducción de Fe (III) al Fe ferroso Fe (II) más soluble (Vert y Grotz, 2002) Se ha sugerido que participa en el movimiento de micronutrientes en toda la planta (Takahashi *et al.*, 2003). El Fe absorbido se transporta a los brotes a través del xilema, impulsado por la corriente de transpiración y la presión de la raíz y es descargado del xilema a hojas más viejas (Tsukamoto *et al.*, 2009).

Bajo condiciones deficientes de Fe, las hojas muestran clorosis debido a que se requiere Fe para la biosíntesis y la fotosíntesis de la clorofila. Esta clorosis se presenta en las hojas más jóvenes que en las más viejas (Tsukamoto *et al.*, 2009). La respuesta de la deficiencia de Fe también está modulada por pequeñas moléculas de señalización, incluidas las hormonas vegetales. Tanto en las plantas gramíneas como en las no gramíneas, el óxido nítrico, la auxina y el etileno actúan positivamente en esta respuesta (Kobayashi y Nishizawa, 2012).

La absorción de Fe está estrechamente relacionada con la de otros metales, y las concentraciones elevadas de  $Zn^{2+}$  y  $Mn^{2+}$  en el medio interfieren directamente en la absorción de  $Fe^{2+}$  en la raíz, reduciendo la concentración de Fe en la planta, y provocando que esta llegue a presentar síntomas de deficiencia de Fe (Aref, 2011).

#### **4.8.2.2. Zinc (Zn)**

El Zn es un micronutriente esencial que se requiere en pequeñas cantidades en las plantas, y está involucrado en varias funciones fisiológicas clave que incluyen: estructura de la membrana, fotosíntesis, actividad de fitohormonas, metabolismo de lípidos y ácidos nucleicos, expresión y regulación de genes, síntesis de proteínas y defensa contra sequía y enfermedades (Begum *et al.*, 2016).

El zinc desempeña un papel importante en muchos procesos biológicos y es un oligoelemento esencial para el crecimiento y reproducción adecuada de las plantas (Cakmak, 2008). La mayoría de las plantas contienen entre 30-100 mg de Zn/kg de materia seca (Wang *et al.*, 2016). Por el contrario, las concentraciones superiores a 300-400  $\mu g g^{-1}MS$  pueden inducir efectos de estrés en algunas especies de plantas (Sofo *et al.*, 2012), como la inhibición del crecimiento, la alteración del contenido de minerales y clorofila y la alteración de las actividades

enzimáticas (Blasco *et al.*, 2015). La deficiencia de Zn afecta significativamente el sistema radicular, y por lo tanto la absorción de agua y nutrientes en la planta (Fageria, 2004).

Este elemento en su función como cofactor, activa diferentes hormonas que son necesarias para el crecimiento y desarrollo de la planta. Es esencial para numerosos procesos bioquímicos, como la producción de nucleótidos, el metabolismo de las auxinas, la activación de enzimas y la formación de clorofila. Tiene un papel especial en la fertilización, ya que los granos de polen tienen una concentración muy alta de Zn (Begum *et al.*, 2016).

La deficiencia de zinc en las plantas afecta la fotosíntesis debido a pigmentos de cloroplastos alterados (Kosesakal y Unal, 2009). Los síntomas visuales bajo deficiencia de este elemento en plantas son entrenudos cortos, hojas pequeñas y arrosietadas (Brennan y Bolland, 2002). Las hojas más jóvenes usualmente se afectan primero y pueden mostrar signos de clorosis intervenal, un pH alto y un alto contenido de P o Mn pueden inducir una deficiencia de Zn (Rosen y Eliason, 2005).

#### **4.8.2.3. Manganeso (Mn)**

El manganeso es un micronutriente metálico y desempeña un papel importante en la fotosíntesis al ayudar a la síntesis de clorofila en muchas especies de plantas (Alam *et al.*, 2006). Así también un exceso de Mn provoca daños en el aparato fotosintético y reduce el contenido de clorofila en las hojas (Lee *et al.*, 2011), como consecuencia, puede tener un efecto negativo en la fotosíntesis (Kleiber *et al.*, 2014). La nutrición excesiva de Mn también puede alterar significativamente la absorción de otros microelementos metálicos como el hierro (Fe), el zinc (Zn) o el cobre (Cu) (Kleiber, 2015).

#### **4.8.2.4. Molibdeno (Mo)**

Es un microelemento esencial para el crecimiento de las plantas y es un nutriente raro con una abundancia en la corteza terrestre de 1.2 mg/kg (Stiefel, 2002). El molibdato es activo dentro de la planta cuando está complejo por el compuesto pterina llamado cofactor de molibdeno (Moco) (Turnlund, 2002). El

transporte de molibdato involucra una clase de proteínas de transporte llamadas MOT1 (Hagen, 2011).

Después de la absorción en la célula, el molibdato debe ser coordinado por un andamio único para convertirse biológicamente activo. Este compuesto es una pterina tricíclica llamada molibdopterina o pterina que contiene metal (MPT). Como resultado de la coordinación de Mo por MPT, se forma Moco. Moco es uno de los dos cofactores que contienen Mo que ocurren en la naturaleza. El otro tipo de cofactor que contiene Mo, el llamado cofactor hierro-molibdeno, no está relacionado estructuralmente con Moco y se encuentra exclusivamente en una sola enzima, la nitrogenasa bacteriana (Seefeldt *et al.*, 2009). Cuando hay deficiencia de Mo las plantas desarrollan un fenotipo característico que incluye lesiones y morfología alterada de las hojas (Mengel y Kirkby, 2001).

#### **4.8.2.5. Cobre (Cu)**

Es un metal de transición esencial para la mayoría de organismos vivos (Ladomersky y Petris, 2015). Este elemento dentro de las células puede estar presente en dos estados de oxidación,  $\text{Cu}^+$  y  $\text{Cu}^{2+}$ , convirtiéndolo en un cofactor idóneo de proteínas involucradas en reacciones de oxidación-reducción. El Cu es utilizado por una gran variedad de enzimas con funciones en respiración y fotosíntesis (Finazzi *et al.*, 2015), también se le atribuye un papel central en el control de óxido-reducción y transporte electrónico de las células (Ravet y Pilon, 2013).

El Cu es un elemento altamente reactivo que puede generar especies reactivas de oxígeno (ROS), provocando daños en los componentes celulares, afecta el transporte celular e interfiere en la concentración de metabolitos (López-Maury *et al.*, 2012). Este elemento se encuentra en el suelo principalmente de manera insoluble, absorbido a arcilla,  $\text{CaCO}_3$  o materia orgánica (Palmer y Guerinot, 2009). La deficiencia de Cu es más común que la toxicidad (Ravet, Pilon, 2013).

La deficiencia de Cu en las plantas puede afectar a los tejidos jóvenes y reproductivos (Hänsch y Mendel, 2009), pueden sufrir una reducción en el crecimiento, clorosis de las hojas jóvenes, curvatura de los márgenes de las hojas,

daño en los meristemos apicales, disminución de la formación de frutos, defectos en la pared celular, disminución del desarrollo y viabilidad del polen y desarrollo embrionario correcto (Burkhead *et al.*, 2009), también se reduce la actividad fotosintética (Shahbaz *et al.*, 2015).

Por el contrario cuando hay un exceso de Cu las afectaciones en la planta son, reducción en la biomasa de la parte aérea y radicular de las plantas (Lequeux *et al.*, 2010), disminución de la viabilidad de las células de la raíz (Rodrigo-Moreno *et al.*, 2013), inhibición de la germinación (Sethy y Ghosh, 2013), clorosis y necrosis de las hojas (Bouazizi *et al.*, 2010), remodelación del sistema radicular, alteración del patrón de auxinas y cambios en la deposición de lignina (Lequeux *et al.*, 2010), así mismo, es afectada la actividad fotosintética (Yruela, 2009), afecta a la adquisición de otros nutrientes esenciales (Adrees *et al.*, 2015) y favorece la producción de ROS y estrés oxidativo (Sethy y Ghosh, 2013).

#### **4.8.2.6. Boro (B)**

El B es absorbido por las plantas principalmente como ácido bórico  $H_3BO_3$  no disociado, el mecanismo de absorción se da por flujo de masas (65%) y difusión (32%), este elemento es poco móvil en el interior de la planta, por ello la transpiración ejerce una influencia decisiva en el transporte de este elemento hacia las partes altas de la planta (Alarcón, 2001).

La concentración de B en el suelo varía de 20 a 200 mg/kg, mientras su disponibilidad está controlada por el pH, la textura y la materia orgánica del sustrato (Daroub y Snyder, 2007). Mientras que la concentración este nutriente en las plantas fluctúa en un rango muy reducido y se mantiene alrededor de los 20 mg/kg (2  $\mu\text{mol/g}$  peso seco) (Kirkby, 2012).

El B participa en importantes procesos metabólicos, morfogenéticos y estructurales, tales como el control del tamaño de los poros de las paredes celulares, transporte por floema, formación de complejos en los azúcares y algunos carbohidratos de la pared celular (Läuchli, 2002). En la parte estructural participa como constituyente esencial de las membranas como de las paredes celulares de las plantas (Läuchli, 2002).

La deficiencia de B en las plantas se caracteriza por el acortamiento de los entrenudos, formación de roseta apical, hojas nuevas de tamaño reducido, encorvadas, deformes y espesas, raíces negras y gruesas (Furlani *et al.*, 2001), también se pueden presentar trastornos metabólicos y aumento en la producción de compuestos fenólicos y disminución de crecimiento de la planta (Manfredini, 2008).

Azevedo *et al.* (2002), sostienen que la deficiencia de B causa disminución de la plasticidad de paredes celulares, impidiendo la división y elongación de las células de los tejidos meristemáticos de las raíces, puede presentar coloración oscura de las mimas, cuando hay deficiencia de B, ocurriendo finalmente disminución de la longitud de las raíces principales y menor cantidad y longitud de raíces secundarias, se asume que la deficiencia de B puede llegar a determinar condiciones tisulares muy anormales (Rice, 2007).

#### **4.8.2.7. Cloro (Cl)**

Las principales formas de adición de Cl<sup>-</sup> al sistema suelo-planta es la liberación del material original, deposición atmosférica, adición por el agua de riego, fertilizantes y abonos orgánicos, la mayoría del Cl<sup>-</sup> se encuentra en la solución del suelo debido a la alta solubilidad de las sales del Cl<sup>-</sup>, es uno de los iones más móviles y se pierde fácilmente por lixiviación (Mengel *et al.*, 2001).

El suministro de Cl<sup>-</sup> en la solución mejora el estado sanitario de los cultivos en diferentes ambientes y condiciones de producción (Elmer, 2007). La presencia mejora la evolución del O<sub>2</sub> y fotofosforilación (Mengel *et al.*, 2001). Este elemento participa en la activación de la ATPasa en el bombeo de protones en el tonoplasto y en algunos genotipos o cultivares, controla la apertura y cierre de estomas (Epstein y Bloom, 2005).

El Cl<sup>-</sup> se absorbe del suelo en forma de ion cloruro (Cl<sup>-</sup>) y permanece como tal en la planta. Su presencia es muy común en los suelos. Las plantas normalmente contienen de 10 a 100 veces más del Cl<sup>-</sup> que necesitan. Su deficiencia es evidente en suelos muy permeables, de regiones lluviosas y alejadas del mar (Mengel *et al.*, 2009).

Las plantas que presentan deficiencia de  $\text{Cl}^-$  muestran clorosis, se reduce su crecimiento, es afectada la transpiración, incluyendo el área foliar, una característica típica es el marchitamiento de los márgenes de las hojas (Mengel *et al.*, 2001).

#### **4.8.2.8. Níquel (Ni)**

A partir del 2004 el Ni fue reconocido como elemento esencial por la Asociación Americana Oficial de Control de Nutrientes Vegetales, debido a la relación del elemento con la enzima ureasa (Wood *et al.*, 2004a). La cantidad requerida de este nutriente en plantas es pequeña ( $0.001 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$  de peso seco) comparándolo con la abundancia relativa de Ni en prácticamente todos los suelos (mayor de  $5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) (Wood *et al.*, 2004c).

El Ni se encuentra en el suelo en diversas formas, como nickelita (NiAs), garnielita y en forma de sulfuros de Fe y Ni (Wood *et al.*, 2004a). Este elemento se encuentra en los horizontes superficiales del suelo, ligado a formas orgánicas, parte de las cuales se pueden encontrar en forma de quelatos fácilmente solubles (Bai *et al.*, 2007a).

La cantidad de Ni en el suelo varía de  $0.2$  a  $450 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ , pero los valores más comunes están entre  $5$  y  $22 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ . Su solubilidad del Ni se encuentra inversamente relacionada con el pH del suelo. También puede reemplazar al Zn, Fe y otros iones metálicos en algunas metaloenzimas de las plantas inferiores (Mulrooney y Hausinger, 2003).

El mecanismo de absorción de Ni en plantas es a través de los sistemas radiculares por difusión pasiva y transporte activo, esto está en función de la especie vegetal, la cantidad y forma de Ni en el suelo o solución nutritiva, la acidez del suelo, la presencia de otros metales y la composición de la materia orgánica (Mulrooney y Hausinger, 2003).

Mediante la corriente de transpiración del xilema el Ni es llevado de las raíces a los brotes y hojas, a través de la traslocación de hojas viejas a hojas nuevas este elemento es suministrado a las partes meristemáticas de la planta. Este transporte está estrechamente regulado por complejos metal-ligandos o metal-proteínas que se unen específicamente al Ni, que pueden actuar como quelatos

intracelulares, los cuales se unen al Ni en el citosol o en compartimentos subcelulares para el transporte, translocación y acumulación dentro de las plantas (Ghaderian *et al.*, 2007).

La ureasa es una proteína que puede funcionar como enzima (Todd *et al.*, 2006), las ureasas son las únicas que poseen iones de Ni(II) en el sitio activo (Kojima *et al.*, 2006), para que sea funcional esta enzima necesita unirse con dos átomos de Ni para poder activarse. En concreto, tres proteínas accesorias denominadas UreD, UreF y UreG forman un complejo capaz de colocar el níquel en el lugar correcto en la ureasa, así cuando el Ni llega a su sitio la enzima rompe la urea y produce amonio, por ello cuando se impide la formación del complejo UreD-UreF-UreG se inhibe la síntesis de ureasa activa (Lebrette *et al.*, 2014).

La deficiencia de Ni en las plantas inhibe la acción de la ureasa, esto conlleva a la acumulación de urea, provocando la presencia de manchas necróticas en hojas, además se interrumpe el metabolismo de los ureidos, aminoácidos y ácidos orgánicos, debido al estrés oxidativo que se genera por la deficiencia del elemento se acumulan los ácidos oxálico y láctico (Kutman *et al.*, 2014).

## **5. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **5.1. Localización del experimento**

La presente investigación se realizó en el Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, ubicado a 19° 27' 5" Latitud Norte y 98° 54' 15" Longitud Oeste con una altitud de 2250 m. El experimento se desarrolló en un invernadero con superficie de 50 m<sup>2</sup>, el sistema de ventilación estuvo integrado por dos ventanas laterales y una ventana cenital protegidas con malla antiáfidos de calibre de 25 hilos por pulgada.

### **5.2. Material genético y establecimiento del experimento para evaluación de plantas de *Physalis peruviana* L. en producción.**

La semilla utilizada fue obtenida de uchuva (*Physalis peruviana* L.) derivada de la variedad Colombia, la cual se sembró en charola de poliestireno de 200 cavidades. El sustrato que se utilizó para la siembra fue turba (Peat moss), posterior a la siembra se suministró el riego cada tercer día, el proceso de germinación se

llevó a cabo en dos semanas después de sembrado. A partir de este momento las plántulas se mantuvieron en la charola hasta que alcanzaron una altura de 20 cm para poder realizar el trasplante. Los riegos proporcionados a las plantas fueron con una solución nutritiva 1 dS/m de conductividad eléctrica (CE).

Para realizar el trasplante se utilizó tezontle rojo como sustrato y bolsas negras de polietileno a modo de usarse de contenedores, las bolsas se llenaron de tezontle y posteriormente se desinfectó el sustrato contenido en ellas. Consecutivamente se diluyeron 5 mL de cloro por cada litro de agua, lo cual se dejó reposar durante dos días en las bolsas para después enjuagar con abundante agua para evitar residuos en el contenedor. Una vez desinfectado el sustrato se procedió a realizar el trasplante al colocar una planta por maceta, después de ocho días se realizó el tutoreo con rafia negra dirigiendo la planta a dos tallos. Para suministrar el riego a las plántulas se estableció un sistema de riego con tres líneas para asignar los tratamientos correspondientes a cada planta.

Con respecto al manejo del riego se colocó un temporizador digital de diez tiempos, durante la fase vegetativa del cultivo los intervalos entre riegos fueron de dos horas con una duración de dos minutos cada riego, se aportaron 800 mL diarios por planta de la solución nutritiva correspondiente. En la fase reproductiva se modificaron los riegos al reducir los tiempos a una hora y media con duración de tres minutos cada uno y con un aporte diario de agua de 1600 mL por maceta. Semanalmente se dio mantenimiento en labores culturales lo que incluyó, tutoreo, deshierbe y poda de brotes secundarios hasta llegar a la primera ramificación.

Se utilizó un sistema hidropónico abierto con riego por goteo, los goteros usados tuvieron un gasto de 4 L/h, para preparar las soluciones nutritivas se tomó como referencia la solución Steiner (1961), se prepararon tres soluciones, la CE que se manejó en la solución diluida al 50% fue de 1.41 dS/m, 2.52 dS /m para la solución al 100% y 3.26 dS /m para la solución concentrada al 150% el pH en las tres soluciones fue de 5.5.

### **5.2.1. Diseños de tratamientos y unidad experimental**

Para el análisis del experimento se usó un diseño factorial completamente al azar con dos factores, la unidad experimental estuvo compuesta de una planta de uchuva sembrada en bolsa de polietileno negro con capacidad de 13 L, con 6 repeticiones cada una, 12 plantas por tratamiento, con un total de 36 plantas por todos los tratamientos.

Se evaluaron dos factores, el primer factor en estudio fue la concentración de tres soluciones nutritivas, al 50, 100 y 150% con respecto a la solución Steiner (1961). El segundo factor fue la inoculación de plantas con *Fusarium oxysporum sp. physali*, la mitad de las plantas de cada solución nutritiva fueron inoculadas con el hongo y el resto fueron los testigos.

### **5.2.2. Poda foliar**

Debido a que las plantas sufrieron daño por el frío se procedió a realizar una poda de rejuvenecimiento desde la base del tallo, la parte utilizada para la evaluación fue un brote el cual se tutoreo y dirigió a dos tallos dando el mantenimiento de labores culturales como ya se mencionó anteriormente.

### **5.2.3. Inoculación**

Para asegurar la infección de las plantas, antes de realizar la inoculación se provocaron cinco lesiones de 5 mm de longitud en la base del tallo cercano a la raíz, después se procedió a inocular vaciando 200 mL de la solución de  $2.5 \times 10^7$  conidios/mL en la base del tallo a cada planta. Así mismo de cada planta inoculada se cortaron tres raíces donde se colocaron diez discos de 0.5 cm de medio PDA con crecimiento fungoso y se cubrieron con papel para preservar la humedad. La segunda inoculación se realizó 12 días después y se manejó la misma concentración de inóculo aplicada en la primera.

Pasado un mes desde que se realizó la primera inoculación y al no observar síntomas visibles del patógeno en las plantas, se procedió a tomar una muestra de raíz de cada tratamiento y colocarlas en una cámara húmeda para corroborar la presencia del hongo, transcurridos cinco días se observó crecimiento de micelio en cada tratamiento, esto nos aseguró que el hongo estaba presente, por lo cual para

augmentar la infección se hizo una tercera inoculación con una concentración de  $2.7 \times 10^7$  conidios/mL.

#### **5.2.4. Variables evaluadas**

Los variables evaluadas en las plantas fueron: número de frutos por planta, diámetro ecuatorial de frutos en milímetros (mm), peso de cada fruto en gramos (g), peso total de frutos por planta en gramos (g), rendimiento proyectado en Mg/ha, SST (sólidos solubles totales; grados Brix), firmeza, pH y CE (dS/m), después de la primera cosecha la toma de datos se realizó cada 15 días, cuando los frutos presentaron madurez fisiológica.

