



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS**

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN EDAFOLOGÍA

**HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y
PRESIÓN OSMÓTICA DE LA SOLUCIÓN
NUTRITIVA EN LA PRODUCCIÓN DE
ZARZAMORA (*Rubus* spp.)**

MARCO ANTONIO GONZÁLEZ PATRICIO

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO 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 Marco Antonio González Patricio, 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 Alejandro Alarcón, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Hongos micorrízicos arbusculares y presión osmótica de la solución nutritiva en la producción de zarzamora (Rubus spp.)

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 23 de julio de 2019


Firma del
Alumno (a)


Dr. Alejandro Alarcón
Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: **"HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y PRESIÓN OSMÓTICA DE LA SOLUCIÓN NUTRITIVA EN LA PRODUCCIÓN DE ZARZAMORA (*Rubus spp.*)"**, realizada por el alumno: **MARCO ANTONIO GONZÁLEZ PATRICIO**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
EDAFOLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. ALEJANDRO ALARCÓN

ASESOR



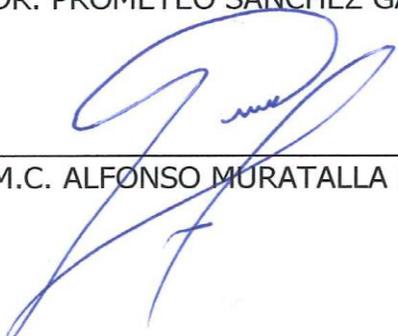
DR. . RONALD FERRERA CERRATO

ASESOR



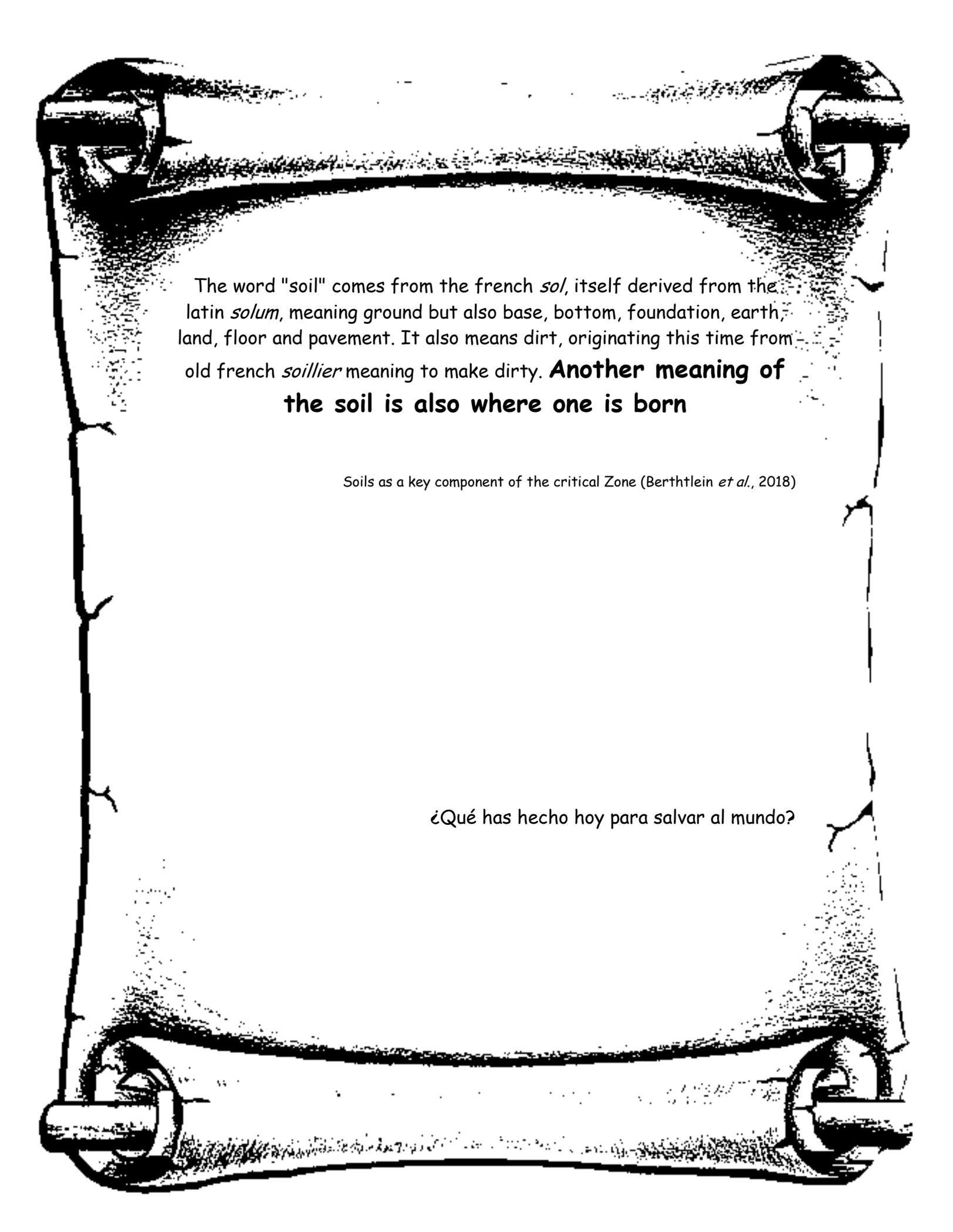
DR. PROMETEO SÁNCHEZ GARCÍA

ASESOR



M.C. ALFONSO MURATALLA LÚA

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Agosto 2019

A black and white illustration of a scroll with four metal fasteners at the corners. The scroll is unrolled, showing text in the center. The text is in a serif font, with some words in bold. The background of the scroll is a stippled texture.

The word "soil" comes from the french *sol*, itself derived from the latin *solum*, meaning ground but also base, bottom, foundation, earth, land, floor and pavement. It also means dirt, originating this time from old french *soillier* meaning to make dirty. **Another meaning of the soil is also where one is born**

Soils as a key component of the critical Zone (Berthlein *et al.*, 2018)

¿Qué has hecho hoy para salvar al mundo?

HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y PRESIÓN OSMÓTICA DE LA SOLUCIÓN NUTRITIVA EN LA PRODUCCIÓN DE ZARZAMORA (*Rubus* spp.)

Marco Antonio González Patricio, M. en C.
Posgrado en Edafología

RESUMEN

La presente investigación estudió el efecto de la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva, aplicada a plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Se estableció un experimento factorial 3^2 , tomando como factores la inoculación con HMA a tres niveles [Referencia (dos especies), Nativo (siete especies), y Sin inocular], en combinación con tres niveles de PO (0.18, 0.36, y 0.72 atm). Las plantas fueron inoculadas 15 días después del trasplante, y después de 30 días fueron sometidas a PO diferenciada, y mantenidas en condiciones de invernadero por 250 días. El peso de materia seca de vástago, lecturas SPAD, número de frutos, y el rendimiento promedio incrementaron al combinar 0.72 atm con el inóculo de Referencia. La combinación de 0.36 atm con el inóculo de Referencia mejoró la altura, y el contenido P y K en savia. La combinación de 0.72 atm con el inóculo Nativo incrementó los valores de Fv/Fm y el contenido de Ca en savia. El peso de frutos incrementó al aplicar 0.36 o 0.72 atm, independientemente de la inoculación con HMA. El peso de materia seca de raíz fue mayor con la combinación de 0.18 atm con el inóculo nativo. La zarzamora es sensible al disminuir la PO de solución nutritiva; más aún, la mayoría de los parámetros evaluados mejoraron significativamente al inocular los consorcios de HMA que aumentaron la capacidad de la planta de captar nutrimentos y agua.

Palabras clave: frutillas, micorriza, solución nutritiva Steiner, rendimiento de frutos

ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGUS AND OSMOTIC PRESSURE OF THE NUTRIENT SOLUTION IN BLACKBERRY PRODUCTION (*Rubus* spp.)

**Marco Antonio González Patricio, MSc.
Edaphology Graduate Program**

ABSTRACT

This research studied the effect of the osmotic pressure (OP) of the nutrient solution applied to blackberry plants (*Rubus* spp.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). A factorial experiment 3^2 was set which included AMF inoculation with three levels [Reference (two species), Native (seven species) and Non-AMF] in combination with three OP levels (0.18, 0.36, and 0.72 atm). Plants were inoculated after 15 days of transplanting, and subjected to the three OP levels after 30 days; plants were kept under greenhouse conditions for 250 days. The shoot dry matter, SPAD readings, number of fruits and fruit yield were improved by applying 0.72 atm in combination with the Reference inoculum. The combination of 0.36 atm with the Reference inoculum improved both plant height and the P and K contents in petiole sap. The combination of 0.72 atm with the native inoculum increased the Fv/Fm and the content of Ca in sap. Regardless AMF inoculation, the fruit weight enhanced due to the application of 0.36 or 0.72 atm. The root dry matter was significantly high with the combination of 0.18 atm with the native inoculum. Blackberry plants are sensitive to changes of OP in nutrient solution; moreover, most of the parameters evaluated significantly improve by inoculating the HMA consortiums that increase the plant's ability to capture nutrients and water.