#### **5.3. Material genético y establecimiento del experimento para evaluación de plántulas de *Physalis peruviana* L.**

Para esta evaluación se restableció un nuevo semillero con mantenimiento similar al que se le realizó al vivero anterior, la siembra se estableció en charola de poliestireno de 200 cavidades, la variedad utilizada fue nuevamente Colombia y el sustrato utilizado turba, después de la siembra se regó cada tercer día con una solución nutritiva de 1 dS/m de CE, tras la germinación se esperó a que la plántula tuviera una altura de 20 cm para poder ser trasplantada, el trasplante se realizó en 124 vasos de unicel con capacidad de 1 L, 36 de estos vasos fueron llenados de tezontle desinfectado con cloro al 1.5%, 72 más se rellenaron de tezontle esterilizado con vapor de agua y el resto se llenó con suelo estéril.

En las plántulas trasplantadas se evaluaron tres soluciones nutritivas diferentes tomando como referencia la solución nutritiva Steiner (1961), se probaron soluciones al 25% con CE de 0.7 dS/m, 50% teniendo una CE de 1.41 dS/m y 75% con 1.6 dS/m de CE, mientras que el pH fue de 5.5 para los tres tratamientos. En los 36 vasos con tezontle desinfectado se trasplantaron primero, estas 36 plantas que fueron regadas con las tres soluciones nutritivas, 12 plantas para casa solución, el riego fue de 200 mL de agua diarios.

Transcurridos ocho días de trasplante se procedió a realizar la inoculación con *Fusarium oxysporum* sp. *physali*, para ayudar a que la infección se presentará

se causaron tres heridas de 2 mm de longitud en la base del tallo además de cortar tres raíces de cada planta, la concentración del inoculo fue de  $1.1 \times 10^6$  conidios/mL, también se colocaron cinco rodajas de 0.5 cm con crecimiento micelial en las raíces cortadas, posteriormente, las rodajas se cubrieron con servilletas estériles mojadas para conservar la humedad, después de la inoculación y durante ocho días posteriores se colocó un humidificador durante cuatro horas diarias para favorecer las condiciones ambientales para que el hongo proliferará.

Posterior a esto se continuó con el trasplante de 36 plántulas en tezontle esterilizado con agua caliente para la inoculación con *Fusarium oxysporum sp. physali* donde el procedimiento, los cuidados y la cantidad de inóculo que se dieron a la plántula fueron los mismos que se mencionaron en el párrafo anterior.

Por último, se realizó el trasplante en 16 vasos con suelo estéril y el resto se llenó con tezontle esterilizado para realizar la inoculación con *Rhizoctonia solani*, donde el seguimiento fue el mismo que se realizó con las inoculaciones de *Fusarium oxysporum sp. physali* la única diferencia fue la concentración manejada que fue de  $1 \times 10^3$  UFC/mL.

Se efectuó una segunda inoculación en los diferentes sustratos transcurridos 20 días de la inoculación inicial de cada tratamiento, la concentración en ambas inoculaciones fue mayor respecto a la primera inoculación, para el caso de *Rhizoctonia solani* fue de  $1.2 \times 10^4$  UFC y con *Fusarium oxysporum sp. physali* se manejó  $1.3 \times 10^7$  conidios/mL.

#### **5.4. Preparación de medios de cultivos y propagación de los patógenos en laboratorio.**

##### **5.4.1. Preparación de medio de cultivo Agar de Dextrosa y Papa (PDA)**

Para la activación y propagación de los hongos se preparó medio de cultivo PDA y Agua-Agar en cajas Petri.

##### **5.4.2. Activación del inóculo**

La cepa de *Fusarium oxysporum sp. physali* se obtuvo de una muestra conservada en aceite mineral del laboratorio de Fitopatología del Colegio de

Postgraduados. La activación de hongo fue pasar una pequeña muestra contenida en el aceite a una caja Petri para ser lavada con agua destilada y posteriormente sembrarla en medio de cultivo agua-agar, lo cual se mantuvo en incubación durante 48 horas a 28 °C constante para un crecimiento rápido del patógeno, después se mantuvo a temperatura ambiente para que continuará con su desarrollo.

En el caso de *Rhizoctonia solani* se obtuvo de raíces de *Physalis peruviana* L., las cuales se cortaron en trozos pequeños y se desinfectaron con cloro al 1.5% durante dos minutos, consecutivamente se enjuagaron dos veces con agua destilada y se esperó a que secaran durante cuatro horas antes de ser sembradas en medio agua-agar.

#### **5.4.3. Purificación**

Cuando se observó crecimiento del micelio de *F. oxysporum sp. physali* en la caja Petri se verificó que no estuviera contaminado con otros microorganismos, esto se logró al observar las estructuras al microscopio, cuando se aseguró de que se tenía solamente el hongo de interés, se procedió a sembrarlo en otras cajas Petri con medio PDA para multiplicarlo y tener la cantidad del inóculo suficiente para posteriormente realizar pruebas preliminares. El mismo procedimiento que se siguió para la purificación de *Fusarium* se aplicó con *Rhizoctonia solani*, para este patógeno no se realizaron pruebas preliminares.

#### **5.4.4. Pruebas preliminares**

Con el hongo purificado se hicieron pruebas preliminares para asegurar la virulencia e infección del patógeno, lo anterior se realizó en plántulas de tomate (*Physalis ixocarpa*) que pertenece a la familia de la uchuva (*Physalis peruviana*), se introdujeron las raíces de las plántulas de tomate en una solución conidial de *Fusarium oxysporum sp. physali*, subsecuentemente se mantuvieron en observación durante diez días para detectar los síntomas característicos en la parte basal del tallo, al no tener resultados visibles se utilizó una cámara húmeda.

#### **5.4.5. Cámara húmeda**

Al trascurrir diez días después de la inoculación y no observar síntomas ocasionados por *Fusarium oxysporum* en las plántulas, se hizo uso de una cámara húmeda para poder determinar la presencia del hongo en la raíz de *physalis*. Al contemplar la raíz a un microscopio se determinó la existencia de necrosamiento, lo anterior indicó que el hongo estaba presente y posterior a ello, las raíces se dejaron cinco días más en la cámara donde empezó a crecer el micelio del patógeno. Al determinar la presencia e infección *F. oxysporum sp. physali* en las plántulas de tomate, se calculó la cantidad necesaria de patógeno a utilizar en invernadero para multiplicarlo en laboratorio.

#### **5.4.6. Preparación de la solución conidial**

Para realizar la inoculación con *F. oxysporum sp. physali* se aumentó el inóculo en cajas Petri con PDA, se dejaron en la estufa durante dos días a 28 °C constantes para posteriormente sacarlas a la luz y dejarlas ocho días más para asegurar el crecimiento suficiente de esporas. Al término del tiempo se procedió a preparar una solución conidial, esto se logró al agregar agua destilada a las cajas Petri y con la ayuda de una aguja de disección se rasparon las esporas. Asimismo, con un hematocitómetro se cuantificó el número de esporas por inoculación.

De igual manera para la preparación de la solución con *Rhizoctonia solani* se agregó agua esterilizada a las cajas Petri y con una aguja de disección se raspó el micelio de cada una de ellas, para homogeneizar la suspensión se fragmentó el micelio con ayuda de una licuadora, posterior a esto se cuantificó la cantidad de unidades formadoras de colonias (UFC) con una cámara de Neubuer.

#### **5.4.7. Aislamientos**

Para determinar la presencia o usencia de los patógenos inoculados en las plántulas de uchuva se realizaron muestreos destructivos donde se usaron partes de raíces y haces vasculares necrosados, estos se sembraron en medio de cultivo PDA, las cajas sembradas se mantuvieron en estufa durante tres días con una temperatura constante de 28 °C, pasado este tiempo se observó crecimiento micelial en las muestras sembradas y se procedió a realizar aislamiento de los

hongos en medio agua-agar, se dejó transcurrir tres días más para que apareciera crecimiento de los patógenos en este nuevo medio, finalmente se purificaron las muestras en medio PDA.

Finalmente se realizaron preparaciones microscópicas semipermanentes tomadas de los aislamientos de los patógenos para observar y medir las estructuras características de cada hongo.

### 5.5. Evaluación de parámetros fisiológicos

En la medición de la velocidad de asimilación de CO<sub>2</sub>, conductividad estomática, transpiración y tasa fotosintética se manejó el medidor portátil LI-6400, el equipo se calibro en laboratorio y posteriormente se trasladó a campo, para las lecturas se tomó entre la cuarta y quinta hoja bien desarrollada después de la última floración de la rama principal en cada planta. Se colocó la hoja dentro de la cámara del equipo, se cerró y se esperó a que la lectura se estabilizará, después se abrió la cámara y así se continuó con el resto de las hojas.

Para la medición del “verdor” en las plantas se usó el medidor portátil SPAD-502 donde se tomaron cuatro hojas desarrolladas de la parte media de cada planta, cada hoja se colocó en la cámara del aparato se esperó a que realizará la lectura, se promediaron los cuatro datos obtenidos y se continuó con esta metodología con el resto de los tratamientos.

### 5.6. Evaluación de la severidad de los patógenos

Para la evaluación de la severidad de los síntomas causados por *F. oxysporum sp. physali* en planta en producción se usó una escala arbitraria modificada propuesta por Marlatt *et al.* (1996).

#### **Cuadro 1. Escala para la evaluación de la severidad en *Physalis peruviana* causada por *Fusarium oxysporum sp. physali*.**

Escala	Descripción de la enfermedad
1	Planta sana
2	Planta con inicio de clorosis en hojas basales

- 3 Planta con clorosis hasta la parte media y marchitez o achaparramiento
- 4 Planta con clorosis en todas las hojas y achaparramiento o marchitez
- 5 Planta muerta

---

Fuente: Marlatt *et al.* (1996).

En la determinación del grado de severidad en plántulas de *Physalis peruviana* L. causado por *Rhizoctonia solani* se usó la escala modificada propuesta por Carling y Leiner (1990).

**Cuadro 2. Escala para la evaluación de severidad en *Physalis peruviana* L. causada por *Rhizoctonia solani*.**

---

Escala	Descripción de la enfermedad
0	Sin daño
1	Daño menor con lesiones necróticas menores de 5 mm de longitud
2	Daño intermedio lesiones necróticas mayores a 5 mm de longitud y ceñimiento
3	Daño mayor lesiones necróticas grandes, ceñimiento y marchitez de la planta
4	Muerte de la planta

---

Fuente: Carling y Leiner (1990).

**5.7. Análisis estadístico**

El análisis de los datos se realizó mediante un análisis de varianza y para la comparación de medias se aplicó la prueba de Tukey al nivel de probabilidad 0.05%. Se utilizó el programa estadístico SAS versión 9.4.

## 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Aislamiento de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani*

El aislamiento de *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani* de raíces y haces vasculares de uchuva sembrados en medio de cultivo PDA fue positivo, esto indicó que el hongo estuvo presente en cada planta inoculada (incidencia) a pesar de que no se observaron síntomas en la parte foliar o del tallo (severidad), resultados similares reportaron Fernández-Herrera *et al.* (2013) quienes al inocular *R. solani* por inmersión de propágulos en jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), el hongo no produjo ningún síntoma de la enfermedad en las plantas.

Al realizar los muestreos destructivos y hacer cortes longitudinales de la raíz, en las plantas que se inocularon con *F. oxysporum* se observó necrosamiento en el sistema vascular, este síntoma concuerda con lo descrito por Rodríguez (2013) y Jargir *et al.* (2019), quienes afirman que *F. oxysporum* obstruye el tejido vascular de la planta debido a la producción de micelio y esporas, lo que provoca el oscurecimiento de los vasos del xilema y, finalmente conduce a la muerte de la planta. Para el caso de las plantas inoculadas con *R. solani*, presentaron pequeños canchales de color café oscuro, de aspecto agrietado y leñoso en la raíz y cuello de la planta, dichos síntomas concuerdan con lo reportado por Pérez-Acevedo *et al.* (2017), quienes mencionan que los síntomas causados por *R. solani* inician con clorosis y posteriormente necrosis en la base del tallo con desprendimiento de epidermis y consecutivamente la muerte de la planta.

Al hacer los aislamientos de los hongos inoculados en invernadero, además del crecimiento de los dos patógenos de interés también hubo crecimiento de *Trichoderma* sp. Cotes *et al.* (2001) mencionan que hongos pertenecientes al género *Trichoderma* son antagonistas y funcionan como control biológico de *F. oxysporum* y *R. solani*. Por su parte, Rojo *et al.* (2007) afirma que el género *Trichoderma* es importante para las plantas, al contribuir en el control de hongos fitopatógenos ya que poseen propiedades micoparasíticas y antibióticas, probablemente esta sea una razón por lo que el desarrollo de la enfermedad en las plantas inoculadas no se manifestó como se esperaba. La presencia de *Trichoderma* sp. pudo interferir en el proceso de patogénesis de los microorganismos inoculados.

Harman *et al.* (2004) mencionan que *Trichoderma* puede colonizar diferentes ambientes debido a su alta capacidad reproductiva, mientras, que Zhang *et al.* (2005) indican que este hongo predomina en ecosistemas terrestres, por lo que se asume que este microorganismo tiene gran facilidad de crecer en cualquier ambiente. Por lo anterior, la forma como llegó este hongo a las raíces de las plantas pudo ser a través del sustrato utilizado para el trasplante, mediante el agua de riego o el viento.

Otra posible razón por la cual los patógenos no proliferaron en las plantas, fue porque no tuvieron la capacidad de adaptarse a las condiciones del sustrato utilizado (tezontle con granulometría de 1 a 8 mm) debido a que la retención de humedad en tezontle es baja, apenas 20% en volumen, de tal manera que los hongos murieron antes de que se produjera la infección en las plantas. Fischer y Melgajero, (2014) mencionan que las condiciones que favorecen el desarrollo y la predisposición de las plántulas al ataque de estos patógenos ocurre en sitios donde el suelo es pesado y no permite un buen drenaje, ocasionando exceso de humedad.

### **Variables de calidad evaluadas en plantas en producción de *Physalis peruviana* L.**

El análisis de varianza no detectó diferencias significativas sobre la firmeza de frutos (Figura 1) en ningún tratamiento ni en sus combinaciones ( $P \geq 0.05$ ), el principal proceso responsable de la pérdida de firmeza en los frutos como lo mencionan Morais *et al.* (2008), es la hidrólisis de la lamela media y de la pared celular. El hecho de que no presentarán diferencias significativas las plantas inoculadas con el patógeno y el testigo se explica analizando el mecanismo de penetración y colonización de la raíz por *F. oxysporum*. De acuerdo con González *et al.* (2012) las especies de *Fusarium* causantes de marchitez siguen un patrón similar de infección; penetran por la raíz y colonizan el sistema vascular. La etapa de colonización se restringe tanto en cultivares resistentes como susceptibles a la región de entrada inicial del patógeno, sin embargo, en cultivares susceptibles la colonización continua en una distribución secundaria, mientras tanto, en los cultivares resistentes, flavonoides del tipo catequinas y sus productos de oxidación

inactivan las enzimas y la distribución secundaria es confinada a los puntos de infección inicial. De acuerdo a lo mencionado en el párrafo anterior *Physalis peruviana* L. se comportó como una planta resistente a la infección de *F. oxysporum* sp. *physali* donde limitó la infección del hongo al sitio de entrada y evitó daños por el patógeno en algunas variables de calidad del fruto.

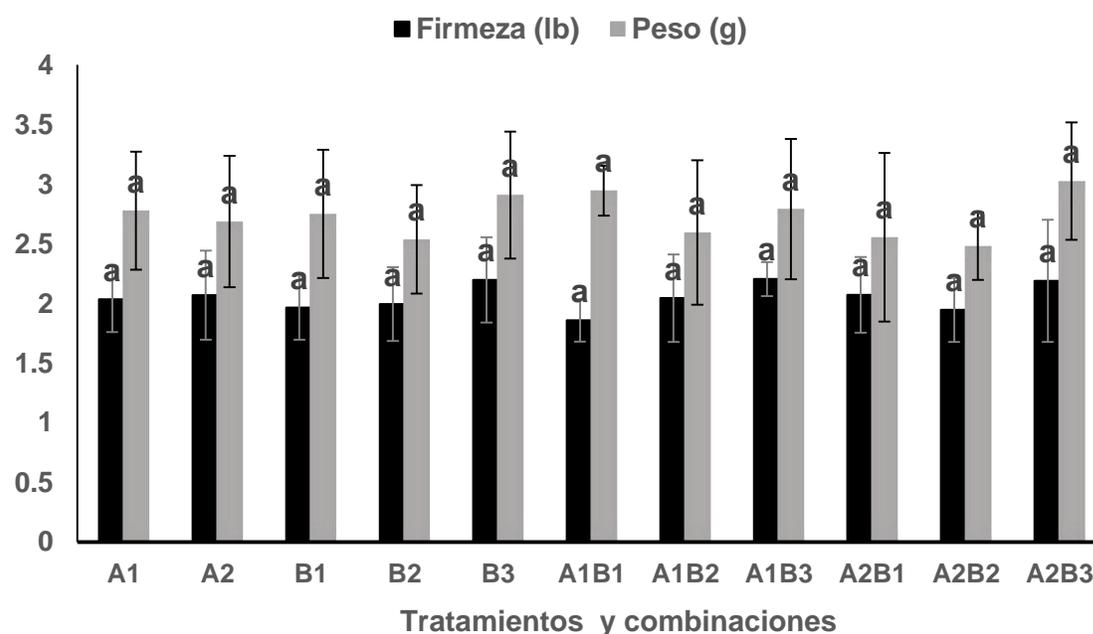
Morais *et al.* (2008) indican que la firmeza es considerada como uno de los principales atributos de calidad y con frecuencia limita la vida útil en postcosecha en frutos de uchuva. Chitarra y Chitarra *et al.* (2005) mencionan que la firmeza refleja las transformaciones en la estructura celular, en la cohesión de las células y algunos cambios bioquímicos, para este estudio los frutos muestran buena firmeza independientemente de la presencia o no del hongo y con el uso de cualquiera de las tres soluciones nutritivas probadas en este experimento, por lo cual no tuvieron problema con la vida de anaquel.

Fisher *et al.* (2016) mencionan que los atributos que otorgan calidad al fruto como la firmeza, color, pH, índice de acidez, sólidos solubles totales, son afectados por las variaciones genotípicas, estación del cultivo, nutrición, riego, temperatura, condiciones de crecimiento, enfermedades y condiciones de postcosecha. En el presente estudio, los tratamientos evaluados no presentaron diferencias significativas en peso en ningún tratamiento como se observa en la Figura 1. En las tres soluciones nutritivas evaluadas el peso de los frutos se mantuvo entre 2.53 a 2.91 g, datos similares reportaron Criollo *et al.* (2014), quienes mencionan un peso promedio en fruto de uchuva de 2.62 g. Gastelum-Osorio *et al.* (2013) indican que no obtuvieron diferencias en el peso del fruto al manejar soluciones nutritivas al 25, 50, 75 y 100%, esto concuerda con los datos obtenidos en este experimento. En contraparte, Aguilar-Carpio *et al.* (2018) reportaron diferencias en el peso del fruto al manejar soluciones nutritivas al 100 y 150% generando un aumento en el peso de los frutos sin cáliz de 36 y 51 g planta<sup>-1</sup>, respectivamente, en comparación con la solución al 50%.

Respecto a las combinaciones entre tratamientos, el menor peso se presentó en las plantas inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* regadas con la solución nutritiva al 100% (2.48 g) en contraste el mayor peso se encontró en las plantas

inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*, regadas con la solución nutritiva (SN) al 150% (3.03 g), aun con estos datos no se presentaron diferencias significativas. Estos valores son menores a los obtenidos por Mendoza *et al.* (2012), quienes tuvieron un peso promedio de 4.7 g en frutos de *P. peruviana*, mientras Ramadan *et al.* (2013), reportaron un peso aproximado de 4 a 5 g en fruto. Por su parte, Fischer *et al.* (2014), señalaron un peso en frutos que oscila entre 4 a 10 g. Los resultados obtenidos no se encuentran dentro del peso promedio registrado por otros autores, este comportamiento, probablemente sea debido a la interferencia que causó el hongo, donde a pesar de que no se mostraron síntomas visibles en la planta, afectó directamente la producción.

Fisher (2005) señala que el fruto fresco de uchuva contiene un 80% de agua, durante el día se dilata al cambiar las relaciones hídricas de la planta. Asimismo, su tamaño final depende en alto grado de la humedad que proporciona el riego. En este caso la planta estuvo sometida a estrés hídrico por el mecanismo de infección de los patógenos, pero esto no generó diferencias en el peso final de los frutos.