Key words: small fruits, mycorrhiza, Steiner nutrient solution, fruit yield

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de México por la beca otorgada a través del Consejo Nacional de Ciencia Y Tecnología (CONACYT).

Al Colegio de Postgraduados por las facilidades otorgadas para realizar mis estudios de maestría.

A mi consejo particular: Dr. Alejandro Alarcón, por ser participe como consejero de este trabajo, Dr. Ronald Ferrera Cerrato, Dr. Prometeo Sánchez García, y al M.C. Alfonso Muratalla Lúa, a todos ustedes gracias por el tiempo dedicado a este trabajo, así como revisión y recomendaciones acertadas llegar a buen término.

A los profesores del postgrado en Edafología especialmente a: Dra. Libia Trejo Téllez. Dr. Víctor Ordaz Chaparro por las facilidades otorgadas.

A la Dra. Laura Hernández por los conocimientos transmitidos en la identificación de HMA.

No tengo palabras para expresar mi gratitud a: Dr. Luis Olvera, Dr. Benjamín González, Dra. Oralia Sánchez, M.C. Víctor Montoya, M.C Francisco Méndez, M.C. Orlando Catalan, por compartir su conocimiento y su disposición a ayudarme en todo momento.

A todas las personas que me han brindado apoyo y que de alguna manera han motivado este trabajo.

Gracias de todo corazón

Atentamente:

M. en C. Marco Antonio González Patricio

DEDICATORIA

A mi esposa:

Iniciamos una vida juntos en donde hemos compartimos momentos inolvidables,
Realizamos nuestros sueños profesionales y personales,
Incentivas mis ganas de ser mejor y corriges mis defectos, y por eso
Siempre te voy a querer, amar, respetar y cuidar.

A mi familia:

Sabiendo que no tengo una forma de agradecer toda una vida de esfuerzo y sacrificios, quiero que sientan que el objetivo logrado es de ustedes y para ustedes.

Mis padres Elpidia Patricio y Adin González

Mis hermanos Adin, Luis y Selene González Patricio

Mis sobrinos Gustavo González y Dorian Aguilar

A la familia que he elegido a lo largo de estos años:

Gracias por todos esos buenos momentos, por todas esas risas y consejos que he recibido de ustedes.

Tobías, Carlos, Dina, Abraham, Isidro, Ruperto, J. Víctor, Julio, C. Luis, Jasso, Benjamín, Luis, Oralia, Fernando.

A la familia Aguilar Flores:

Por darme el mejor regalo de mi vida y por el apoyo que me han brindado en todo momento.

En memoria a:

Dr. Mario Martínez Menes

Dr. Antonio Trinidad Santos

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
AGRADECIMIENTOS	vi
DEDICATORIA	vii
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xii
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	4
Objetivo general.....	4
Objetivos específicos	4
Hipótesis general.....	5
Hipótesis específicas.....	5
REVISIÓN DE LITERATURA	6
Cultivo de zarzamora	6
Descripción y características taxonómicas.....	6
Importancia económica	7
Macronutrientes y su función en el cultivo de zarzamora	9
Nitrógeno (N)	9
Fósforo (P)	10
Potasio (K)	11
Indicadores de calidad de fruto	11
Sólidos solubles.....	12
Firmeza.....	12
Relación ancho-largo (forma)	13
Peso fresco	13
Relación de la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva con la producción de cultivos.....	14
Hongos micorrízicos arbusculares (HMA).....	15
Inoculación con HMA como factor de resistencia al estrés	16
Interacción del género <i>Rubus</i> con los HMA	17

MATERIALES Y MÉTODOS	18
Ubicación del experimento	18
Material vegetal	19
Inóculo micorrízico.....	19
Evaluación de la colonización de la raíz.....	20
Solución nutritiva.....	20
Descripción del sistema de riego	22
Sustrato y macetas	23
Tratamientos	24
Diseño experimental y análisis estadístico	26
Variables de crecimiento y contenido nutrimental en savia	26
Variables fisiológicas.....	27
Variables de rendimiento	28
RESULTADOS	29
Colonización micorrízica.....	29
Efectos en las variables de crecimiento	29
Efecto en el contenido nutrimental en savia	33
Efecto en las variables fisiológicas.....	36
Efecto en las variables de rendimiento y calidad de fruto	38
DISCUSIÓN	44
CONCLUSIONES	50
LITERATURA CITADA	51

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de las soluciones nutritivas y equilibrio entre cationes y aniones..	21
Cuadro 2. Datos del análisis del agua potable utilizada en la preparación de la solución nutritiva.....	23
Cuadro 3. Resultados obtenidos por el método de curva de liberación de agua (de Boodt et al., 1974) para la mezcla de sustratos tezontle+vermiculita (proporción 5:1 v/v), utilizada en el experimento.	24
Cuadro 4. Niveles en la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva de Steiner y la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) utilizados en los tratamientos.....	25
Cuadro 5. Tratamientos generados a partir de la combinación de los niveles definidos en los dos factores de estudio.	26
Cuadro 6. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la colonización micorrízica de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 120 días.....	29
Cuadro 7. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la altura y diámetro de tallo de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 120 días.	31
Cuadro 8. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la acumulación de peso de materia seca de vástago y raíz de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 120 días.....	34
Cuadro 9. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y sus interacciones en el contenido de P, K y Ca en savia del peciolo en plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 90 días.	34
Cuadro 10. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y sus interacciones en	

	las lecturas SPAD y la fluorescencia de clorofila en plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 90 días.	36
Cuadro 11.	Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción en las variables de rendimiento en zarzamora (<i>Rubus</i> spp.), después de 250 días.	39
Cuadro 12.	Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción en la calidad de frutos de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.).	41

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Principales países productores de zarzamora a nivel mundial en el 2017 según lo reportado por FAOSTAT, 2019.....	8
Figura 2. Comportamiento anual de la producción de zarzamora en México según lo reportado por FAOSTAT, 2019.....	8
Figura 3. Especies de hongos micorrízicos arbusculares identificadas del consorcio de Coapilla, Chiapas. a) <i>Funneliformis geosporum</i> (TH Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler, b) <i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe, c) <i>A. spinosa</i> C. Walker & Trappe, d) <i>Gigaspora decipiens</i> IR Hall y LK Abbott, f) <i>Ambispora</i> aff. <i>fennica</i> , g) <i>Entrophospora infrequens</i> (IR Hall) RN Ames y RW Schneid y h) <i>Septoglomus</i> aff. <i>constrictum</i>	21
Figura 4. Curva de liberación de agua para la mezcla de sustrato Tezontle+Vermiculita (5:1 v/v).	25
Figura 5. Porcentaje de colonización micorrízica (A, B, C) de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4).	30
Figura 6. Altura (A, C, F) y diámetro de tallo (B, D, G) de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4).	32
Figura 7. Peso de materia seca de vástago (A, D, G), de raíz (B, E, H), y total(C, F, I) en el extracto de savia peciolar de plantas de zarzamora (<i>Rubus</i> spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4). Simbología: PMSV=Peso materia seca de vástago; PMSR= Peso de materia seca de raíz; PMST=Peso de materia seca total.....	35

- Figura 8.** Contenido de fósforo (A, D, G), potasio (B, E, H) y calcio (C, F, I) en el extracto de savia peciolar de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 90 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4 37
- Figura 9.** Lecturas SPAD (A, D, G), indicador de fluorescencia de clorofilas Fv/Fm (B, E, H) y Fv/Fo (C, F, I) en hojas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 90 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha = 0.05$; n = 4). Simbología: Fo=fluorescencia inicial; Fv=fluorescencia variable; Fm=fluorescencia máxima..... 40
- Figura 10.** Número promedio de frutos (A, D, G), peso promedio de frutos (B, E, H) y rendimiento promedio (C, F, I) de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 250 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias estadísticas significativas (Tukey, $\alpha = 0.05$; n = 4). Simbología: NPF= número promedio de frutos; PPF= Peso promedio de fruto; RP=Rendimiento promedio..... 42
- Figura 11.** Respuesta de los °Brix (A, C, E) y de la relación ancho/largo (B, D, F) de frutos de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, después de 250 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4). 43

INTRODUCCIÓN

La zarzamora (*Rubus* spp.) se ha convertido en un cultivo importante en México (Ricárdez-Luna *et al.*, 2016) su área de distribución es amplia y sobre todo en el hemisferio nórdico de Asia, Europa y América (Darrow, 1937; Jennings, 1988; Clark y Finn, 2011). Actualmente su distribución es mundial, ya sea de forma silvestre o como cultivar mejorado (Jennings *et al.*, 1991). La zarzamora pertenece al género *Rubus* de la familia *Rosaceae*, que incluyen alrededor de 750 especies (Daubeny, 1996; Muratalla *et al.*, 2013), para el caso de las zarzamoras cultivadas se acepta el uso del género, sin incluir el epíteto de especie (Clark y Finn, 2011), debido a la constante hibridación que existe (Evans *et al.*, 2007).