**Figura 1. Firmeza (libras fuerza) y peso promedio de fruto (g/fruto) obtenidos de cinco cosechas en frutos de *Physalis peruviana* L.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*; B1: solución nutritiva al 50%; B2: solución nutritiva al 100%; B3: solución nutritiva al 150% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

En el número de frutos Figura 2 se muestran diferencias estadísticas significativas ( $P \leq 0.05$ ) entre plantas inoculadas y sin inocular. El mayor número de frutos se obtuvo en plantas que no fueron inoculadas (10.65), por su parte las plantas con el patógeno presentaron un número promedio de frutos de (7.93), estos resultados tienen relación con los reportados por Baracaldo *et al.* (2014), quienes trabajaron con plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) anegadas y obtuvieron una disminución en frutos a los 12 y 45 días después del anegamiento comparadas con el testigo, esto nos muestra que las plantas bajo un estrés biótico o abiótico tienden a disminuir la producción de frutos.

Las soluciones nutritivas no tuvieron efecto en la producción de frutos, así como, tampoco presentaron diferencias las combinaciones, estos resultados difieren a los obtenidos por Gastelum-Osorio *et al.* (2013) quienes al usar una SN al 100% reportaron un aumento del 7% en la producción de frutos de uchuva respecto a la solución al 50%. La falta de respuesta a la SN nos indica que se puede obtener el mismo número de frutos utilizando una solución al 50% que con 150%, por lo cual no es necesario un exceso de nutrientes y desperdiciar fertilizantes con una SN al 150%, como lo menciona Gastelum-Osorio *et al.* (2013), que la planta de uchuva crece, desarrolla y fructifica de forma adecuada con la solución nutritiva Steiner al 50 y 75% de concentración.

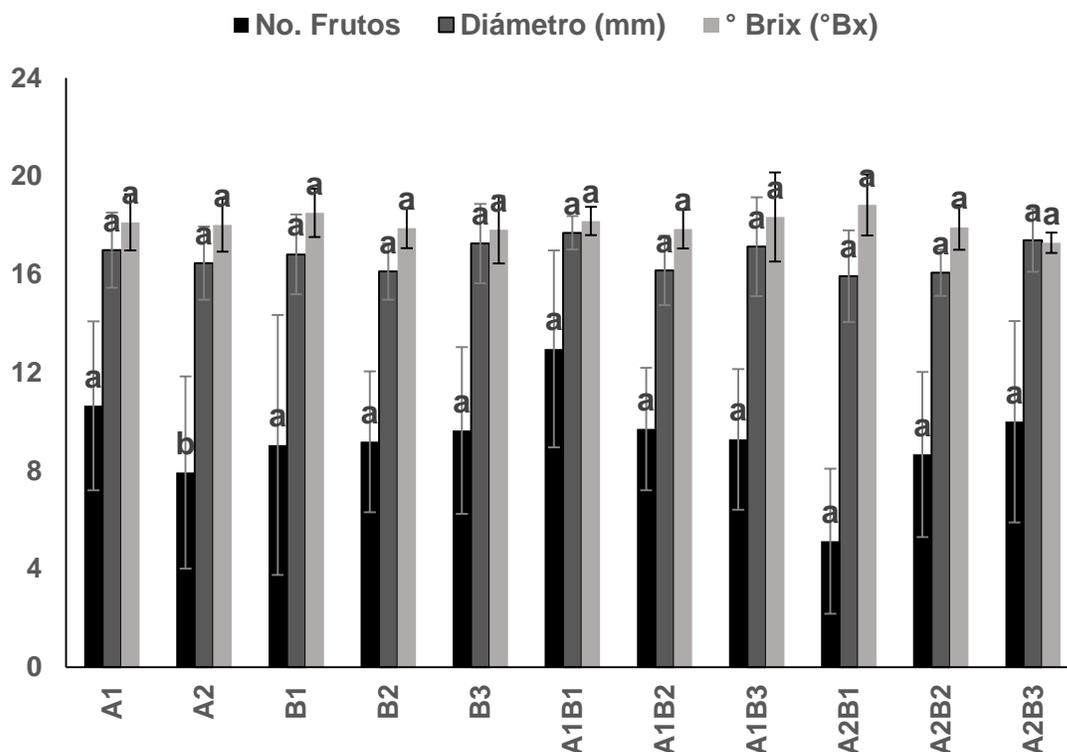
El número promedio de frutos por planta en todos los tratamientos se mantuvo en un rango de 9.05-9.64, datos inferiores a los reportados por Aguilar-Carpio *et al.* (2018) quienes mencionaron una media de 11.7, 16 y 19.2 frutos por planta con soluciones de 50, 100 y 150%, respetivamente.

En la Figura 2 se observa que los frutos no mostraron diferencias significativas en diámetro en ningún tratamiento ni en sus combinaciones, por lo que las inoculaciones no causaron efecto en esta variable. El diámetro de los frutos se mantuvo en un rango de 15.93 - 17.39 mm, estos valores son ligeramente superiores a los encontrados por Mendoza *et al.* (2012), quienes obtuvieron valores promedio de 14.5 mm en frutos de *P. peruviana* L., pero se encuentra dentro del diámetro registrado por Fisher *et al.* (2014), quienes encontraron un rango del

diámetro de frutos de 12.5-25 mm, conforme a la norma para el consumo de uchuva en fresco (CODEX STAN 226-2001) modificada en 2011, los diámetros obtenidos en los frutos, los clasificarían como calibre A (15-18 mm).

Ramadan (2011) indicó que las frutas contienen aproximadamente el 15% de sólidos solubles, con fructosa como el azúcar principal. Los sólidos solubles totales, expresados como grados °Brix (°Brix) no presentaron diferencias significativas a un nivel de ( $P \geq 0.05$ ), como se muestra en la Figura 2. Los mayores °Brix fueron observados en el tratamiento A2B1 con 18.83 °Brix, en contraste el tratamiento con menos °Brix (17.29) fue A2B3, en cualquiera de los tratamientos y sus combinaciones se obtuvieron valores superiores a los reportados por Gastelum-Osorio, *et al.* (2013), quienes encontraron un rango de 12.30 a 16.90 °Brix con soluciones nutritivas al 25, 50, 75 y 100%, mientras Quevedo *et al.* (2015), reportaron un promedio de 15.83 a 16.28 °Brix en plantas de uchuva cultivadas en suelo y a campo abierto.

De acuerdo con las normas de comisión del Codex Alimentarius (2001) y modificada en 2011, los frutos deben de presentar un mínimo de 14 °Brix para ser comercializados. Por lo tanto, los frutos producidos en este experimento presentaron valores de sólidos solubles por arriba del mínimo para su mercado.



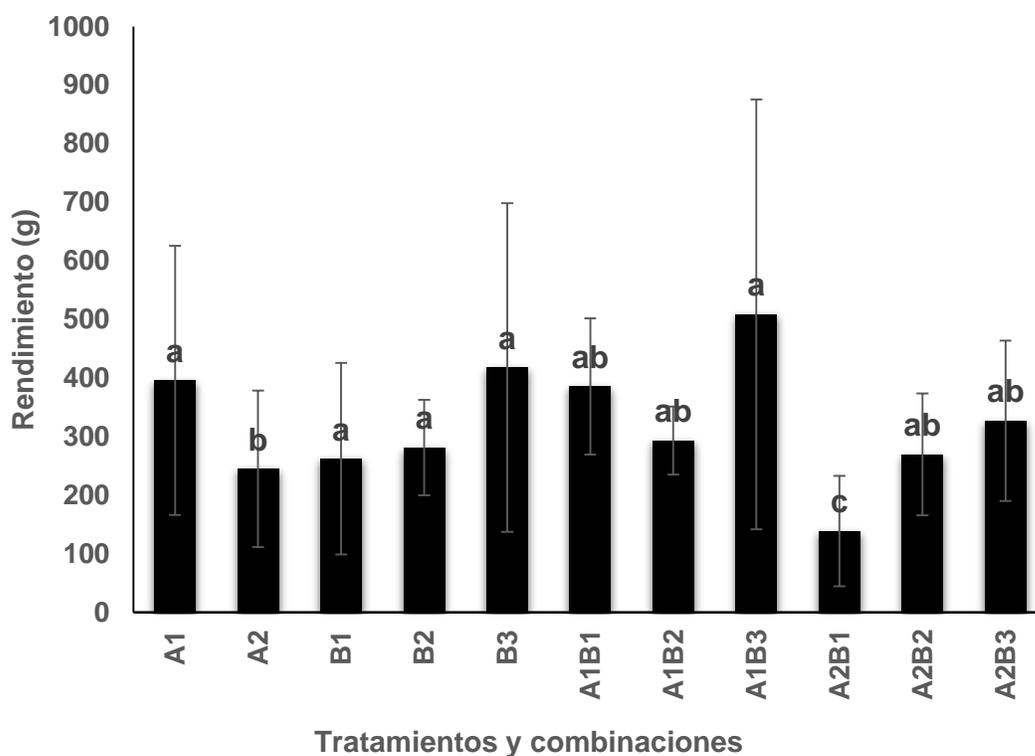
**Figura 2. Número de frutos, diámetro y sólidos solubles totales (grados Brix) obtenidos de cinco cosechas en *Physalis peruviana* L.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*; B1: solución nutritiva al 50%; B2: solución nutritiva al 100%; B3: solución nutritiva al 150% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Las plantas sin inocular fueron estadísticamente superiores a las plantas inoculadas Figura 3, mientras que las soluciones nutritivas no mostraron diferencias significativas en rendimiento, para el caso de las combinaciones entre tratamientos se presentó que las plantas sin inocular con la SN al 150% obtuvieron el mayor rendimiento (508.8 g/planta), por su parte las plantas inoculadas y regadas con la solución al 50% presentaron el rendimiento más bajo (139 g/planta), en lo que respecta a las demás combinaciones la respuesta fue similar entre ellas.

Las plantas que se inocularon presentaron disminución en rendimiento de 38.06% en comparación a los testigos, resultados similares presentaron Mayorca-Cubillos *et al.* (2019) quienes encontraron una disminución del 41.32% entre plantas de *P. peruviana* L. que crecieron con una alta presión del patógeno y sin presencia del mismo. Enespa y Dwivedi (2014) mencionaron que la enfermedad causa

pérdidas entre 21 y 47% en cultivos a libre exposición y bajo cubierta. Los resultados obtenidos en el tratamiento A1 (395.97 g/planta) son ligeramente más bajos a los reportados por Quevedo *et al.* (2015), donde obtuvieron un rendimiento en campo abierto de (460.42 g/planta) usando una distancia entre planta y surco de 1x1 m, pero si analizamos el comportamiento de las combinaciones los resultados reportados por García *et al.* (2015), son inferiores a los encontrados en el tratamiento (A1B3) donde el rendimiento fue de 508.8 g/planta.

De acuerdo con los datos obtenidos (párrafo anterior), el uso de una SN concentrada produjo mayor rendimiento, pero también los costos de producción se elevan, por lo cual es necesario realizar un análisis de costo-beneficio para cerciorarse de que el cultivo sea redituable dependiendo de la SN que se maneje.



**Figura 3. Rendimiento de frutos (g/planta) obtenidos de cinco cosechas en *Physalis peruviana* L.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*; B1: solución nutritiva al 50%; B2: solución nutritiva al 100%; B3: solución nutritiva al 150% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

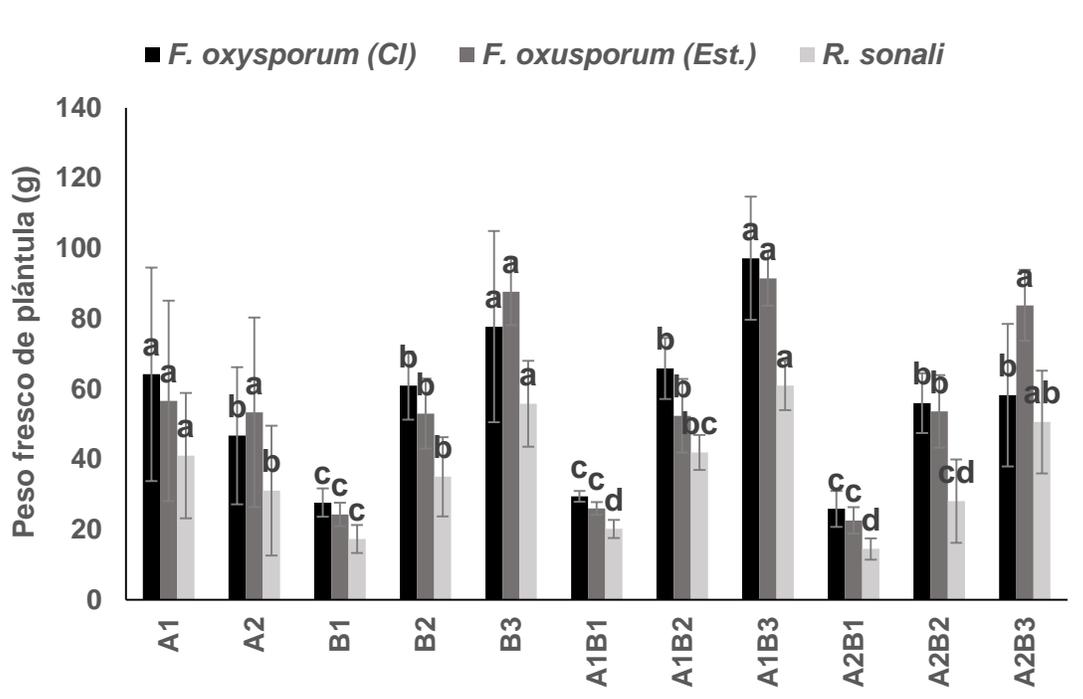
### **Peso fresco y peso seco en plántulas de *Physalis peruviana* L.**

En la Figura 4 se observaron diferencias significativas en los tratamientos ( $P \leq 0.05$ ). Las plántulas con presencia de *R. solani* (31.04 g) y *F. oxysporum* en sustrato desinfectado para este último patógeno (46.69 g), tienen menor acumulación de biomasa que sus testigos (41.2 y 64.16 g, respectivamente), resultados similares reportaron Cuellar *et al.* (2011) quienes al evaluar el efecto de las inoculaciones de *F. oxysporum* y *R. solani* en plantas de malanga (*Xanthosoma sagittifolium* L.) a los 30 ddt encontraron una disminución de la masa fresca del follaje de 52.80% para plantas con *F. oxysporum* y 38.92% con *R. solani* respecto al testigo. Reyes *et al.* (2010) no encontraron diferencias en el número de hojas en plantas de nogal pecanero (*Carya illinoensis* W.) sometidas a diferentes gradientes de NaCl (0, 750, 1000 y 1250 ppm), lo anterior indica que el estrés ocasionado en plantas por la presencia de patógenos provoca una reducción en la acumulación de biomasa mayor a la disminución que genera el estrés por factores bióticos, pero esto dependerá de la cantidad de este último factor.

El uso de las soluciones nutritivas generó diferencias significativas en los tres tratamientos. Por lo cual conforme aumenta la concentración de la SN, aumenta la acumulación de biomasa, esto indica que la mayor concentración nutrimental favorece el aumento del peso fresco en plántulas. Aguilar-Carpio *et al.* (2018), muestran resultados similares al evaluar el área foliar (AF) por día en plantas de *Physalis peruviana* L. con soluciones nutritivas al 50, 100 y 150% obtuvieron mayor AF con el uso de la solución concentrada ( $1.21 \text{ cm}^2 \text{ d}^{-1}$ ) en comparación a las soluciones de 100% ( $1.05 \text{ cm}^2 \text{ d}^{-1}$ ) y 50% ( $0.90 \text{ cm}^2 \text{ d}^{-1}$ ).

La mayor acumulación de biomasa en las combinaciones con las inoculaciones de *R. solani* y *F. oxysporum* en tezontle esterilizado y desinfectado fue el tratamiento A1B3, donde el rango promedio en peso de la planta se mantuvo entre 60.97 a 97.2 g planta. Gastelum-Osorio *et al.* (2018) indicaron que para el cultivo de *P. peruviana* L. a medida que aumenta la concentración de la SN la concentración de N es mayor en las hojas del cultivo, por ello la mayor biomasa la registró el uso de la SN al 75%. Por el contrario, el menor peso en las tres inoculaciones se registró en los tratamientos A1B1 y A2B1, donde se observó que

el uso de la SN al 25% con o sin la presencia de los patógenos generó menor acumulación de biomasa. Peil y Galvez (2012) mencionan que la fotosíntesis, respiración y transpiración influyen en la distribución de biomasa entre órganos y el rendimiento del fruto. La maquinaria fotosintética requiere más de la mitad del N foliar, la fotosíntesis será afectada por la disponibilidad de N Corrales-González *et al.* (2016), lo anterior explica por qué con el uso de la SN al 25% se obtuvo la menor acumulación de biomasa, aun siendo una SN completa no cubrió la demanda necesaria de nutrientes para este cultivo lo que generó deficiencias de los elementos es especial del N el cual está íntimamente relacionado con la generación de área foliar.



**Figura 4. Peso fresco obtenido en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*. A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).**

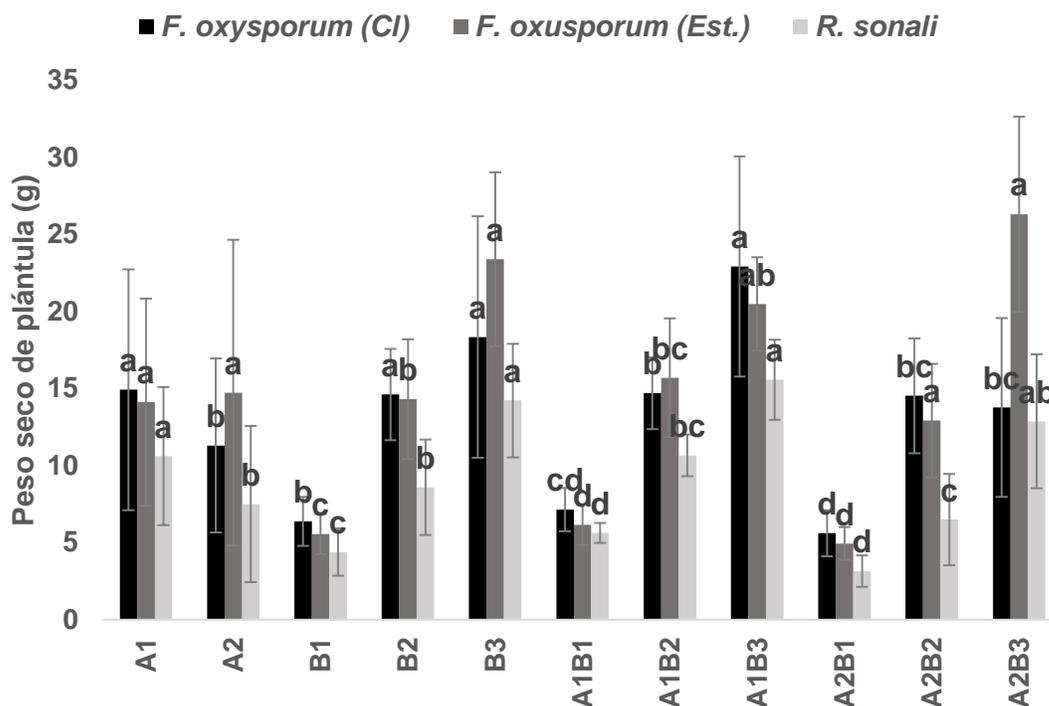
En algunos tratamientos (Figura 5) la tendencia fue similar a la que siguieron en peso fresco, donde los testigos generan mayor acumulación de materia seca en comparación a las plántulas inoculadas. Respecto a las soluciones nutritivas, la

mayor acumulación de biomasa la presentó la SN al 75% (B3), en tanto, las mejores combinaciones resultaron ser A1B3 y A2B3 las cuales muestran que independientemente si el patógeno está presente o no en la plántula mientras se mantenga el riego con la solución al 75%, la acumulación de biomasa es mayor.

El peso seco de las plántulas inoculadas con *R. solani* y *F. oxysporum* sp. *physali* trasplantadas en tezontle desinfestado para este último Figura 5 muestran menor acumulación de biomasa en comparación con las plántulas que no se inocularon, estos resultados coinciden con los obtenidos por Villarreal *et al.* (2014), quienes encontraron una disminución significativa del 20% en el peso seco de las hojas de *Physalis peruviana* L. inoculadas con *F. oxysporum*. Villarreal-Navarrete *et al.* (2017) informaron una reducción en la acumulación de materia seca, área foliar, longitud de raíz y distribución de la materia seca en *Physalis peruviana* L. inoculadas con *F. oxysporum* bajo condiciones de anegamiento. En otras especies como en jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) y pepino (*Cucumis sativus*), Ghaemi *et al.* (2010) y Zhou *et al.* (2017) mencionan que algunos de los síntomas en las plantas infectadas con el patógeno tienen características como; bajo crecimiento, disminución del área foliar y menor acumulación de materia seca.