En México, los productores se han centrado en la producción de cultivares de bajo requerimiento de frío, dentro de los cuales se pueden mencionar “Brazos”, “Tupy”, “Kiowa”, “Comanche”, “Choctaw” y “Cherokee” (Muratalla *et al.*, 2013). La combinación de variedades que se han adaptado a los diversos climas con el “sistema de producción forzada” ha permitido tener producción la mayor parte del año, lo que ha convertido a México en el primer productor a nivel mundial (Calderón-Zavala, 2006; Strik *et al.*, 2007; SIAP, 2018).

Como cultivo agrícola, la producción de zarzamora enfrenta diversos retos, Calderón-Zavala (2006) refirió que el crecimiento sin control de la superficie cultivada podría llegar a ser uno de ellos (superficie y densidad), esto conlleva un mayor requerimiento de agua para riego y fertilizantes, lo que impacta al suelo de manera negativa cuando el manejo no es el adecuado, generando problemas de salinidad (Villa-Castorena *et al.*, 2006; de Souza-Faria *et al.*, 2009; Jiang *et al.*, 2019) y disminución de la diversidad biológica en el suelo (Zúñiga-Escobar *et al.*, 2011; Sall *et al.*, 2015; Jiang *et al.*, 2019a). Hay que acotar que el efecto de la salinidad sobre las plantas depende de la concentración y del tipo de sal (Sadeghian y Zapata, 2014), el cultivar, tipo de planta (hábito) y etapa fenológica de la planta (Cramer *et al.*, 1994).

La presión osmótica (PO) a menudo es usada para caracterizar a las soluciones nutritivas, ya que influye de manera determinante en la respuesta de las plantas (Juárez-Hernández *et al.*, 2006), y está relacionada con el potencial químico del solvente derivado de la presencia de solutos (Salisbury y Ross, 1994). Cuando los valores de PO se elevan a causa de la salinidad en la solución del suelo, las plantas buscan equilibrar el contenido de sales con el agua presente en su interior. Como resultado, se provoca un estrés osmótico que activa la difusión de las moléculas de agua hacia la solución del suelo (Baca-Castillo *et al.*, 2016). Este cambio en la concentración de solutos genera problemas de absorción de agua y nutrimentos (Marschner, 1995), afectando aproximadamente 20% del total de las tierras cultivadas, y 33% de las tierras sometidas a sistemas de irrigación a nivel mundial (Shrivastava y Kumar, 2015).

La búsqueda de un sistema sostenible y sustentable de producción basada en principios de producción más eficientes, es el objetivo de investigaciones en la última década (Pellegrino *et al.*, 2011; Avio *et al.*, 2018), en las que el uso de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) ha surgido como alternativa biotecnológica en la agricultura, ya que éstos optimizan el uso de fertilizantes químicos y las reservas de nutrimentos en el suelo (Baslam *et al.*, 2011; Aliyu *et al.*, 2019; Attarzadeh *et al.*, 2019).

Los HMA se asocian simbióticamente con las raíces de la mayoría de las plantas (80%), ya sean cultivadas o silvestres (Tang *et al.*, 2001; Brundrett y Tedersoo, 2018). Este tipo de hongos se ha relacionado con diversos beneficios como el mejoramiento de las propiedades del suelo y la resistencia a la erosión al estabilizar los agregados del suelo (Rillig y Mummey, 2006), aumentan la resistencia de las plantas al estrés propiciado por diversos factores bióticos y abióticos (Chun *et al.*, 2018; Bernardo *et al.*, 2019; Aseel *et al.*, 2019) y de manera directa incrementan la captación de fósforo (P; Chiu y Paszkowski, 2019). Por

ello, el estudio de la aplicación de consorcios de HMA ha cobrado relevancia para la agricultura, ya que se ha observado que afectan de diversas formas el crecimiento, la fisiología y la producción de las plantas cultivadas (Garg y Chandel, 2010; Baslam *et al.*, 2011; Aseel *et al.*, 2019; Bitterlich *et al.*, 2019).

Las investigaciones de HMA en la producción de zarzamora se han enfocado al impacto de éstos en la aclimatación de plántulas producidas *in vitro* (Carreón *et al.*, 2000; Pérez-Moncada *et al.*, 2012). Sin embargo, poco se sabe del impacto de los HMA en sistemas de producción en invernaderos, particularmente en el manejo de las características de la solución nutritiva. Por lo anterior, el objetivo de esta investigación consistió en evaluar el efecto de la inoculación de HMA en combinación de tres PO en la solución nutritiva Steiner, sobre el crecimiento y producción de zarzamora (*Rubus spp.*), bajo condiciones de invernadero.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Evaluar el efecto de la aplicación de solución nutritiva con tres diferentes presiones osmóticas en el crecimiento y producción de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculada con hongos micorrízicos arbusculares.

Objetivos específicos

1. Conocer la respuesta agronómica y fisiológica de zarzamora (*Rubus* spp.) a la aplicación de solución nutritiva con tres niveles de presión osmótica.
2. Evaluar la respuesta agronómica y fisiológica de la zarzamora (*Rubus* spp.) inoculadas con dos consorcios de hongos micorrízicos arbusculares.
3. Evaluar la respuesta agronómica y fisiológica de zarzamora (*Rubus* spp.) ante la interacción de la inoculación de hongos micorrízicos arbusculares y la presión osmótica de la solución nutritiva.

Hipótesis general

La presión osmótica de la solución nutritiva afecta significativamente el crecimiento y producción de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculada con hongos micorrízicos arbusculares.

Hipótesis específicas

1. La aplicación en la solución nutritiva de tres diferentes niveles de presión osmótica afecta significativamente la respuesta agronómica y fisiológica de zarzamora (*Rubus* spp.)
2. El origen de los consorcios de hongos micorrízicos arbusculares afecta significativamente la respuesta agronómica y fisiológica de la zarzamora (*Rubus* spp.).
3. La interacción de la inoculación de hongos micorrízicos arbusculares y la presión osmótica de la solución nutritiva afecta significativamente la respuesta agronómica y fisiológica de la zarzamora (*Rubus* spp.).

REVISIÓN DE LITERATURA

Cultivo de zarzamora

El origen de la zarzamora (*Rubus* spp.) como cultivo, se ha ubicado junto con los primeros pobladores de Europa y América del Norte que recolectaron frutos silvestres de varias especies del género *Rubus* (Darrow, 1937; Clark y Finn, 2008). Se sabe que su distribución abarca a todo el mundo en forma silvestre y como cultivo comercial, desde donde se han desarrollado cultivares que se adaptan a un amplio rango de condiciones climáticas (Jennings *et. al.*, 1991).

Descripción y características taxonómicas

La zarzamora pertenece a la familia Rosaceae, al género *Rubus*, el cual contiene al subgénero *Idaeobatus* (frambuesas) y al subgénero *Rubus* (zarzamoras) con importancia comercial (Clark y Finn, 2011). Debido a la hibridación constante entre todas las variedades comerciales y silvestres (Evans *et. al.*, 2007) se acepta el uso del género *Rubus* para describir a variedades comerciales dejando de lado el epíteto de especie (Clark y Finn, 2011).

Típicamente, la planta de zarzamora es un arbusto sarmentoso de ramas espinosas (hay sin espinas) y bienales, es decir el primer año se producen cañas vegetativas que después de un periodo latente llegan a la floración (Clark y Finn, 2011). Presentan hojas opuestas, compuestas de 5 folíolos elípticos y con borde aserrado, de forma palmeada. Sus flores son hermafroditas de 2-3 cm, de color blanco a rosa claro, crecen en racimos compuestos (inflorescencia tipo panícula), con 5 sépalos y 5 pétalos sobre un receptáculo (tálamo) plano o convexo, con numerosos estambres. Dan lugar a frutos succulentos en forma de agregados

de pequeñas drupas con una semilla (polidrupa). Estos agregados se adhieren al receptáculo que forma parte del fruto, de color rojo cuando inmaduro y finalmente negro con acabado brillante cuando maduro (Linnaeus, 1974; Monasterio-Huelin y Maciá, 2002).