Respecto a las soluciones nutritivas la producción de materia seca por planta incrementó en función del aumento en la concentración de la solución nutritiva y presentó mayor acumulación de materia seca en las plantas regadas con la SN al 75%, similar a los resultados obtenido por Aguilar-Carpio *et al.* (2018), quienes reportan una mayor producción de materia seca por planta por día (0.39 g) con la solución al 150%, de igual manera Sabino-López *et al.* (2016) quienes trabajaron con soluciones al 50, 100 y 150% en plantas de *Physalis peruviana* L. obtuvieron una producción de materia seca por planta por día y (0.17, 0.25 y 0.39 g), respectivamente. Esta diferencia en peso seco entre soluciones puede atribuirse a una mayor disponibilidad y aprovechamiento de los nutrientes (Aldana *et al.*, 2014). Martínez *et al.* (2009) indican que cuando las plantas presentan una deficiencia de N y K presentan menor acumulación de biomasa, esto va acorde a los resultados obtenidos con el uso de la SN al 25% donde al no ser una solución suficiente las

plántulas pueden tener deficiencias nutrimentales de todos los nutrientes y por consiguiente generó disminución en la acumulación de biomasa.



**Figura 5. Peso seco obtenido en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*. A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).**

### Variables fisiológicas

Chen *et al.* (2010) mencionan que las plantas expuestas a un estrés por sequía o salinidad, expresan respuestas fisiológicas, bioquímicas y moleculares similares, como puede ser, cierre estomático y decrecimiento de la tasa de intercambio gaseoso, acumulación de osmolitos, regulaciones de los sistemas enzimáticos y cambios en sus hormonas. Para este experimento las inoculaciones con patógenos generaron un estrés hídrico por la forma de infección y colonización de los hongos en la planta.

El análisis de varianza no detectó diferencias significativas en la tasa fotosintética en plantas en producción para ningún tratamiento (Figura 6), aquí se registraron las lecturas más bajas (3.96 a 6.23 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) comparadas con las obtenidas en plántula esto concuerda con lo mencionado por Salazar *et al.* (2008) quienes indican que, en *P. peruviana*, la tasa de asimilación neta disminuye al avanzar el ciclo del cultivo.

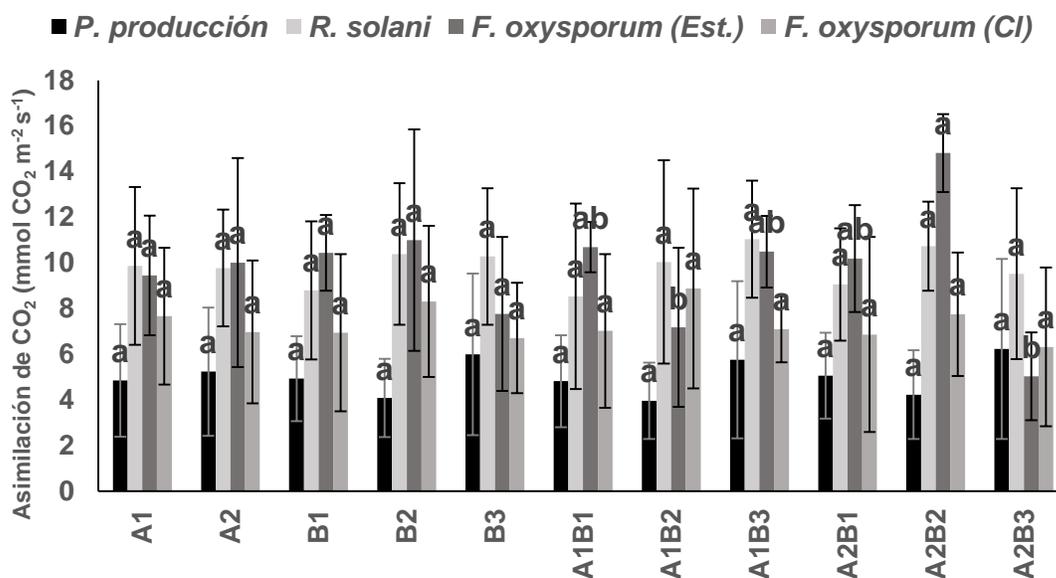
Resultados similares se obtuvieron en plántulas inoculadas con *R. solani* y *F. oxysporum* trasplantadas en sustrato desinfectado para este último, donde no presentan diferencias significativas. Sedano-Castro *et al.* (2011) reportaron resultados afines al evaluar tres niveles de N y tres de K (150, 240 y 330; 90, 120 y 150 kg ha<sup>-1</sup>, respectivamente) en calabacita (*Cucurbita pepo* L.) en producción y no encontraron diferencias significativas entre tratamientos, lo anterior sugiere que las plantas aún bajo deficiencia de algún elemento y en presencia del patógeno son capaces de lograr una alta tasa de asimilación. En el caso de las plántulas inoculadas con *F. oxysporum* y trasplantadas en tezontle esterilizado presentaron diferencias a nivel de combinaciones, mostrando que las plántulas que se inocularon y regaron con la SN al 50% (A2B2), resultaron tener la más alta tasa fotosintética (14.82 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

Chekali *et al.* (2011) indicaron que las plantas frente al ataque de *F. oxysporum* producen gomas para evitar el avance de la enfermedad evitando el ascenso de agua y nutrientes por los vasos xilemáticos, esto provoca un estrés hídrico por déficit de agua. Por su parte, Gawehns *et al.* (2015), mencionan que *F. oxysporum* al obstruir el xilema de las plantas, genera déficit de agua en las hojas y bajas propiedades de intercambio de gases (conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis), de acuerdo a los resultados obtenidos en tasa fotosintética las mediciones entre plantas inoculadas y testigos fueron similares, esto nos indica que el patógeno no causó daño en el aparato fotosintético de la planta.

Los valores obtenidos en los testigos de plántulas fueron de 7.67 a 9.87 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, resultados inferiores a los reportados por Rojas *et al.* (2016), quienes evaluaron la respuesta al intercambio de gases en plantas de *Physalis peruviana* L. con tratamientos como; la eliminación de hojas fuente del fruto, o el capacho, o el

fruto y encontraron que la mayor tasa de fotosíntesis la registro el tratamiento donde no se le eliminó ninguna parte a la planta ( $12.2 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

En cuanto a las soluciones nutritivas las mayores lecturas se registraron con el uso de la SN al 50% para los tres tratamiento en plántulas, con un rango de 8.31 a  $10.99 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , datos similares reportó Roveda-Hoyos y Moreno-Fonseca, (2019), quienes evaluaron la respuesta fisiológica y antioxidante en plántulas de *Physalis peruviana* L. con cinco niveles de fósforo (P) (0, 6, 12, 25 y 50 mg de  $\text{P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ ) en suelo y obtuvieron que los tratamientos P25 y P50 registraron las mayores mediciones ( $10 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $10.54 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), respectivamente, por lo que podemos deducir que una planta con la cantidad óptima de nutrientes realiza adecuadamente sus funciones fisiológicas y cuando presentan una deficiencia o exceso de algún elemento se ve afectado alguno de sus procesos normales.



**Figura 6. Asimilación de CO<sub>2</sub> medida en plantas en producción y plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (CI) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*. A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).**

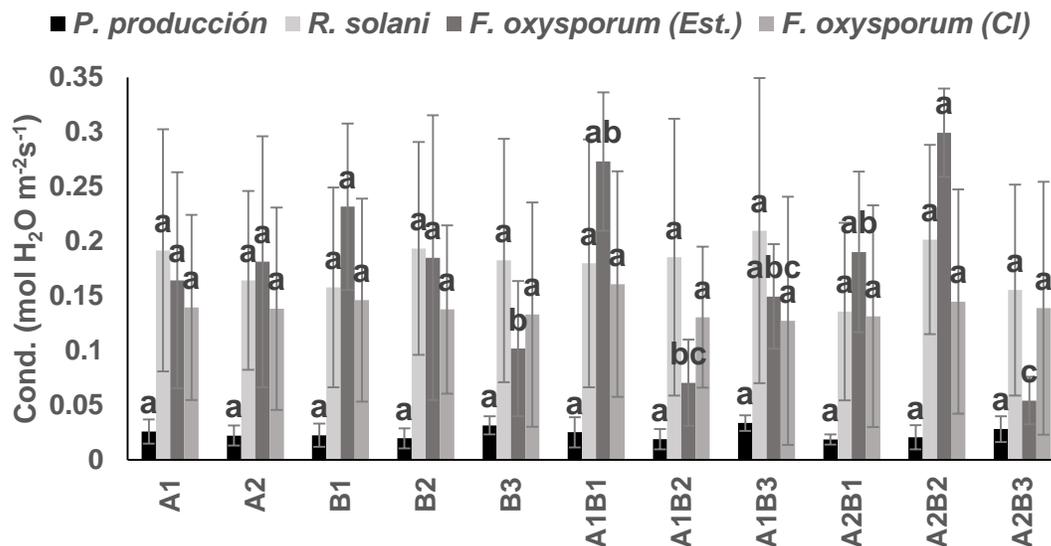
La Figura 7 muestra la disminución de la conductancia estomática en plantas en producción, donde sus mediciones no muestran diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ), resultados similares reportaron García *et al.* (2018) quienes al medir la conductancia estomática en jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), el cultivo mostró una tendencia de decremento de esta variable a través del desarrollo de las plantas. La tendencia de los resultados en plántulas inoculadas con *R. solani* y *F. oxysporum* con sustrato desinfestado para este último patógeno, a pesar de registrar valores mucho más altos a los obtenidos en plantas en producción no generaron diferencias en los tratamientos. Taiz y Zeiger (2006) mencionan que la determinación de conductancia y resistencia estomática indican el estado hídrico de la planta ante una situación de estrés, debido a que los resultados obtenidos en los tratamientos antes mencionados fueron similares entre sí, sugiere que la presencia de los patógenos no generó estrés hídrico en la planta, porque no provocaron daños en la raíz que disminuyera la absorción de agua y nutrientes de la solución.

Para el sustrato esterilizado con presencia de *F. oxysporum*, se obtuvieron diferencias a nivel de soluciones nutritivas, la SN 75% (B3) resultó tener valores menores que la SN 25%. En este caso, conforme aumentó la concentración de la SN disminuyó la conductancia estomática, probablemente con la SN al 75% por tratarse de plántulas, estas sufrieron algún estrés por presentar una CE alta y se vio reflejado en una disminución en los procesos fotosintéticos. Por último, la combinación con la mayor lectura en conductancia estomática la registró A2B2 ( $0.2995 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), estos resultados concuerdan con los obtenidos por García *et al.* (2018) quienes reportaron un incremento en la conductancia estomática del 11% a los 23 ddt en plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) asperjadas con un elicitador e inoculadas con *F. oxysporum* con respecto al testigo.

Roveda-Hoyos y Moreno-Fonseca (2019) evaluaron la respuesta fisiológica y antioxidante en plántulas de *Physalis peruviana* L. con cinco niveles de fósforo (P) (0, 6, 12, 25 y 50 mg de  $\text{P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ ) en suelo y obtuvieron los mejores resultados de conductancia en el tratamiento P25 ( $0.202 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), este dato se encuentra dentro del rango de las mediciones obtenidas en este experimento para los tratamientos que mostraron diferencias: B1 ( $0.2317 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y B2 ( $0.1850 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), lo

cual indica que para este cultivo en específico, una SN con el 25% de los nutrientes no altera los procesos de intercambio de gases porque no genera deficiencias marcadas de algún elemento.

De igual forma Morales *et al.* (2012) mostraron en plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) sometidas a estrés por salinidad, el comportamiento fue similar entre plantas que no recibieron NaCl en la SN y las que recibieron de manera paulatina cada cuatro días, esto refleja que si la planta es sometida a un estrés por cortos periodos de tiempo puede tener una capacidad de adaptación sin modificar sus funciones fisiológicas, comportamiento que se aprecia en la parte de este experimento.



**Figura 7. Conductancia estomática (Cond.) medida en plantas en producción y plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

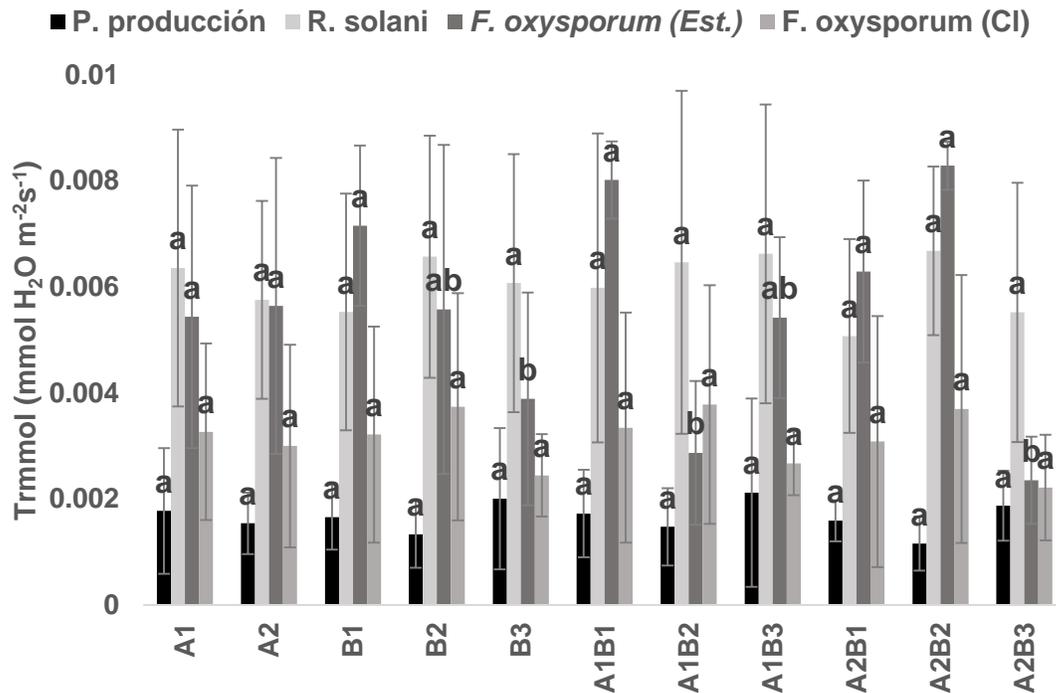
La transpiración en plantas en producción fue similar al que presentaron con la variable conductancia, donde sus mediciones no muestran diferencias significativas entre tratamientos y resultaron ser las lecturas más bajas al comparar con los datos obtenidos en plántulas ( $P \geq 0.05$ ) Figura 8. De la misma forma las

plántulas inoculadas con *R. solani* no mostraron diferencias entre tratamientos aun con resultados superiores a los obtenidos en producción, estos datos no concuerdan con los obtenidos por Rodríguez-Sauceda *et al.* (2019) quienes reportaron en plantas de mezquite (*Prosopis laevigata* L.) una disminución de la transpiración al someterlas a estrés por salinidad, indicando que la salinidad afecta la respiración en mayor medida que la sequía.

El uso de las soluciones nutritivas Figura 8 no generó diferencias significativas en ninguno de los tratamientos mencionados anteriormente, para el caso del tratamiento B1 al ser una SN con un cuarto de los nutrientes que una planta adulta demanda no creó un detrimento considerable en la tasa de transpiración debido probablemente a que los niveles de los elementos no fueron lo suficientemente bajos como para generar esta reacción. Este resultado concuerda con los obtenidos por Novoa *et al.* (2018), quienes al trabajar con Boro (B) al 50, 100 y 150% de la fertilización en aguacate (*Persea americana*, cv. Hass) encontraron que a los 150 ddt no muestran diferencias significativas entre tratamientos B50, B100 y B150.

Por otra parte, las plantas inoculadas con *F. oxysporum* en ambos sustratos (desinfestado y esterilizado) no mostraron diferencias respecto al testigo (A1), sin embargo, al comparar los resultados obtenidos con base en las soluciones nutritivas se observa que la lectura mayor en transpiración de la planta se logró con el uso de la SN al 25%, esto puede ser explicado por lo que indica Gastelum-Osorio *et al.* (2013), que la planta de uchuva crece, desarrolla y fructifica de forma adecuada con la solución nutritiva Steiner al 50 y 75% de concentración, pero como la evaluación de esta parte del experimento se realizó en plántula, los requerimientos de nutrientes fueron menores. Mientras el uso del sustrato desinfestado no generó diferencias en sus combinaciones, en el sustrato esterilizado la más alta transpiración se registró en los tratamientos A1B1, A2B1 y A2B2 Figura 8. Con los datos obtenidos en esta variable resumimos que no es necesario el uso de una SN concentrada, primero porque genera mayores gastos en insumos y segunda, porque al presentar un exceso de los elementos requeridos por la planta provocará alteraciones negativas en sus procesos fisiológicos, como lo mencionan Farhat *et*

al. (2013), en plantas de girasol (*Helianthus annuus*), donde se establece que tanto por efecto del exceso K como por el efecto de deficiencia de Mg, pueden ocurrir alteraciones en la tasa de transpiración.



**Figura 8. Transpiración (Trmmol) medida en plantas en producción y plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro (CI) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

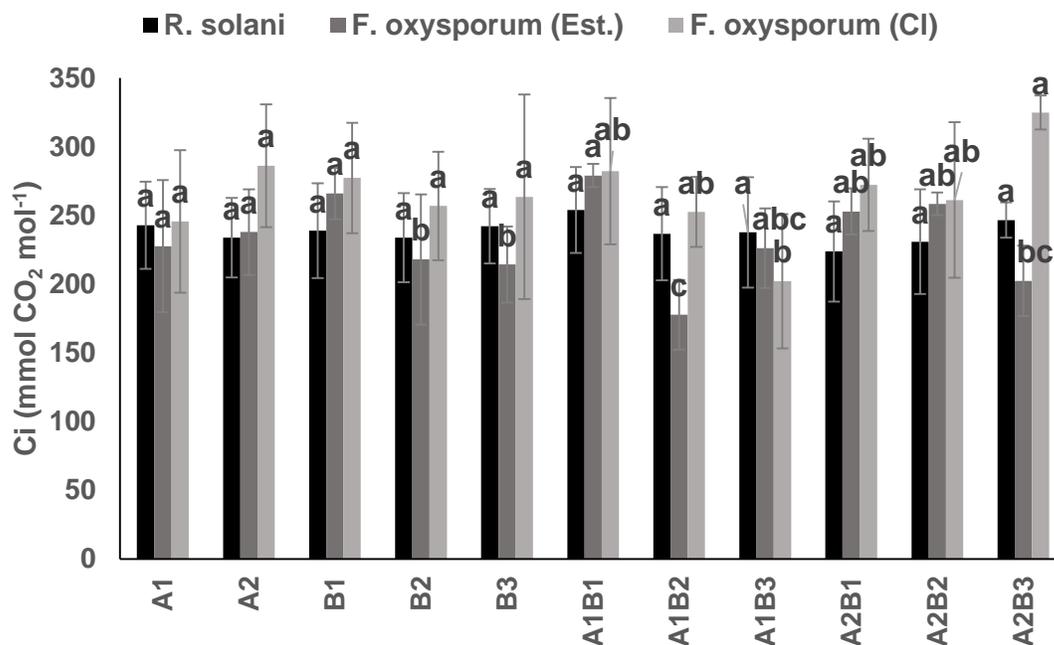
El comportamiento de las plántulas inoculadas con *R. solani* respecto al carbono intercelular Figura 9 fue similar en todos sus tratamientos sin generar diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ). En cambio, las plántulas inoculadas con *F. oxysporum* mostraron diferencias entre tratamientos con soluciones nutritivas y sus combinaciones. El trasplante realizado en tezontle esterilizado generó el mayor Ci con el uso de la SN al 25% y por consiguiente dio como resultado la mejor combinación el tratamiento A1B1, esto sugiere que al tratarse de plántulas la SN al 25% es suficiente para solventar las demandas nutrimentales del cultivo, sin afectar el intercambio de gases de la planta, en contraparte, las plántulas trasplantadas en

sustrato desinfectado no muestran diferencias a nivel de soluciones nutritivas pero si a nivel de combinaciones donde el tratamiento A2B3 resultó tener mayor Ci. Las inoculaciones con los dos patógenos en los diferentes sustratos no generaron diferencias en las mediciones de Ci respecto a sus testigos.

Tholen y Zhu (2011) mencionan que el Ci es un factor fisiológico que influye en la captura de carbono por las plantas, el cual es un fuerte regulador de la apertura estomática, de esta depende tanto la transpiración como la fotosíntesis, en este experimento las inoculaciones con *R. sonali* y *F. oxysporum* en sustrato desinfectado, no presentaron diferencias en los procesos fisiológicos de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración lo que indica que los niveles de Ci no fueron afectados por la presencia de los patógenos ni por la concentración de las soluciones nutritivas.