Importancia económica

La producción de zarzamora es de importancia económica reciente, ya que es un producto muy apreciado en Europa y Estados Unidos, esto se ve reflejado en el aumento de la tasa de importaciones, principalmente en E.U.A (Muratalla *et. al.*, 2013), en específico aquellas variedades que se comercializan para el consumo como fruta fresca. Esto se atribuye a factores como su rentabilidad, la cantidad de mano de empleos directos e indirectos, la variedad de productos que se pueden obtener y recientemente el comercio que se da a nivel global (Merchand, 2013), la producción total a nivel mundial de zarzamora para el 2017 fue de 953, 081 Mg, de los cuales México aportó 28%, lo que lo convierte en el principal productor de zarzamora a nivel mundial (FAOSTAT, 2019). En total los diez principales productores aportaron 86 % del volumen total de producción (Figura 1).

México es el principal productor a nivel mundial según los datos de SIAP (2018) y FAOSTAT (2019), pasó de ser el segundo lugar desde el año 2012 al primero en tan sólo 6 años con una producción de 270, 399 Mg (Figura 2), de los cuales se exportaron 70, 086 Mg. Los principales destinos de las exportaciones de zarzamora mexicana en orden descendente son E.U.A, Canadá, Reino Unido, Alemania, Francia, Holanda y Bélgica (Muratalla *et. al.*, 2013), y recientemente el mercado asiático ha entrado como destino de las exportaciones mexicanas en específico los mercados de China, Rusia y Japón (SIAP, 2017).

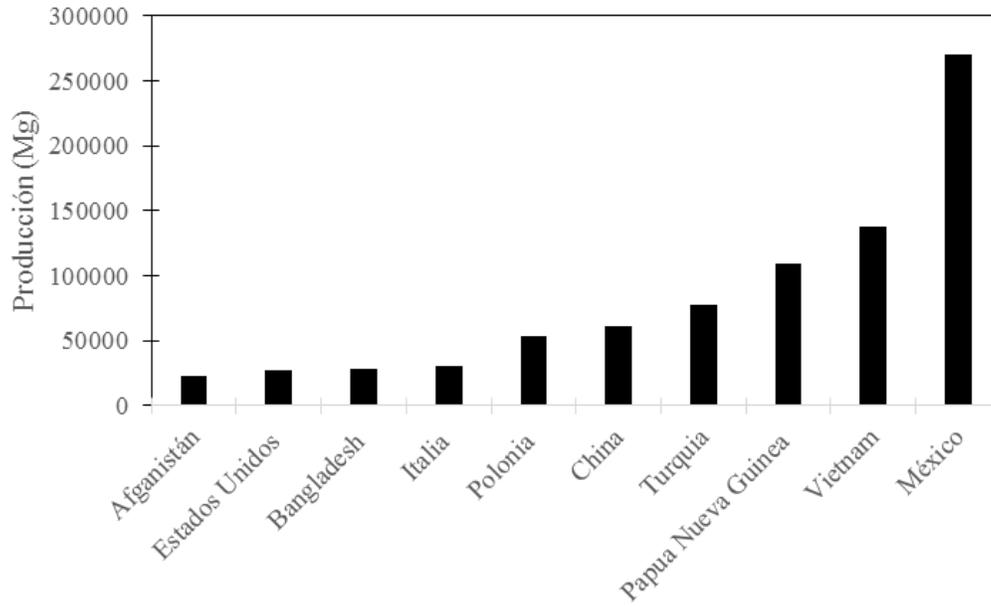


Figura 1. Principales países productores de zarzamora a nivel mundial en el 2017 según lo reportado por FAOSTAT (2019).