Tominaga *et al.* (2018) indicaron que el aumento de Ci se asocia comúnmente con una menor restricción estomatal de las plantas y favorece la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, en este caso las plántulas inoculadas con *F. oxysporum* y trasplantadas en tezontle esterilizado muestran la mayor tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en el tratamiento A2B2 (Figura 6) y por consecuencia registraron menor Ci (258.44 mmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>) como se puede observar en la Figura 9, aquí se muestra la relación directa entre estos procesos fisiológicos.

Nava *et al.* (2009) indicaron que el valor de Ci en plantas C3, depende de la demanda de CO<sub>2</sub> en cloroplastos de la hoja y de la tasa de suministro de CO<sub>2</sub> al interior de la hoja, y ésta determinada a su vez por la conductancia estomática, por consiguiente, entre mayor conductancia haya mayor disponibilidad de Ci en los espacios intercelulares de la planta, esto concuerda con las correlaciones obtenidas en las inoculaciones con *F. oxysporum* en sustrato esterilizado (Cuadro 8) donde el Ci muestra una correlación alta y positiva con las variables de fotosíntesis ( $r= 0.62$ ), conductancia estomática ( $r= 0.83$ ) y transpiración ( $r= 0.87$ ).



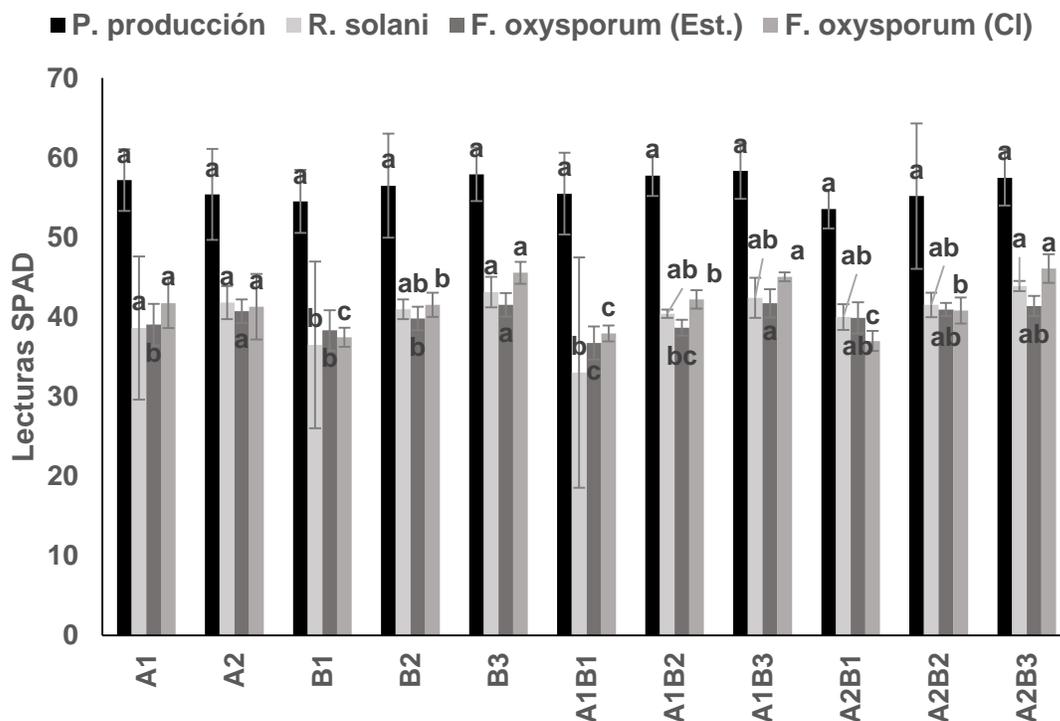
**Figura 9. CO<sub>2</sub> intercelular (Ci) medida en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro (Cl) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Las lecturas SPAD Figura 10 mostraron resultados contrastantes, debido a que los datos más altos fueron obtenidos en plantas en producción y no en plántulas como se espera, resultados similares reportaron Franco y Ramírez (2019) quienes observaron un incremento ascendente en las lecturas SPAD conforme al desarrollo de las plantas en sorgo (*Sorghum vulgare* L.), por otro lado, Ribeiro da Cunha *et al.* (2015) mencionan que debido a que la medición de las lecturas SPAD se realiza en las hojas, los valores de las unidades son mayores durante el inicio del desarrollo vegetativo, momento en el cual la planta se encuentra en la plenitud del proceso fotosintético, aun con lecturas altas, las plantas en producción no presentaron diferencias significativas entre tratamientos ( $P \geq 0.05$ ).

Por su parte las mediciones obtenidas en plántulas mostraron diferencias entre tratamientos, para el caso del trasplante en sustrato estéril con presencia de *F. oxysporum* se logró mayor lectura SPAD que en el testigo, por lo que es probable que las concentraciones de nitrógeno hayan aumentado debido a los metabolitos

secundarios que la planta produce como mecanismo de defensa inducida, dentro de los que se encuentran terpenos, fenilpropanoides y alcaloides, estos últimos son compuestos nitrogenados. La mejor combinación resultó ser el tratamiento A1B3. Mientras tanto, las plántulas inoculadas con *R. sonali* y *F. oxysporum* trasplantadas en sustrato desinfectado para este último hongo, no hubo diferencias respecto a los testigos, pero si generaron efecto en las combinaciones. En este sentido el mejor tratamiento fue A2B3 para el primer patógeno y A2B3 y A1B3 para el segundo. En todos los tratamientos en plántulas respecto a las soluciones nutritivas las mayores lecturas SPAD las mostró el uso de la solución al 75% donde se encontró el mayor grado de “verdor” respecto a las soluciones al 50 y 25%.

Antúñez-Ocampo *et al.* (2016) evaluaron el efecto de las proporciones de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  (0:100, 25:75 y 50:50, respectivamente) en plantas de *Physalis peruviana* L., y no encontraron diferencias significativas en las lecturas SPAD en todo el ciclo pero reportaron que los valores máximos de las lecturas se alcanzaron en plantas tratadas exclusivamente con nitrato (0/100), en comparación a las tratadas con amonio, además mostraron que después de los 90 ddt las lecturas SPAD fueron inferiores a las obtenidas en los muestreos anteriores, lo anterior indica que conforme las plantas entran a la etapa de producción el verdor de sus hojas disminuye debido a que el N lo destinan a procesos productivos. Ribeiro *et al.* (2015) valoraron la respuesta de plantas de *Lisianthus* en función a seis dosis de N en forma de nitrato de amonio (50, 100, 150, 200, 250 y 300 mg maceta<sup>-1</sup>) en ambiente protegido y encontró que las curvas de las lecturas SPAD presentaron una tendencia de decrecimiento e indicaron que las mayores datos se obtienen cuando la planta está en el inicio del desarrollo vegetativo, esto no se cumplió en este experimento porque las plántulas muestran menor grado de “verdor” que las plantas en producción.



**Figura 10. Lecturas SPAD medidas en plantas en producción y plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfestado con cloro (CI) y tezontle esterilizado con agua caliente e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani*. A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas; B1: solución nutritiva al 25%; B2: solución nutritiva al 50%; B3: solución nutritiva al 75% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).**

El análisis de varianza no detectó diferencias significativas entre plantas inoculadas y su testigo ( $P \geq 0.05$ ) en la medición de CE (Cuadro 3); en contraste, las soluciones nutritivas y las combinaciones entre tratamientos presentaron diferencias. Los resultados obtenidos con el uso de la SN al 100 y 150% fue similar, mientras, la SN al 50% mostró una CE menor. El comportamiento de las combinaciones mostró la CE más alta con los tratamientos A1B3 y A2B3.

La CE en plantas sin la presencia del patógeno fue de 5.54 dS/m, resultados cercanos reportaron Martín-Hernández *et al.* (2012) en frutos de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) producido en hidroponía y tezontle como sustrato en cuatro tamaños de partículas (3-5, 5-10, 10-20 y 20-30 mm de diámetro), quienes registraron una CE entre 5.08 a 5.46 dS/m en sus tratamientos. La lectura más alta de CE la registró el uso de la SN al 150%. Saure (2001) menciona que la salinidad aporta efectos benéficos sobre la calidad del fruto en jitomate, pero su manipulación

debe ser cuidadosa por ser un fruto climatérico altamente perecedero. De acuerdo con su tasa respiratoria la uchuva es considerada un fruto climatérico que presenta un claro incremento de la producción de etileno durante la etapa de maduración (Gutiérrez *et al.*, 2008). Con lo anterior concluimos que la SN al 150% favoreció el aumento de la CE en frutos, pero su uso puede resultar contraproducente porque la uchuva es un fruto climatérico y su vida de anaquel podría disminuir.

Las mediciones de pH no mostraron diferencias significativas entre tratamientos, el rango del pH se mantuvo entre 3 a 5.5, lo que indica que se trata de un fruto con características ácidas, los datos obtenidos concuerda con los reportados por Mendoza *et al.* (2012) quienes reportaron un pH de 3.72 en frutos de *P. peruviana* L. Martínez *et al.* (2008) no encontraron diferencias significativas en el pH de frutos de uchuva con deficiencia de un elemento en la SN, los valores encontrados oscilaron de 3.5 a 3.7, donde las deficiencias nutrimentales conservaron la acidez de los frutos. Por su parte, Gastelum-Osorio *et al.* (2018) quienes trabajaron con soluciones nutritivas al 25, 50, 75 y 100% en plantas de *P. peruviana* L. no encontraron diferencias significativas entre tratamientos. Duran (2009) menciona un pH promedio en frutos maduros de uchuva de 3.7. Analizando los datos reportados de pH en frutos de *P. peruviana* L. se concluye que la concentración de la SN o la falta de un elemento en ésta no causa efecto en el pH de los frutos maduros.

**Cuadro 3. Conductividad eléctrica y pH obtenidos en cinco cosechas en frutos de *Physalis peruviana* L.** A1: plantas sin inocular; A2: plantas inoculadas con *F. oxyporum* sp. *physali*; B1: solución nutritiva al 50%; B2: solución nutritiva al 100%; B3: solución nutritiva al 150% y sus posibles combinaciones entre tratamientos. Valores con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Tratamiento	Conductividad eléctrica (dS/m)	pH
A1	5.540±1.15 a	3.67±0.65 a
A2	5.236±1.44 a	3.87±0.66 a
B1	4.224±0.73 b	3.43±0.41 a
B2	5.591±1.15 a	3.85±0.61 a
B3	6.349±0.96 a	4.03±0.79 a
A1B1	4.486±0.60 ab	3.38±0.33 a
A1B2	5.830±1.110 ab	3.69±0.52 a
A1B3	6.304±0.91 a	3.94±0.95 a
A2B1	3.962±0.82 b	3.48±0.51 a
A2B2	5.352±1.27 ab	4.00±0.69 a
A2B3	6.394±1.12 a	4.12±0.70 a

### Correlación entre Variables

#### Variabes de calidad

Las variables de calidad (Cuadro 4) que correlacionaron positivamente, fueron diámetro del fruto ( $r= 0.50$ ) con número de frutos, peso ( $r= 0.94$ ) y rendimiento ( $r= 0.45$ ). El número de frutos correlacionó positiva y significativamente con rendimiento ( $r= 0.96$ ), peso ( $r= 0.34$ ) y diámetro ( $r=0.50$ ), lo cual indica que, a mayor número de frutos y peso de estos, mayor será el rendimiento por planta. Por su parte, el peso correlacionó positivamente con el número de frutos ( $r= 0.34$ ) y diámetro ( $0.94$ ), resultados similares mostraron Betancourt *et al.* (2008) quienes encontraron una alta correlación entre peso del fruto con cáscara, peso del fruto sin cáscara, los diámetros ecuatoriales y polares en plantas de *P. peruviana* L. Por último, el rendimiento presentó correlación positiva con el número de frutos ( $r= 0.95$ ) y diámetro ( $r= 0.45$ ). Esta última correlación muestra que a mayor número de frutos mayor será el rendimiento. Las correlaciones positivas entre estos caracteres dejan claro que variables son importantes en el rendimiento: diámetro de los frutos, número de frutos y peso de los mismos.

**Cuadro 4. Coeficientes de correlación en las variables de calidad medidas en cinco cosechas en frutos de *Physalis peruviana* L.**

Variables	No. frutos	Diámetro	Firmeza	Sólidos solubles totales	Peso
Diámetro	0.49979				
	0.0019				
Firmeza	-0.08197	0.17248			
	0.6346	0.3145			
Sólidos solubles totales	-0.16198	-0.41760	-0.20048		
	0.3452	0.0113	0.2410		
Peso	0.33810	0.94127	0.25502	-0.43431	
	0.0437	<.0001	0.1333	0.0081	
Rendimiento	0.95500	0.45140	-0.07707	-0.13720	0.29712
	<.0001	0.0057	0.6551	0.4249	0.0784

Por otro lado, los sólidos solubles totales (SST) correlacionaron de manera negativa con el diámetro del fruto ( $r = -0.42$ ) y peso ( $r = -0.43$ ), lo cual muestra que a mayor volumen del fruto menor concentración de SST por la dilución de los azúcares. En este caso es importante conocer el destino final del fruto; consumo en fresco o procesado, para tener en cuenta si se quieren frutos grandes con menor cantidad de azúcares o frutos con alta concentración de SST pero de menor tamaño (Cuadro 4).

### **Variables fisiológicas**

La asimilación de  $\text{CO}_2$  (Cuadro 5) correlacionó positivamente con conductancia estomática y transpiración en plantas en producción y plántulas, lo cual indica la relación estrecha que mantienen estas variables en el intercambio gaseoso de las plantas con el ambiente. Chaves *et al.* (2010) indican que la fuerte correlación curvilínea entre la fotosíntesis y la conductancia estomática encontrada en diversas situaciones es debida al cierre estomático, que constituye una de las primeras respuestas de la planta al estrés hídrico. Por su parte, Prieto *et al.* (2010)

mencionan que las plantas en respuesta a situaciones de estrés hídrico y ante un aumento del déficit de presión de vapor, regulan su nivel de transpiración controlando la apertura de las estomas, tratando de mantener el potencial de agua de los tejidos y la integridad del xilema.

**Cuadro 5. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plantas en producción de *Physalis peruviana* L.**

Variables	Asimilación de CO <sub>2</sub>	Conductancia estomática	Carbono intercelular	Transpiración
Conductancia estomática	0.68051			
	<.0001			
Carbono intercelular	-0.15008	0.32804		
	0.3969	0.0668		
Transpiración	0.67042	0.96857	0.39168	
	<.0001	<.0001	0.0266	
Lecturas SPAD	0.03516	0.15461	0.03735	0.20924
	0.8435	0.3982	0.8339	0.2504

El peso fresco y seco (Cuadros 6, 7 y 8) mostró una correlación positiva y significativa en plántulas inoculadas con *R. solani* ( $r= 0.96$ ), *F. oxysporum* en tezontle desinfectado ( $r=0.93$ ) y *F. oxysporum* en tezontle esterilizado (0.80), esto concuerda con lo mencionado por Juárez-Maldonado *et al.* (2015) quienes indican que el peso fresco está directamente correlacionado con el peso seco.

**Cuadro 6. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle esterilizado e inoculadas con *R. solani*.**

Variables	Peso fresco	Peso seco	Lecturas SPAD	Asimilación de CO <sub>2</sub>	Conductancia estomática	Transpiración
Peso seco	0.95535					
	<.0001					
Lecturas SPAD	0.31049	0.28950				
	0.0653	0.0868				
Asimilación de CO <sub>2</sub>	0.16016	-	0.19785			
	0.5255	0.07598	0.4313			
		0.7645				
Conductancia estomática	0.11405	-	0.03329	0.91807		
	0.6523	0.11480	0.8957	<.0001		
		0.6501				
Transpiración	0.09688	-	0.02708	0.95319	0.98373	
	0.7022	0.12431	0.9151	<.0001	<.0001	
		0.6231				
Carbono intercelular	0.10782	0.02674	-	0.57621	0.76673	0.73625
	0.6702	0.9161	0.01084	0.0123	0.0002	0.0005
			0.9660			

**Cuadro 7. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle desinfectado con cloro e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*.**

Variables	Peso fresco	Peso seco	Lecturas SPAD	Asimilación de CO <sub>2</sub>	Conductancia estomática	Transpiración
Peso seco	0.92536					
	<.0001					
Lecturas SPAD	0.72394	0.68293				
	<.0001	<.0001				
Asimilación de CO <sub>2</sub>	0.04840	-	0.02080			
	0.8488	0.04240	0.9347			
		0.8673				
Conductancia estomática	-	-	-	0.84950		
	0.17072	0.21712	0.01438	<.0001		
	0.4982	0.3868	0.9548			
Transpiración	-	-	-	0.90893	0.75442	
	0.00878	0.02629	0.05226	<.0001	0.0003	
	0.9724	0.9175	0.8368			
Carbono intercelular	-	-	-	0.00540	0.25597	0.04915
	0.64029	0.51442	0.07432	0.9830	0.3053	0.8464
	0.0042	0.0289	0.7695			

**Cuadro 8. Coeficientes de correlación en las variables fisiológicas medidas en plántulas de *Physalis peruviana* L. trasplantadas en tezontle esterilizado e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali*.**

Variables	Peso fresco	Peso seco	Lecturas SPAD	Asimilación de CO <sub>2</sub>	Conductancia estomática	Transpiración
Peso seco	0.79726					
	<.0001					
Lecturas SPAD	0.50719	0.4301				
	0.0016	1				
		0.0088				
Asimilación de CO <sub>2</sub>	-0.20884	-	0.0534			
	0.4056	0.2781	6			
		1	0.8331			
		0.2638				
Conductancia estomática	-0.42608	-	-	0.87494		
	0.0779	0.4120	0.0589	<.0001		
		9	9			
		0.0893	0.8161			
Transpiración	-0.43570	-	-	0.88222	0.9737	
	0.0707	0.4799	0.0821	<.0001	0	
		8	4		<.0001	
		0.0438	0.7459			
Carbono intercelular	-0.41743	-	-	0.61719	0.8286	0.86929
	0.0848	0.5072	0.1908	0.0064	8	<.0001
		3	4		<.0001	
		0.0317	0.4481			

De acuerdo con los resultados obtenidos en este experimento podemos resumir los puntos más importantes. La concentración de la solución nutritiva y la inoculación con *F. oxysporum* sp. *physali* no influyeron en el peso del fruto, SST, diámetro y firmeza, pero si afectaron el rendimiento del cultivo y número de frutos. Se observó un incremento en la producción a medida que aumentó la concentración de la solución nutritiva. El intercambio gaseoso medido en plantas en la etapa de producción no mostró diferencias en asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración y CO<sub>2</sub> intercelular. Por su parte las plántulas trasplantadas en sustrato estéril e inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* presentaron diferencias estadísticas en las cuatro variables evaluadas.

Las inoculaciones con *F. oxysporum* sp. *physali* y *R. solani* interfirieron en la acumulación de peso fresco y seco respecto al testigo. El uso de las soluciones nutritivas al 25, 50 y 75% en plántulas afectó la acumulación de biomasa, mostrando una disminución significativa con la solución con 25%. Asimismo, las lecturas SPAD más altas correspondieron a las plantas en producción y no a las plántulas como se esperaba, en estas últimas las lecturas SPAD aumentaron conforme aumentó la concentración de la solución nutritiva. La concentración de la solución nutritiva no modificó las características de acidez del fruto, pero si generaron diferencias en la CE del jugo, obteniendo mayor CE en las plantas regadas con la solución al 150%.

## 7. CONCLUSIONES

La incidencia de *Fusarium oxysporum* sp. *physali* en plantas en la etapa de producción fue de 100% con las tres soluciones nutritivas (50, 100 y 150%), a medida que aumentó la concentración de la solución nutritiva el rendimiento del cultivo fue mayor.

La tolerancia de las plantas en producción a *F. oxysporum* sp. *physali* fue la misma independientemente de la solución nutritiva utilizada.

El rendimiento fue mayor con el uso de la solución al 150%, mientras que las variables de calidad del fruto no presentaron diferencias atribuidas a la concentración de la solución nutritiva.

La incidencia en plántulas inoculadas con *F. oxysporum* sp. *physali* y *Rhizoctonia solani* fue del 100% en las tres soluciones nutritivas (25, 50 y 75%). Por otro lado, la severidad fue nula debido a que no presentaron sintomatología visible.

Las plantas de *Physalis peruviana* L. que sufren un estrés nutricional son más susceptibles a las enfermedades, mientras que las plantas que reciben una nutrición mineral adecuada son más tolerantes a las enfermedades.

## 8. LITERATURA CITADA

- Adrees, M., Ali, S., Rizwan, M., Ibrahim, M., Abbas, F., Farid, M., Zia-Ur-Rehman, M., Irshad, M. K. & Bharwana, S. A. 2015. The effect of excess copper on growth and physiology of important food crops: a review. *Environmental Science and Pollution Research* 22: 8148-8162.
- Agronet. 2016. *Reportes Estadísticos*. Available online at: <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>
- Aguilar-Carpio, C., Juárez-López, P., Campos-Aguilar, I. H., Alia-Tejacal, I., Sandoval-Villa, M. & López-Martínez, V. 2018. Análisis de crecimiento y rendimiento de uchuva (*Physalis peruviana* L.) cultivada en hidroponía e invernadero. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24: 191-202.
- Alam, S., Ryushi, K., Fumihito, A., Kamei, S. & Kawai, S. 2006. Alleviation of manganese phytotoxicity in barley with calcium. *Journal of Plant Nutrition* 29: 59-74.
- Alarcon, V. A. L. 2001. El boro como nutriente esencial. *Horticultura* 155: 36-47.
- Alcántar, G., Sánchez, G. P y Sandoval, V. M., 2012. Principios de la hidroponía y del fertirriego. *In: Alcántar, G. G. y Trejo L. I. Nutrición de cultivos. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.* pp. 373-433.
- Aldana, F., Nel, G. P. & Fischer, G. 2016. Efecto del estrés por anegamiento sobre el crecimiento, desarrollo y sintomatología de plantas de uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 38: 393:400.
- Akhter, A., Hage-Ahmed, K., Soja, G. & Steinkellner, S. 2015. Compost and biochar alter mycorrhization, tomato root exudation, and development of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Frontiers in Plant Science* 6: 529.
- Amtmann, A., Troufflard, S. & Armengaud, P. 2008. The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiology Plantarum* 133: 682-691.
- Angulo, R. 2005. Crecimiento, desarrollo y producción de la uchuva en condiciones de invernadero y campo abierto. *Avances en cultivo, poscosecha y exportación de la uchuva.* pp. 111-129.
- Antúñez-Ocampo, O. M., Sandoval-Villa, M., Alcántar-González, G., Alvarado-López, J., & Sabino-López, J. E. 2016. Floración y fructificación de *Physalis peruviana* L. por la aplicación de amonio y nitrato, edad y vigor de la planta. *Agrociencia* 50: 603-615.

- Arbelaez, C. J., Ariza, W. A., Díaz, M. O. & Herrera, P. G. E. 2018. Importancia de la nutrición mineral balanceada en los cultivos “clave en el manejo fitosanitario”. Departamento de Investigación y Desarrollo. Universidad Nacional de Colombia.
- Aref, F. 2011. Influence of zinc and boron nutrition on copper, manganese and iron concentrations in maize leaf. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 5: 52-62.
- Atkinson, N. J. & Urwin, P. E. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany* 63: 3523-3543.
- Azevedo, W. R., Faquim, V., Moreira, F. M. S., Oliveira, Jr. A. C. & Lisboa, C. C. 2002. Efeito do boro na nodulação da ervilha cultivada em solos de várzea. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37:1137-1143.
- Baracaldo, A., Carvajal, R., Romero, A. P., Prieto, A. M., García, F. J., Fischer, G. & Miranda, D. 2014. El anegamiento afecta el crecimiento y producción de biomasa en tomate chonto (*Solanum lycopersicum* L.), cultivado bajo sombrío. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 8: 92-102.
- Bahadur, I., Meena, V. S. & Kumar, S. 2014. Importance and application of potasic biofertilizer in Indian agriculture. *International Research Journal of Biological Sciences* 3: 80-85.
- Bai, C., Reilly, C. C. & Wood, B. W. 2007a. Nickel deficiency affects nitrogenous forms and urease activity in spring xylem sap of pecan. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 132: 302-309.
- Barker, A. V. & Bryson, G. M. 2007. Nitrogen. Barker, A. V. and Pilbeam, D. J. (ed.). *Handbook of Plant Nutrition*. Taylor and Francis. New York. pp. 21-50.
- Barrero, L. S., Bernal, A., Navas, A., Rodríguez, A., López, C., González, C., Passaro, C., Wilson, C., Uribe, D., Fischer, G., Arévalo, H., Muñoz, J. E., Simbaqueba, J., Giovannoni, J., Melgarejo, L. M., Rodríguez, M. L., Rodríguez, M. X., Lobo, M., Gómez, M., Wisniewski, M., Jiménez, P., Flórez, R., Restrepo, S., Lagos, T. C., Núñez, V. & Cotes, A. M. 2012. Generación de valor para el desarrollo competitivo del cultivo de la uchuva como modelo de bioprospección de frutas en Colombia. *In: Bioprospección Para el Desarrollo del Sector Agropecuario de Colombia*. Cotes, P. A. M., Barrero, M. L. S., Rodríguez, V. F., Zuluaga, M. M. V. and Arévalo, M. H. (ed.). Bogotá. pp. 120-162.
- Begum, M. C., Islam, M., Sarkar, M. R., Azad, M. A. S., Huda, A. N. & Kabir, A. H. 2016. Auxin signaling is closely associated with Zn efficiency in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Interactions* 11: 124-129.

- Benavides A. 2000. Absorción y asimilación de hierro en las plantas. *Ciencia UANL* 3: 50-57.
- Betancourt, M. L. B., Piedrahíta, K. E., Terranova, A. M. P. & Amariles, H. D. V. 2008. Caracterización morfológica de 24 accesiones de uchuva del banco de germoplasma de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. *Acta Agronómica* 57: 101-108.
- Blanco, J. O. 2000. Manejo de enfermedades. *In: Producción, postcosecha y exportación de la uchuva (Physalis peruviana L.)*. Florez, V., Fischer, G. y Sora, A. D. (ed.). Bogotá. pp. 175.
- Blasco, B., Graham, N. S. & Broadley, M. R. 2015. Antioxidant response and carboxylate metabolism in *Brassica rapa* exposed to different external Zn Ca, and Mg supply. *Journal of Plant Physiology* 176: 16-24.
- Bonilla, M. H., Arias, P. A., Landínez, L. M., Moreno, J. M., Suárez, M., Cardozo, F. & Suárez, M. 2009. Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la uchuva en fresco para exportación en Colombia. Bogotá DC: *Giro Editores Ltda* 162: 755-765.
- Bosch, M. & Hepler, P. K. 2005. Pectin methylesterases and pectin dynamics in pollen tubes. *Plant Cell* 17: 3219-3226.
- Bouazizi, H., Jouilli, H., Geitmann, A. & Ferjani, E. 2010. Copper toxicity in expanding leaves of *Phaseolus vulgaris* L.: antioxidant enzyme response and nutrient element uptake. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73: 1304-1308.
- Bravo, K. & Osorio, E. 2016. Characterization of polyphenol oxidase from Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) fruit. *Food Chemical* 197:185-190.
- Bravo, K., Sepulveda-Ortega, S., Lara-Guzman, O., Navas-Arboleda, A. A. & Osorio, E. 2015. Influence of cultivar and ripening time on bioactive compounds and antioxidant properties in Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture* 95: 1562-1569.
- Brennan, R. F. & Bolland, M. D. A. 2002. Relative effectiveness of soil-applied zinc for four crop species. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 42: 985-993.
- Burkhead, J. L., Reynolds, K. A., Abdel, G. S. E., Cohu, C. M. & Pilon, M. 2009. Copper homeostasis. *New Phytologist* 4: 799-816.
- Cakmak, I. & Yazici, A. M. 2010. Magnesium: a forgotten element in crop production. *Better Crops* 94: 23-25.

- Cakmak, I., & Kirkby, E. A. 2008. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiologia Plantarum* 133: 692-704.
- Cakmak, I. 2008. Enrichment of cereal grains with zinc: agronomic or genetic biofortification? *Plant Soil* 302: 1-17.
- Carling, D. E. & Leiner, R. H. 1990. Virulence of isolates of *Rhizoctonia solani* AG - 3 collected from potato plants and soil. *Plant Diseases* 74: 901-903.
- Carniel, N., Dallago, R. M., Dariva, C., Bender, J. P., Nunes, A. L., Zanella, O., & Priamo, W. L. 2017. Microwave-assisted extraction of phenolic acids and flavonoids from *Physalis angulata*. *Journal of Food Process Engineering* 40: 12433.
- Carrillo, P. 2011. Salinity stress and salt tolerance. *In*: Shanker, A. and Venkateswarlu, B. Abiotic stress in plants-Mechanisms and adaptations. *Rijeka: InTech*. 21-38.
- Catanzariti, A. M., González, C., Jones, D. A. & Simbaqueba J. 2018. Evidence for horizontal gene transfer and separation of effector recognition from effector function revealed by analysis of effector genes shared between cape gooseberry and tomato infecting formae speciales of *Fusarium oxysporum*. *Molecular Plant Pathology* 19: 2302-2318.
- Ceppi, M. G., Oukarroum, A., Çiçek, N., Strasser, R. J. & Schansker, G. 2012. The IP amplitude of the fluorescence rise OJIP is sensitive to changes in the photosystem I content of leaves: a study on plants exposed to magnesium and sulfate deficiencies, drought stress and salt stress. *Plant Physiology* 144: 277-288.
- Cerkauskas, R. 2005. *Fusarium* wilt. Disponible en: <http://www.avrdc.org/pdf/tomato/fusarium.pdf>
- Chaves, M. M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J. M., Santos, T., Regalado, A. P., Rodrigues, M. L. & Lopes, C. M. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany* 105: 661-676.
- Chekali, S., Gargouri, S., Paulitz, T., Nicol, J., Rezgui, M. & Nasraoui B. 2011. Effects of *Fusarium culmorum* and water stress on durum wheat in Tunisia. *Crop Protection* 30: 718-725.
- Chen, L., Zhang, S., Zhao, H., Korpelainen, H. & Li, Ch. 2010. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis*. *Plant, Cell and Environment* 33: 1767-1778.

- Chen, L., Wu, X., Hao, H., Liu, X. Q., Liu, C., Zheng, L. & Hong, F. S. 2009. Effects of Mg<sup>2+</sup> on spectral characteristics and photosynthetic functions of spinach photosystem II. *Molecular and Biomolecular Spectroscopy* 72: 343-347.
- Chitarra, M. I. F. & Chitarra, A. B. 2005. Pós-colheita de frutos e hortaliças: fisiologia e manuseio. Lavras: ESAL-FAEPE. pp. 785.
- Copley, T. R., Aliferis, K. A. & Jabaju, S. 2015. Maple bark biochar affects *Rhizoctonia solani* metabolism and increase damping-off severity. *Phytopathology, Disease Control and Pest Management* 105: 1334-1346.
- Cotes, A. M., Cárdenas, A. & Pinzón, H. 2001. Effect of seed priming in the presence of *Trichoderma koningii* on seed and seedling disease induced in tomato by *Rhizoctonia solani* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. IOBC WPRS Bulletin 4: 259-263.
- Cordell, D., Rosemarin, A., Schroder, J. J. & Smit, A. L. 2011. Towards global phosphorus security: A systems framework for phosphorus recovery and reuse options. *Chemosphere* 84: 747-758.
- Corrales-González, M., Rada, F. & Jaimez, R. 2016. Efecto del nitrógeno en los parámetros fotosintéticos y de producción del cultivo de la gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus ex Hook. f.). *Acta Agronómica* 65: 255-260.
- Criollo, H., Lagos, T. C., Fischer, G. & Mora, L. 2014. Behavior of three cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) genotypes under different pruning systems. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 8: 34-43.
- Cuellar, E. E., Isla, L. H., Montiel, M. F., Jova, M. C., Cuéllar, A. E. & Cachemaille, Y. F. 2011. Efecto depresivo de los agentes causales de las pudriciones secas en plantas producidas in vitro de malanga (*Xanthosoma sagittifolium*). *Revista Colombiana de Biotecnología* 13: 155-161.
- Daroub, S. H. & Snyder, G. H. 2007. The chemistry of plant nutrients in soil. In: Datnoff, L. E., Elmer, W. H. and Huber, D. M. (ed.). Mineral nutrition and plant disease. St. Paul, MN. APS Press. pp. 1-7.
- Datnoff, L. E., Elmer, W. H. & Huber, D. M. 2012. Mineral nutrition and plant disease. Saint Paul, Minnesota. APS Press. pp. 278.
- Delleman, J., Mulder, A., Peeten, J. M., Shipper, E. & Turkensteen, L. J. 2005. Potato diseases. NIVAP Holland; *Aardappelwereld magazine*.
- Dkhil, M. A., Al-Quraishy, S., Diab, M. M. S., Othman, M. S., Aref, A. M. & Abdel, A. E. 2014. Moneim The potential protective role of *Physalis peruviana* L. fruit in cadmium-induced hepatotoxicity and nephrotoxicity. *Food Chemical Toxicology* 74: 98-106.

- Dubiella, U., Seybold, H., Durian, G., Komander, E., Lassig, R., Witte, C.P., Schulze, W.X. & Romeis, T. 2013. Calcium-dependent protein kinase/NADPH oxidase activation circuit is required for rapid defense signal propagation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110: 8744-8749.
- Dumas, C. & Gaude, T. 2006. Fertilization in plants: is calcium a key player? *Seminars in Cell and Developmental Biology* 17: 244-253.
- Durán, R. F. 2009. Manual de la uchuva. Grupo Latino. Bogotá, Colombia. pp.48.
- Elmer, W. H. 2007. Chlorine and plant disease. *In: Mineral nutrition and plant disease*, Datnoff, L. E., Elmer, W. H. and Huber, D. M. (ed.). 189-202. St. Paul, MN. The American Phytopathological Society.
- Enciso-Rodríguez, F. E., González, C., Rodríguez, E. A., López, C. E., Landsman, D., Barrero, L. S., & Mariño-Ramírez, L. 2013. Identification of immunity related genes to study the *Physalis peruviana*–*Fusarium oxysporum* pathosystem. *PloS One* 8: 68500.
- Enespa, D. S. & Dwivedi, S.K. 2014. Effectiveness of some Antagonistic fungi and botanicals against *Fusarium solani* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* infecting brinjal and tomato plants. *Asian Journal of Plant Pathology* 8: 18-25.
- Epstein, E. & Bloom, A. J. 2005. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, Sinauer Associates. Sunderland, MA, USA.
- Eticha, D. & Schenk, M. K. 2001. Phosphorus efficiency of cabbage varieties. *In: Horst*. (ed.). Plant nutrition-food security and sustainability of agroecosystems through basic and applied research. Kluwer Academic Publisher Dordrecht, the Netherlands. pp. 542-543.
- Etienne, P., Sorin, E., Maillard, A., Gallardo, K., Arkoun, M., Guerrand, J., Cruz, F., Yvin, J. C. & Ourry, A. 2018. Assessment of sulfur deficiency under field conditions by single measurements of sulfur, chloride and phosphorus in mature leaves. *Plants* 7: 37.
- Etzbach, L., Pfeiffer, A., Weber, F., & Schieber, A. 2018. Characterization of carotenoid profiles in goldenberry (*Physalis peruviana* L.) fruits at various ripening stages and in different plant tissues by HPLC-DAD-APCI-MSn. *Food Chemistry* 245: 508-517.
- Fageria, N. K. 2004. Dry matter yield and nutrient uptake by lowland rice at different growth stages. *Journal of Plant Nutrition* 27: 947-958.
- Fageria, N. K., Baligar, V. C. & Clark, R. B. 2002. Micronutrients in crop production. *Elsevier* 77: 189-268.

- Falhof, J., Pedersen, J. T., Fuglsang, A. T. & Palmgren, M. 2016. Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase regulation in the center of plant physiology. *Molecular Plant* 9: 323-337.
- FAO. 2015. Impactos de la salinización, sodificación y anegamiento. Portal de Suelos de la FAO. En línea. Disponible en: Disponible en: <http://www.fao.org/soils-portal/soil-management/management-of-some-problem-soils/salt-affectedsoils/more-information-on-salt-affected-soils/es/>
- FAOSTAT. 2013. Datos agrícolas, producción agrícola, cultivo primario. <http://faostat.fao.org/faostat>.
- Farhat, N., Rabhi, M., Falleh, H., Lengliz, K., Smaoui, A., Abdelly, C. & Karray-Bourauoui, N. 2013. Interactive effects of excessive potassium and Mg deficiency on safflower. *Physiologiae Plantarum* 35: 2737-2745.
- Fernández-Herrera, E., Ruiz, J. G., Puente, E. R. & Ramos, M. A. 2013. Patógenos y síntomas asociados a la marchitez del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en Texcoco México. *Biotecnia* 15: 46-50.
- Finazzi, G., Petroustos, D., Tomizioli, M., Flori, S., Sautron, E., Villanova, V., Rolland, N. & Seigneurin, B. D. 2015. Ions channels/transporters and chloroplast regulation. *Cell Calcium* 58: 86-97.
- Fischer, G.; Parra-Coronado, A. & Miranda, D. 2016. La calidad poscosecha de los frutos en respuesta a los factores climáticos en el cultivo. *Agronomía Colombiana* 34: 1415-14318.
- Fischer, G., Almanza-Merchán, P. & Miranda, D. 2014. Importancia y cultivo de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Revista Brasileira de Fruticultura* 36: 1-15.
- Fischer, G. & Melgarejo, L. M. 2014. Ecofisiología de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). In: Duarte, A., Villalobos, R., Moreno, D. A., Gill, A., Ferreres, F., García, C., Heinzen, H., Cesio, V., Pássaro, C., Osorio, J. y Iondoño, J. (ed.). *Physalis peruviana: fruta andina para el mundo: cultivo, recurso genético, agroindustria, normativa y mercado*. Madrid: editorial académica española.
- Fischer, G. & Miranda, D. 2012. Uchuva (*Physalis peruviana* L.). In: Fischer, G. (ed.). *Manual para el cultivo de frutales en el trópico*. Produmedios, Bogotá. pp. 851-873.
- Fisher, M. C., Henk, D. A., Briggs, C. J., Brownstein, J. S., Madoff, L. C., McCraw, S. L. & Gurr, S. J. 2012. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature* 484: 186-194.
- Fischer, G., Herrera, A. & Almanza, P. 2011. Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). In: Yahia, E. M. (ed). *Postharvest Biology and Technology of Tropical and Subtropical Fruits*. Woodhead Publishing, Cambridge, UK. pp. 374-396.

- Fischer, I. H. & Rezende, J. A. M. 2008. Diseases of passionflower (*Passiflora spp.*) *Journal of Pest Science* 2: 1-19.
- Fischer, G. 2005. El problema del rajado del fruto de uchuva y su posible control. *In:* Fischer, G., D. Miranda, W. Piedrahita y Romero, J. (ed.). Avances en cultivo, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia. Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. pp. 55-82.
- Fischer, G. 2000. Crecimiento y desarrollo. *In:* Fischer, G., Florez, V.J. and Sora, A.D. (ed.). Producción, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia. Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. pp. 9-26.
- Franco, A. D., Ramírez, M. E. & Cháirez, F. E. O. 2019. Reducción de la fertilización inorgánica mediante micorriza arbuscular en sorgo. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 35: 683-692.
- Freitas, J. C. O., Pio Viana, A., Santos, E. A., Paiva, C. L., Silva, F. H., Amaral, A. T., Junior, Souza, M. M. & Dias, V. M. 2016. Resistance to *Fusarium solani* and characterization of hybrids from the cross between *P. Mucronata* and *P. Edulis*. *Euphytica* 208: 493-507.
- Freitas, A. D. S., Silva, T. O., Menezes, R. S. C., Sampaio, E. V. S. B., Araújo, E. R. & Fraga, V. S. 2011. Nodulação e fixação de nitrogênio por forrageiras da caatinga cultivadas em solos do semiárido paraibano. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40: 1856-1861.
- Furlani, A. M. C., Tanaka, R. T., Tarallo, M., Verdial, M. F. & Mascarenhas, H. A. A. 2001. Exigência a boro em cultivares de soja. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 25: 929-937.
- Galindo, J. R., & Pardo, L. M. 2010. Uchuva (*Physalis peruviana* L.): Producción y manejo postcosecha. Bogotá: Cámara de Comercio.
- Garcés, D. G., Orozco, D. A. M., Bautista, G. R. & Valencia H. 2001. *Fusarium oxysporum* el hongo que nos falta conocer. *Acta Biológica Colombiana* 6: 30-33.
- García, E. E. L., Robledo, O. A., Benavides, M. A., Solís, G. S. & González, M. S. 2018. Efecto de elicitores de origen natural sobre plantas de tomate sometidas a estrés biótico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 9: 4212-4221.

- Garibaldi, A., Gilardi, G. & Gullino, M. L. 2004. Varietal resistance of lettuce to *Fusarium oxysporum* f. sp. *lactucae*. *Crop Protection* 23:845-51.
- Gastelum-Osorio, D. A., Sandoval-Villa, M., Trejo-López, C. & Castro-Brindis, R. 2013. Fuerza iónica de la solución nutritiva y densidad de plantación sobre la producción y calidad de frutos de *Physalis peruviana* L. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 19: 197-210.
- Gaume, A., Machler, F., De Leon, C., Narro, L. & Frossard, E. 2001. Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *Plant and Soil* 228: 253-264.
- Gawehns, F., Ma, L., Bruning, O., Houterman, P. M., Boeren, S., Cornelissen, B. J. & Takken, F. L. 2015. The effector repertoire of *Fusarium oxysporum* determines the tomato xylem proteome composition following infection. *Frontiers in Plant Science* 6: 967.
- Ghaderian, S. M., Mohtadi, A., Rahiminejad, M. R. & Baker, J. M. 2007. Nickel and other metal uptake and accumulation by species of *Alyssum* (Brassicaceae) from the ultramafics of Iran. *Environmental Pollution* 145: 293-298.
- Ghaemi, A., Rahimi, A. & Banihashemi, Z. 2010. Effects of Water Stress and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* on Growth (leaf area, plant height, shoot dry matter) and Shoot Nitrogen Content of Tomatoes Under Greenhouse Conditions. *Iran Agricultural Research* 29: 51-62.
- Giehl, R. F. H., Gruber, B. D. & Von Wirén N. 2014. It's time to make changes: modulation of root system architecture by nutrient signals. *Journal of Experimental Botany* 65: 769-778.
- Gilroy, S., Suzuki, N., Miller, G., Choi, W. G., Toyota, M., Devireddy, A. R. & Mittler, R. 2014. A tidal wave of signals: calcium and ROS at the forefront of rapid systemic signaling. *Trends in Plant Science* 19: 623-630.
- González, I., Yailén, A. & Peteira, B. 2012. Aspectos generales de la interacción *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*-tomate. *Revista de Protección Vegetal* 27: 1-7.
- Gutiérrez, M. S., Trincherro, G. D., Cerri, A. M., Vilella, F. & Sozzi, G. O. 2008. Different responses of goldenberry fruit treated at four maturity stages with the ethylene antagonist 1-methylcyclopropene. *Postharvest Biology and Technology* 48: 199-205.
- Hagen, F. 2011. Cellular uptake of molybdenum and tungsten. *Coordination Chemistry Reviews* 255: 1117-1128.

- Hänsch, R. & Mendel, R. R. 2009. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology* 12: 259-266.
- Harman, G. E., Howell, C. R., Viterbo, A., Chet, I. & Lorito, M. 2004. *Trichoderma* species-opportunistic, a virulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology* 2: 43-56.
- Hassan, D. G., Hassan, M. G., Rshid, H., Ali, D. W. & Majeed, M. 2015. Evaluation of Microbial Antagonists for the Management of Wilt/Root Rot and Damping off Diseases in Chili (*Capsicum annum*). *Vegetos* 28: 102-110.
- Hell, R. & Stephan, U. W. 2003. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants. *Plant* 216: 541-551.
- Hermans, C., Conn, S. J., Chen, J., Xiao, Q. & Verbruggen, N. 2013. An update on magnesium homeostasis mechanisms in plants. *Metallomics* 5: 1170-1183.
- Hernández, H. J. E. 2017. Efecto de bacterias y micorrizas en el control del damping off en plántulas de *Capsicum annum* L. Tesis Maestría en Ciencias. San Luis Potosí, México.
- Hernández Sarmiento, C. F., & Plasencia Maldonado, J. L. 2013. Biocontrol del mal del semillero, enfermedad causada por los hongos *Pythium* sp. y *Phytophthora* sp. en tomate de árbol (*Solanum betaceum*) empleando hongos antagonistas del género *Trichoderma* sp. a nivel de semilleros (Bachelor's thesis).
- Hernández, S. C. F. & Plasencia, M. J. L. 2016. Biocontrol del mal del semillero, enfermedad causada por los hongos *Pythium* sp y *Phytophthora* en tomate de árbol (*Solanum betaceum*) empleando hongos antagonistas del género *Trichoderma* sp. a nivel de semilleros. Tesis Maestría Ciencias. Universidad Politécnica Salesiana. Ecuador.
- Herrera, R. 2005. Control biológico de *R. solani*, *F. oxysporum* f. sp *lycopersici* y *Fusarium solani* en tomate bajo condiciones de invernaderos. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas.
- Herrera, T. & Ulloa, M. 1998. El reino de los hongos: micología básica y aplicada. México: FCE, IB, UNAM. pp. 552.
- Huang, B., Xu, Y., Wu, Y., Zhang, S. & Chen, X. 2008. Effect of root exudates of different resistant varieties of cucumber on *Fusarium* wilt and preliminary studies on their resistance mechanism. *Frontiers of Agriculture in China* 2:61-5.

- Huber, D. M. & Thompson, I. A. 2007. Nitrogen and plant disease. *In*: Datnoff, L. E., Elmer, W. H. and Huber, D. M. (ed.). Mineral nutrition and plant disease. APS, St Paul, MN. pp. 31-44.
- Ibrahim, M. H., Jaafar, Z. E., Rahmat, A. & Rahman, Z. A. 2011. Effects of nitrogen fertilization on synthesis of primary and secondary metabolites in three varieties of Kacip Fatimah (*Labisia pumila* Blume). *International Journal of Molecular Sciences* 12: 5238-5254.
- Jangir, M., Sharma, S. & Sharma, S. 2019. Target and non-target effects of dual inoculation of biocontrol agents against *Fusarium* wilt in *Solanum lycopersicum*. *Biological Control* 138: 104069.
- Jones, J. D. & Dangl, J. L. 2006. The plant immune system. *Nature* 444: 323-329.
- Juárez-Maldonado, A., de Alba Romenus, K., Zermeño González, A., Ramírez, H., & Benavides Mendoza, A. 2015. Análisis de crecimiento del cultivo de tomate en invernadero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 6: 943-954.
- Jungk, A. 2001. Root hairs and acquisition of plant nutrients from soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 121-129.
- Kalaji, H. M., Oukarroum, A., Alexandrov, V., Kouzmanova, M., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I. A., Cetner, M. D., Allakhverdiev, S. I. & Goltsev, V. 2014. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by *in vivo* chlorophyll a fluorescence measurements. *Plant Physiology and Biochemistry* 81: 16-25.
- Kaplan, J. 2002. Strategy and tactics in the evolution of iron acquisition. *Seminars in Hematology* 39: 219-226.
- Katan, J. 2009. Mineral nutrient management and plant disease. *IPI K Centre-Newsletter e-ifc* 21: 6-8.
- Kim, S. A. & Guerinot, M. L. 2007. Mining iron: Iron uptake and transport in plants. *FEBS Letters* 581: 2273-2280.
- Kirkby, E. 2012. Introduction, definition and classification of nutrients. In Marschner, P. ed. Mineral nutrition of higher plants. San Diego, USA. Academic Press. pp. 3-5.
- Kleiber, T. 2015. Effect of manganese on nutrient content in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves. *Journal of Elementology* 20: 115-126.
- Kleiber, T., Borowiak, K., Budka, A. & Kayzer, D. 2014. Relations between yield, nutrient and water status, and gas exchange parameters of tomato at various Mn concentrations. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 56: 98-106.

- Kobayashi, T. & Nishizawa, N. K. 2012. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Biology* 63: 131-152.
- Kobayashi, M., Yoshioka, M., Asai, S., Nomura, H., Kuchimura, K., Mori, H., Doke, N. & Yoshioka, H. 2012. StCDPK5 confers resistance to late blight pathogen but increases susceptibility to early blight pathogen in potato via reactive oxygen species burst. *New Phytologist* 196: 223-237.
- Kobayashi, M., Ohura, I., Kawakita, K., Yokota, N., Fujiwara, M., Shimamoto, K., Doke, N. & Yoshioka, H. 2007. Calcium-dependent protein kinases regulate the production of reactive oxygen species by potato NADPH oxidase. *Plant Cell* 19: 1065-1080.
- Kojima, S., Bohner, A. & Von-Wirén, N. 2006. Molecular mechanisms of urea transport in plants. *Journal of Membrane Biology* 212: 83-91.
- Konrad, K. R., Wudick, M. M. & Feijó, J. A. 2011. Calcium regulation of tip growth: new genes for old mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 721-730.
- Kosesakal, T. & Unal, M. 2009. Role of zinc deficiency in photosynthetic pigments and peroxidase activity of tomato seedlings. *Journal of Biology* 68: 113-120.
- Kováčik, J. & Backor, M. 2007. Changes of phenolic metabolism and oxidative status in nitrogen-deficient *Matricaria chamomilla* plants. *Plant and Soil* 297: 255-265.
- Kumar, A., Maurya, B. R., Raghuwanshi, R., Meena, V. S. & Islam, M. T. 2017. Co-inoculation with *Enterobacter* and *Rhizobacteria* on yield and nutrient uptake by wheat (*Triticum aestivum* L.) in the alluvial soil under indo-gangetic plain of India. *Journal of Plant Growth Regulation* 10: 379-383.
- Kutman, B. Y., Kutman, U. B. & Cakmak, I. 2014. Effects of seed nickel reserves or externally supplied nickel on the growth, nitrogen metabolites and nitrogen use efficiency of urea- or nitrate-fed soybean. *Plant and Soil* 376: 261-276.
- Ladomersky, E. & Petris, M. J. 2015. Copper tolerance and virulence in bacteria. *Metallomics* 7: 957-964.
- Lagos, T. C., Vallejo, F. A., Criollo, H. & Muñoz, J. E. 2008. Biología reproductiva de la uchuva. *Acta Agronómica* 57: 81-87.
- Lamour, K. H., Stam, R., Jupe, J. & Huitema, E. 2012. The oomycete broad-host-range pathogen *Phytophthora capsici*. *Molecular Plant Pathology* 13:329-337.
- Läuchli, A. 2002. Functions of boron in higher plants: recent advances and open questions. *Plant Biology* 4: 190-192.

- Lebrette, H., Brochier-Armanet, C., Zambelli, B., Reuse, H., Borezïe-Durant, E., Ciurli, S. & Cavazza, C. 2014. Promiscuous nickel import in human pathogens: structure, thermodynamics, and evolution of extracytoplasmic nickel-binding proteins. *Structure* 22: 1421-1432.
- Lecourieux, D., Ranjeva, R. & Pugin, A. 2006. Calcium in plant defence-signalling pathways. *New Phytologist* 171: 249-269.
- Lee, T. J., Luitel, B. P. & Kang, W. H. 2011. Growth and physiological response to manganese toxicity in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *campestris*). *Horticulture Environment and Biotechnology* 52: 252-258.
- Lemmens, M., Haim, K., Lew, H. & Ruckenbauer, P. 2004. The effect of fertilization on Fusarium head blight development and deoxinivalenol contamination in wheat. *Journal Phytopathology* 152: 1-8.
- Lequeux, H., Hermans, C., Lutts, S. & Verbruggen, N. 2010. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: Impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 673-682.
- Lewandowska, M. & Sirko, A. 2008. Recent advances in understanding plant response to sulfur-deficiency stress. *Acta Biochimica Polonica* 55: 457-471.
- Li, J. & Chen, J. 2017. Citrus fruit-cracking: causes and occurrence. *Horticultural Plant Journal* 3: 255-260.
- López-Maury, L., Giner-Lamia, J. & Florencio, F. J. 2012. Redox control of copper homeostasis in cyanobacteria. *Plant Signaling and Behavior* 7: 1712-1714.
- Lu, Z. X. & Heong, K. L. 2009. Effects of nitrogen-enriched rice plants on ecological fitness of planthoppers. Heong, K. L. and Hardy, B. (ed.). *Planthoppers: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia*, International Rice Research Institute, Manila, the Phillipines. pp. 247-256.
- Ma, W. & Berkowitz, G. A. 2007. The grateful dead: calcium and cell death in plant innate immunity. *Cell Microbiology* 9: 2571-2585.
- Madhavi, G. B., Devi, G. U., Kumar, K. V. K. & Ramesh, T. 2018. Evaluation of *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma harzianum* isolates in inducing systemic resistance (ISR) in maize against *Rhizoctonia solani* f. Sp Sasakii. *International Journal of Cardiovascular Sciences* 6: 628-632.
- Madriñán Palomino, C. E. 2010. Caracterización morfológica de accesiones de *Physalis peruviana* L. del banco de germoplasma de la universidad nacional de Colombia sede Palmira. Tesis Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. Colombia.

- Manfredini, D. 2008. *Cálcio e boro para soja-perene: características anatômicas e agrônômicas e concentração de nutrientes*. Tesis Doctorado en Ciencias. Universidade de São Paulo. Brasil.
- Marazzi, C., Patrian, B. & Stadler E. 2004. Secondary metabolites of the leaf surface affected by sulphur fertilization and perceived by the diamondback moth. *Chemoecology* 14: 81-86.
- Marlatt, Correll, M. J. & Kaufman, P. 1996. Two genetically distinct populations of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 3 in the United States. *Plant Disease* 80:1336-1342.
- Marschner, P. 2012. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press. San Diego, USA. pp. 645.
- Martín-Hernández, S., Ordaz-Chaparro, V. M., Sánchez-García, P., Colinas-Leon, B., María, T. & Borges-Gómez, L. 2012. Calidad de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) producido en hidroponía con diferentes granulometrías de tezontle. *Agrociencia* 46: 243-254.
- Martínez, F. E., Sarmiento, J., Fischer, G. & Jiménez, F. 2008. Efecto de la deficiencia de N, P, K, Ca, Mg y B en componentes de producción y calidad de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Agronomía Colombiana* 26: 389-398.
- Mayorga-Cubillos, F., Arguelles, J., Rodríguez, E., Almario, C., Ariza, C. & Barrero, L. 2019. Yield and physicochemical quality of *Physalis peruviana* L. fruit related to the resistance response against *Fusarium oxysporum* f. sp. *physali*. *Agronomía Colombiana* 37: 1-9.
- McAinsh, M. R. & Pittman, J. K. 2009. Shaping the calcium signature. *New Phytologist* 181: 275-294.
- McGovern, R. J. 2015. Management of tomato diseases caused by *Fusarium oxysporum*. *Crop Protection* 73: 78-92.
- Meena, V. S., Maurya, B. R., Meena, S. K., Meena, R. K., Kumar, A., Verma, J. P. & Singh, N. P. 2017. Can Bacillus species enhance nutrient availability in agricultural soils? In: Rahman, M., Pandey, P., Jha, C. K. y Aeron, A. (ed.). *Springer International Publishing, Bacilli and Agrobiotechnology* 137: 690-691.
- Mendoza, J. H., Millán, C. P. & Rodríguez, A. 2012. Caracterización físico química de la uchuva (*Physalis peruviana*) en la región de Silvia Cauca. *Bioteología en el Sector Agropecuario y Agroindustria* 10: 188-196.
- Mengel, D., Lamond, R., Martin, V., Duncan, S., Whitney, D. & Gordon. B. 2009. Chloride fertilization and soil testing-update for major crops in Kansas. *Better Crops* 93: 20-23.

- Mengel, K., Kirkby, A., Kosegarten, H. & Appel, T. 2001. Principles of plant nutrition, 5th edition. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 849.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural Informe de Gestión. 2016. [https://www.minagricultura.gov.co/planeacion-control-gestion/Gestin/PLANEACION/Informe\\_de\\_Gesti%C3%B3n\\_\(Metas\\_Objetivos\\_Indicadores\\_Gestion\)/INFORME\\_GESTION\\_2016.pdf](https://www.minagricultura.gov.co/planeacion-control-gestion/Gestin/PLANEACION/Informe_de_Gesti%C3%B3n_(Metas_Objetivos_Indicadores_Gestion)/INFORME_GESTION_2016.pdf)
- Morais, P. L. D., Miranda, M. R. A., Lima, L. C. O., Alves, J. D., Alves, R. E. & Silva, J. D. 2008. Cell wall biochemistry of sapodilla (*Manilkara zapota*) submitted to 1- methylcyclopropene. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 85-94.
- Morales, G., Dell'Amico, R., Rodríguez, H., Sánchez-Blanco, M. D. J. & Torrecillas, M. 2012. Salinity preconditioning effects on water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv. Amalia). *Cultivos Tropicales* 33: 57-62.
- Moreno-Velandia, C. A., Izquierdo-García, L. F., Ongena, M., Kloepper, J. W. & Cotes, A. M. 2019. Soil sterilization, pathogen and antagonist concentration affect biological control of *Fusarium* wilt of cape gooseberry by *Bacillus velezensis* Bs006. *Plant and Soil* 435: 39-55.
- Mulrooney, S. B. & Hausinger, R. P. 2003. Nickel uptake and utilization by microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews* 27: 239-261.
- Nava, A. D., Ramírez, R. I. Peña, V. C. B., Díaz, V. G. & González, H. V. A. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidium guajava* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15: 119-126.
- Nejad, F. R., Cromey, G. S. & Moosawi, J. A. 2007. Determination of the anastomosis grouping and virulence of *Rhizoctonia* spp. associated with potato tubers grown in Lincoln, New Zealand. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10: 3786-3793.
- NORMA PARA LA UCHUVA1 (CODEX STAN 226-2001). [http://www.fao.org/fao-whocodexalimentarius/shproxy/es/?Ink=1&url=https%253A%252F%252Fworkspace.fao.org%252Fsites%252Fcodex%252Fstandards%252FCXS%2B2262001%252FCXS\\_226s.pdf](http://www.fao.org/fao-whocodexalimentarius/shproxy/es/?Ink=1&url=https%253A%252F%252Fworkspace.fao.org%252Fsites%252Fcodex%252Fstandards%252FCXS%2B2262001%252FCXS_226s.pdf)
- Novoa, M. A., Miranda, D. & Melgarejo, L. M. 2018. Efecto de las deficiencias y excesos de fósforo, potasio y boro en la fisiología y el crecimiento de plantas de aguacate (*Persea americana*, cv. Hass). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 12: 293-307.

- Okubaraa, P. A., Dickmanb, M. B. & Blechl, A. E. 2014. Molecular and genetic aspects of mycorrhiza (VAM) in growth of wheat plants fertilized with rock phosphate. *World Journal of Microbial Biotechnology* 14: 211-219.
- Olivares-Tenorio, M. L., Verkerk, R., Van Boekel, M. A. & Dekker, M. 2017. Thermal stability of phytochemicals, HMF and antioxidant activity in cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). *Journal of Functional Foods* 32: 46-57.
- Olivares-Tenorio, M. L., Dekker, M., Verkerk, R. & Van Boekel, M. A. 2016. Health-promoting compounds in cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.): Review from a supply chain perspective. *Trends in Food Science and Technology* 57: 83-92.
- Ortiz, E., Cruz, M., Melgarejo, L. M., Marquínez, X. & Hoyos-Carvajal, L. 2014. Histopathological features of infections caused by *Fusarium oxysporum* and *F. Solani* in purple passionfruit plants (*Passiflora edulis* Sims). *Summa Phytopathology* 40: 134-140.
- Palmer, C. M. & Guerinot, M. L. 2009. Facing the challenges of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. *Nature Chemical Biology* 5: 333-340.
- Panthee, D. R. & Chen, F. 2010. Genomics of fungal disease resistance in tomato. *Current Genomics* 11: 30-9.
- Pardo, J. M., Fontanilla, M. R., Ospina, L. F. & Espinosa, L. 2008. Determining the pharmacological activity of *Physalis peruviana* L. fruit juice on rabbit eyes and fibroblast primary cultures. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 7: 3074-3079.
- Pegg, K., & Manners, A. 2014. *Fusarium*: a formidable nursery pathogen. Nursery production plant health and biosecurity project (Agri-science Queensland, Department of Agriculture, Fisheries and Forestry, Ecosciences Precinct, GPO Box 267, Brisbane QLD 4001).
- Peil, R. & Gálvez, J. 2012. Reparto de materia seca como factor determinante de la producción de las hortalizas de fruto cultivadas en invernadero. *Revista Brasileira de Agrociência* 11: 5-11.
- Pérez-Acevedo, C. E., Carrillo-Rodríguez, J. C., Chávez-Servia, J. L., Perales-Segovia, C., del Valle, R. E. & Villegas-Aparicio, Y. 2017. Diagnóstico de síntomas y patógenos asociados con marchitez del chile en Valles Centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2: 281-293.
- Pettigrew, W. 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. Stoneville, USDA. ARS. pp. 670-681.

- Prieto, J. A., Lebon, E. & Ojeda, H. 2010. Stomatal behavior of different grapevine cultivars in response to soil water status and air water vapour pressure deficit. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 44: 9-20.
- Puente, L. A., Pinto-Muñoz, C. A., Castro, E. S. & Cortés, M. 2011. *Physalis peruviana* Linnaeus, the multiple properties of a highly functional fruit: A Review *Food Research International* 44: 1733-1740.
- Quevedo, G. E., Sánchez, G. O. & Veloza, S. C. E. 2015. Effect of plant density and training systems on yield of *Physalis peruviana* L. *Revista Actualidad y Divulgación Científica* 18: 91-99.
- Rabotti, G. & Zocchi, G. 2006. Plasma membrane-bound H<sup>+</sup>-ATPase and reductase activities in Fe-deficient cucumber roots. *Plant Physiology* 90: 779-85.
- Ramadan, M. F., Nesma, N. H., Elsanhoty, R. M. & Sitohy, M. Z. 2013. Goldenberry (*Physalis Peruviana* L.) juice Rich in health-beneficial compounds suppresses high-cholesterol diet-Induced hypercholesterolemia in rats. *Journal of Food Biochemistry* 37: 708-722.
- Ramadan, M. F. 2012. *Physalis peruviana* pomace suppresses high-cholesterol diet-induced hypercholesterolemia in rats. *Grasas y Aceites* 63: 411-422.
- Ramadan, M. F. 2011. Bioactive phytochemicals, nutritional value, and functional properties of cape gooseberry (*Physalis peruviana*): an overview. *Food Research International* 44: 1830-1836.
- Ramadan, M. F. & Moersel, J. T. 2004. Goldenberry, a novel fruit, source of fat-soluble bioactives INFORM - International News on Fats. *Oils and Related Materials* 15: 130-131.
- Ravet, K. & Pilon, M. 2013. Copper and iron homeostasis in plants: the challenges of oxidative stress. *Antioxidants and Redox Signaling* 9: 919-932.
- Reveles, H. M., Velazquez, V. R., Huchín, A. S. & Velazquez, V. M. A. 2010. Produccion de plantul de chile en almácigos. *In: Memorias 1er Foro para productores de chile*. pp. 227.
- Reyes, F. S., Ávila, J. A., Murrieta, Á. L., Calzada, R. T., Arriaga, O. E. & Herrera, G. G. 2010. Efecto de niveles de NaCl sobre fotosíntesis y conductancia estomática en nogal pecanero (*Carya illinoensis* (Wangeh.) K. Koch). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 9: 135-141.
- Rezende, R. A. L. 2017. Effects of silicon on antioxidant enzymes, CO<sub>2</sub>, proline and biological activity of *in vitro*-grown cape gooseberry under salinity stress. *Australian Journal of Crop Science* 4: 438-446.

- Rice, R. W. 2007. The physiological role of minerals in the plant. *In*: Datnoff, L.E., Elmer, W.H. and D.M. Huber (ed.). Mineral nutrition and plant disease. APS Press, St. Paul, USA. pp. 9-29.
- Richardson, A. E., Lynch, J. P., Ryan, P. R., Delhaize, E., Smith, F. A., Smith, S. E., Harvey, P. R., Ryan, M. H., Veneklaas, E. J., Lambers, H., Oberson, A., Culvenor, R. A. & Simpson, R. J. 2011. Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant and Soil* 349: 121-156.
- Rodríguez-Sauceda, E. N., Argente-Martínez, L. & Morales-Coronado, D. 2019. Water regime and gas exchange of *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) MC Johnst. in two semi-arid ecosystems in southern Sonora Régimen hídrico e intercambio de gases de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) MC Johnst. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 25: 107-121.
- Rodríguez, E. 2013. Caracterización de aislamientos de *Fusarium* spp. obtenidos de zonas productoras de uchuva (*Physalis peruviana*) en Cundinamarca y Boyacá. pp. 93.
- Rodríguez-Moreno, A., Andrés-Colés, N., Poschenrieder, C., Gunse, B., Peñarrubia, L. & Shabala, S. 2013. Calcium- and potassium-permeable plasma membrane transporters are activated by copper in *Arabidopsis* root tips: linking copper transport with cytosolic hydroxyl radical production. *Plant Cell and Environment* 36: 844-855.
- Rojas, H., Salcedo, A., Fischer, G. & Melgarejo, L. M. 2016. Aproximación a la relación fuente-vertedero en uchuva (*Physalis peruviana* L.). Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia. pp. 32.
- Royo, F. G., Reynoso, M. M., Ferez, M., Chulze, S. N. & Torres, A. M. 2007. Biological control by *Trichoderma* species of *Fusarium solani* causing peanut brown root rot under field conditions. *Crop Protection* 26: 549-555.
- Romeis, T. & Herde, M. 2014. From local to global: CDPKs in systemic defense signaling upon microbial and herbivore attack. *Current Opinion in Plant Biology* 20: 1-10.
- Rosen, C. J. & Eliason, R. 2005. Nutrient Management for Commercial Fruit and Vegetable Crops in Minnesota. University of Minnesota Extension Service. pp. 37.
- Roveda-Hoyos, G. & Moreno-Fonseca, L. 2019. Physiological and antioxidant responses of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) seedlings to phosphorus deficiency. *Agronomía Colombiana* 37: 3-11.

- Ribeiro, A. C., Katz, I., De Pádua Sousa, A. & Uribe, R. A. M. 2015. Índice SPAD en el crecimiento y desarrollo de plantas de *lisanthus* en función de diferentes dosis de nitrógeno en ambiente protegido. *Idesia* 33: 97-105.
- Rufato, L., Rufato, A. R., Schlemper, C., Lima, C. S. & Kretzschmar, A. A. 2008. Aspectos técnicos da cultura da *Physalis*. Lages: UFPel CAV/ UDESC. pp. 100.
- Ruiz, G. M., Castellanos, G. L. & Villamizar, C. J. 2018. El cultivo de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Revista Científica Agroecosistemas* 6: 46-53.
- Sabino-López, J. E., Sandoval-Villa, M., Alcántar-González, G., Ortiz-Solorio, C., Vargas-Hernández, M. & Colinas-León, T. 2016. Fenología de *Physalis peruviana* L. cultivada con base en tiempo térmico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 17: 3521-3528.
- Sacoto, B. H. H. 2009. Control biológico *Pythium sp.* y *Fusarium oxysporum* en el cultivo de *Lisianthus (Eustoma grandiflorum)*, utilizando cuatro productos en tres tipos de sustratos. Tesis de Licenciatura. Escuela Superior Politécnica Chimborazo. Ecuador.
- Salazar, M. R., Jones, J. W., Chaves, B. & Cooman, A. 2008. A model for the potential production and dry matter distribution of Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). *Scientia Horticulturae* 115:142-148.
- Sang-Ngern, M., Youn, U. J., Park, E. J., Kondratyuk, T. P., Simmons, C. J. & Wall, M. M. 2016. Withanolides derived from *Physalis peruviana* (Poha) with potential anti-inflammatory activity. *Bioorganic and Medicinal Chemistry Letters* 26: 2755-2759.
- Saremi, H. 2011. *Fusarium* diseases as the main soil borne fungal pathogen on plants and their control management with soil solarization in Iran. *African Journal of Biotechnology* 10: 18391-8.
- Saure, M. C. 2001. Blossom-end rot of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) -a calcium- or a stress-related disorder? *Scientia Horticulturae* 90: 193-208.
- Schmidt, W. 1999. Review: Mechanism and regulation of reduction-based iron uptake in plants. *New Phytologist* 141: 1-26.
- Schnug, E. & Haneklaus, S. 2005. Sulphur deficiency symptoms in oilseed rape (*Brassica napus* L.)-the aesthetics of starvation. *Phyton - Annales Rei Botanicae* 45: 79-95.
- Scoffoni, C. & Sack, L. 2017. The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration. *Journal of Experimental Botany* 68: 4479-4496.

- Sedano-Castro, G., González-Hernández, V. A., Saucedo-Veloz, C., Soto-Hernández, M., Sandoval-Villa, M. & Carrillo-Salazar, J. A. 2011. Rendimiento y calidad de frutos de calabacita con altas dosis de N y K. *Terra Latinoamericana* 29: 133-142.
- Seefeldt, L. C., Hoffman, B. M. & Dean, D. R. 2009. Mechanism of Mo-dependent nitrogenase. *Annual Review of Biochemistry* 78: 701-722.
- Sethy, S. K. & Ghosh, S. 2013. Effect of heavy metals on germination of seeds. *Journal of Natural Science, Biology and Medicine* 4: 272-275.
- Seybold, H., Trempel, F., Ranf, S., Scheel, D., Romeis, T. & Lee, J. 2014. Ca<sup>2+</sup> signalling in plant immune response: from pattern recognition receptors to Ca<sup>2+</sup> decoding mechanisms. *New Phytologist* 204: 782-790.
- Shahbaz, M., Ravet, K., Peers, G. & Pilon, M. 2015. Prioritization of copper for the use in photosynthetic electron transport in developing leaves of hybrid poplar. *Frontiers in Plant Science* 6: 1-12.
- Simbaqueba, J., Catanzariti, A-M., González, C. & Jones, D. A. 2018. Evidence for horizontal gene transfer and separation of effector recognition from effector function revealed by analysis of effector genes shared between cape gooseberry- and tomato-infecting formae speciales of *Fusarium oxysporum*. *Molecular Plant Pathology* 9: 2302-2318.
- Silva, R. L., Hernández-Navarro, S., Neves, N. M., Ruiz, P. N. M., Carrión-Prieto, P. & Santos, S. E. 2018. Nitrogen fertilization affects Fourier Transform Infrared spectra (FTIR) in *Physalis* L. species. *Computers and Electronics in Agriculture* 150: 411-417.
- Silva, D. F., Villa, F., Barp, F. K., Rotilli, M. C. C. & Stumm, D. R. 2013. Conservação pós-colheita de fisális e desempenho produtivo em condições edafoclimáticas de Minas Gerais. *Revista Ceres* 60: 826-832.
- Sofo, A., Scopa, A., Remans, T., Vangronsveld, J. & Cuypers, A. 2012. Biochemical and physiological responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium, copper and zinc. Anjum, N., Ahmad, I., Pereira, M. E., Duarte, A. C., Umar, S. and Khan, N. A. (ed.). *The Plant Family Brassicaceae: Contribution Towards Phytoremediation*. Series Environmental Pollution. Springer New York. pp. 239-263.
- Steiner, A. A. 1961. A Universal Method for Preparing Nutrient Solutions of a Certain Desired Composition. *Plant and Soil* 15: 134-154.

- Steinkellner, S., Mammerler, R. & Vierheilig, H. 2005. Microconidia germination of the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* in the presence of root exudates. *Journal of Plant Interactions* 1: 23-30.
- Stiefel, E. I. 2002. The biogeochemistry of molybdenum and tungsten. *Metal Ions in Biological Systems* 39: 1-29.
- Subash, N., Meenakshisundaram, M., Unnamalai, N. & Sasikumar, C. 2014. Effect of *Trichoderma harzianum* to control damping off disease and growth promotion in chilli (*Capsicum annum*). *International Journal of Pharma and Bio Sciences* 4: 1076-1082.
- Sun, X., Kay, A. D., Kang, H. Z., Small, G. E., Liu, G. F., Zhou, X., Yin, S. & Liu, C. J. 2013. Correlated biogeographic variation of magnesium across trophic levels in a terrestrial food chain. *PLoS ONE* 8: 1-8.
- Suzuki M, Takahashi, M., Tsukamoto, T., Watanabe, S., Matsushashi, S., Yazaki, J., Kishimoto, N., Kikuchi, S., Nakanishi, H., Mori, S. & Nishizawa, N. K. 2006. Biosynthesis and secretion of mugineic acid family phytosiderophores in zinc deficient barley. *The Plant Journal* 48: 85-97.
- Szefer, P. and Nriagu, J. 2007. Mineral Components in Foods CRC, New York. pp. 480.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. Plant Physiology. 4 th ed. Sinauer Associates. Publishers, Massachusetts, USA.
- Takahashi, H., Buchner, P., Yoshimoto, N., Hawkesford, M. J. & Shiu, S. H. 2012. Evolutionary relationships and functional diversity of plant sulfate transporters. *Frontiers in Plant Science* 2: 119.
- Takahashi, M., Terada, Y., Nakai, I., Nakanishi, H., Yoshimura, E., Mori, S. & Nishizawa, N. K. 2003. Role of nicotianamine in the intracellular delivery of metals and plant reproductive development. *Plant Cell* 15: 1263-1280.
- Takimoto, T., Kanbayashi, Y., Toyoda, T., Adachi, Y., Furuta, C., Suzuki, K., Miwa, T. & Bannai, M. 2014. 4 $\beta$ -Hydroxywithanolide E isolated from *Physalis pruinosa* calyx decreases inflammatory responses by inhibiting the NF- $\kappa$ B signaling in diabetic mouse adipose tissue. *International Journal of Obesity* 38:1432-1439.
- Takken, F. & Rep, M. 2010. The arms race between tomato and *Fusarium oxysporum*. *Molecular Plant Pathology* 11: 309-314.
- Thatcher, L. F., Gardiner, D. M., Kazan, K. & Manners, J. M. 2012. A highly conserved effector in *Fusarium oxysporum* is required for full virulence on *Arabidopsis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 25: 180-190.

- Tholen, D. & Zhu, X. G. 2011. The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO<sub>2</sub> diffusion. *Plant Physiology* 156: 90-105.
- Tippmann, H. F., Schlüter, U. & Collinge, D. B. 2006. Common themes in biotic and abiotic stress signalling in plants. *In: Floriculture, ornamental and plant biotechnology*. Global Science Books. pp. 52-67.
- Todd, C. D., Tipton, P. A., Blevins, D. G., Piedras, P., Pineda, M. & Polacco, J. C. 2006. Update on ureide degradation in legumes. *Journal of Experimental Botany* 57: 5-12.
- Tominaga, J., Shimada, H. & Kawamitsu, Y. 2018. Direct measurement of intercellular CO<sub>2</sub> concentration in a gas-exchange system resolves overestimation using the standard method. *Journal of Experimental Botany* 8: 1981-1991.
- Torres, H. 2002. Rizoctoniasis; Manual de las enfermedades más importantes de la papa en el Perú. Centro Internacional de la Papa (CIP). pp. 19-22.
- Trujillo, J. P. 2007. Aplicación de Elementos Intermitentes y Otros Coadyuvantes a la Conservación Frigorífica de Aguaymanto. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, Facultad de Ciencias, Madrid. pp. 115.
- Tsrer, L., 2010. Review Article. Biology, Epidemiology and Management of *Rhizoctonia solani* on Potato. *Journal Phytopathology* 158: 649-658.
- Tsukamoto, T., Nakanishi, H., Uchida, H., Watanabe, S., Matsushashi, S., Mori, S. & Nishizawa, N. K. 2009. <sup>52</sup>Fe translocation in barley as monitored by a positron-emitting tracer imaging system (PETIS): evidence for the direct translocation of Fe from roots to young leaves via phloem. *Plant and Cell Physiology* 50: 48-57.
- Turnlund, J. R. 2002. Molybdenum metabolism and requirements in humans. *Metal Ions in Biological Systems* 39: 727-739.
- Ulacio, U.; Salas, J.; Querales, P. & Sanabria, M. E. 2002 Microbiota del suelo de zonas productoras de papa del Estado Mérida y su relación con *Rhizoctonia solani*. *Bioagro* 14: 11-16.
- Valdenegro, M., Fuentes, L., Herrera, R. & Moya-León, M. A. 2012. Changes in antioxidant capacity during development and ripening of goldenberry (*Physalis peruviana* L.) fruit and in response to 1-methylcyclopropene treatment. *Postharvest Biology and Technology* 67:110-117.

- Vance, C. P., Uhde-Stone, C. & Allan, D. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptation by plants for securing non-renewable resources. *New Phytologist* 15: 423-447.
- Vargas-Ponce, O., Pérez-Álvarez, L. F., Zamora-Tavares, P. & Rodríguez, A. 2011. Assessing genetic diversity in Mexican husk tomato species. *Plant Molecular Biology Reporter* 29: 733-738.
- Velázquez, S. M., Cabello, N. M., Elíades, A. L., Russo, L. M., Allegrucci, N. & Schalamuk, S. 2017. Combinación de hongos movilizadores y solubilizadores de fósforo con rocas fosfóricas y materiales volcánicos para la promoción del crecimiento de plantas de lechuga (*Lactuca sativa* L.). *Revista Argentina de Microbiología* 49: 347-355.
- Velázquez, V. R., Reveles, H. M. & Reveles, T. L. R. 2014. Manejo de enfermedades de los almácigos tradicionales de Chile para secado en Zacatecas. Folleto Técnico. N. 50. Campo Experimental Zacatecas. CIRNOC-INIFAP. pp. 1-31.
- Vert, G. and Grotz, N., Dedaldechamp, F., Gaymard, F., Guerinot, M. L., Briat, J. F. & Curie, C. 2002. IRT1, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth. *Plant Cell* 14: 1223-1233.
- Villarreal-Navarrete, A., Fischer, G., Melgarejo, L. M., Correa, G. & Hoyos-Carvajal, L. 2017. Growth response of the cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) to waterlogging stress and *Fusarium oxysporum* infection. *Acta Horticulturae*: 1178: 161-168.
- Villarreal, A., Aguirre, W. & Hoyos, L. 2014. Fenómeno de la niña: impacto en la producción de uchuva en Cundinamarca, Colombia. *Revista de Ciencias Agrícolas* 31: 118-127.
- Walters, D. R., Ratsep, J. & Havis, N. D. 2013. Controlling crop diseases using induced resistance: Challenges for the future. *Journal of Experimental Botany* 64:1263-80.
- Wang, Y. H., Zou, C. Q., Mirza, Z., Li, H., Zhang, Z. Z., Li, D. P., Xu, C. L., Zhou, X., Shi, J. X., Xie, D. T., He, X. & Zhang, Y. 2016. Cost of agronomic biofortification of wheat with zinc in China. *Agronomy for Sustainable Development* 36: 44-51.
- Wegner, L. H. 2015. Interplay of water and nutrient transport: a whole plant perspective. *Journal of Experimental Botany* 76: 109-141.
- Wharton, P., Kirk, W., Berry, D. & Snapp, S. 2007. Michigan Potato Diseases: Rhizoctonia stem canker and blackscurf of potato. Extension Bulletin E-2994.

- White, P. J. & Broadley, M. R. 2009. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytologist* 182: 49-84.
- Wood, B. W., Reilly, C. C. & Nyczepir, A. P. 2004a. Mouse-ear of pecan: I. Symptomology and occurrence. *HortScience* 39: 87-94.
- Wood, B. W., Reilly, C. C. & Nyczepir, A. P. 2004c. Mouse-ear of pecan: a nickel deficiency. *HortScience* 39: 1238-1242.
- Wu, D. L., Hou, S. W., Qian, P. P., Sun, L. D., Zhang, Y. C. & Li W. J. 2009. Flower color chimera and abnormal leaf mutants induced by  $^{12}\text{C}^{6+}$  heavy ions in *Salvia splendens* Ker-Gawl. *Scientia Horticulturae* 121: 462-467.
- Yilmaztekin, M. 2014. Analysis of volatile components of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) grown in Turkey by HS-SPME and GC-MS. *Scientific World Journal* 79: 60-97.
- Yruela, I. 2009. Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Functional Plant Biology* 36: 409-430.
- Yu, Z., Juhasz, A., Islam, S., Diepeveen, D., Zhang, J., Wang, P. & Ma, W. 2018. Impact of mid-season sulphur deficiency on wheat nitrogen metabolism and biosynthesis of grain protein. *Scientific Reports* 8: 2499.
- Zapata, J. L., Saldarriaga, A., Londoño, M. & Díaz, C. 2002. Manejo del cultivo de la Uchuva en Colombia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica, Colombia Boletín Técnico. pp. 42.
- Zhang, C., Druzhinina, I., Kubick, C. P. & Xu, T. 2005. *Trichoderma* biodiversity in China: evidence for a north to southern distribution of species in East Asia. *FEMS Microbiology Letters* 251: 251-257.
- Zhou, J., Wang, M., Sun, Y., Gu, Z., Wang, R., Saydin, A. & Guo, S. 2017. Nitrate increased cucumber tolerance to *fusarium* wilt by regulating fungal toxin production and distribution. *Toxins* 9: 100.
- Zhu, Y. & Gong, H. 2014. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants. *Agronomy for Sustainable Development* 34: 455-472.