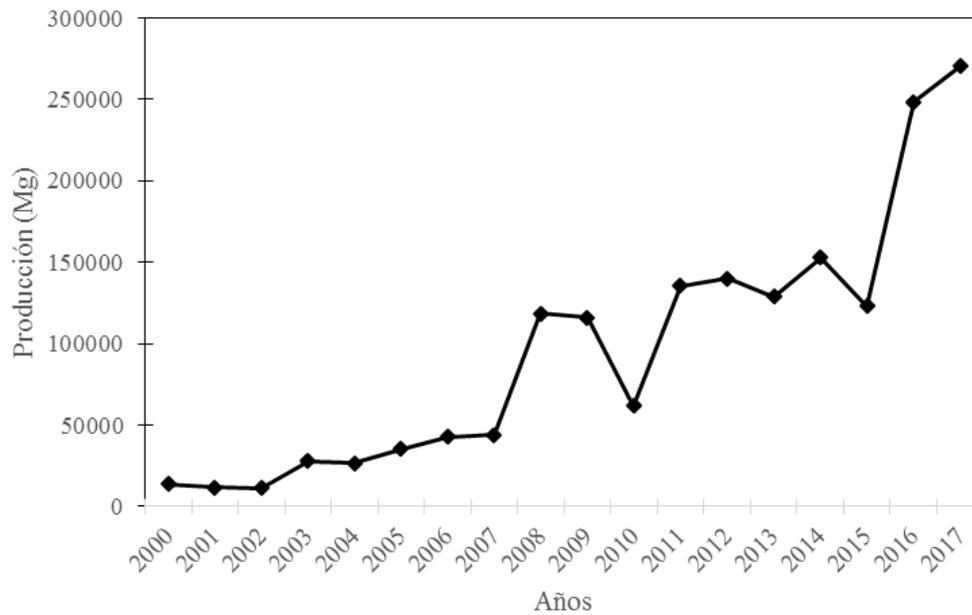


Figura 2. Comportamiento anual de la producción de zarzamora en México según lo reportado por FAOSTAT (2019).

Del total de la producción nacional de frutillas, la zarzamora representa 49% seguido de fresa (*Fragaria* spp.) con 34.94 %, frambuesa (*Rubus* sp.) con 8.4%, y arándano azul (*Vaccinium corymbosum*) con 7.64% (Ricárdez-Luna *et. al.*, 2016). En la industria de las frutillas en México, el estado de Michoacán encabeza la producción con 248, 512 Mg lo que representa el 97.7 % del valor de la producción (\$ 9 051 000 000.00 M.N.), le sigue el estado de Jalisco con 1% y Colima con 0.6% del valor de la producción (SIAP, 2017).

Macronutrientes y su función en el cultivo de zarzamora

Nitrógeno (N)

Como constituyente de la materia seca en las plantas el N está presente en un rango óptimo del 1% al 4%, dependiendo de la etapa fenológica y de la especie (Correndo y García, 2017). Este nutriente es componente estructural de aminoácidos y proteínas principalmente, y constituyente de todas las enzimas, esto le confiere la característica de limitante para el desarrollo vegetal, ya que el suelo no satisface la demanda de N de las plantas, mientras que su mayor reserva se encuentra en la atmósfera en forma de N₂ (Alcántar-González *et al.*, 2016). La sintomatología de la deficiencia de N en zarzamora se presenta principalmente en hojas; el primer indicador es la clorosis (amarillamiento) en hojas maduras, las cañas no tienen vigor y finalmente, las puntas de las hojas más viejas pueden volverse rojas (Sánchez-García *et al.*, 2016). El exceso de N, más del 3% en promedio, genera plantas con mayor follaje que yemas florales, disminuyendo su producción. Además, el exceso de N reduce la turgencia y firmeza en el fruto, principalmente porque el desequilibrio se presenta con otros nutrientes como el calcio (Ca); en general, las plantas de zarzamora con menos del 2% de N foliar, disminuyen su productividad (NRAS, 2008).

Fósforo (P)

Como nutrimento, el P está presente en el suelo en formas orgánicas ligado a la materia orgánica (MO), y en formas inorgánicas, retenido en los minerales fosfatados poco solubles o en solución (Nuñez-Escobar, 2016). Además, el P se mueve por la solución del suelo por difusión a tasas bajas, por estas razones su disponibilidad para las plantas es limitada comparada con sus requerimientos. Su disponibilidad se ve afectada por el pH del suelo, la humedad y el tipo de suelo, así como por el contenido de MO, la cantidad de Ca, aluminio (Al), y la temperatura del suelo. Dentro de sus funciones, destaca principalmente la estructural, al formar parte de los ácidos nucleicos, fosfolípidos y nucleótidos principalmente, pero quizá el proceso en el que es más reconocido es el de almacenamiento y transferencia de energía formando parte del AMP sustancia que da origen al ATP y ADP que funcionan como precursores de las coenzimas NAD y NADP (Alcantar-González *et. al.*, 2016). El cultivo de zarzamora tiende a una demanda baja de P en comparación con otros cultivos. Por ello, la principal preocupación con el cultivo de zarzamora sería el exceso de P, debido a la reacción con otros cationes de la solución del suelo para formar precipitados insolubles con hierro (Fe), Al, Ca y zinc (Zn), lo que repercute en deficiencias de micronutrientes o incluso toxicidad por Al (NRAS, 2008). Las plantas que presentan deficiencia de P desarrollan un tono púrpura en las hojas maduras, mientras que las hojas más jóvenes pueden volverse verde oscuro; esta deficiencia es crucial en la producción de zarzamora debido a la importancia del P en la fructificación (Sánchez-García *et al.*, 2016).

Potasio (K)

El K está presente en el suelo en cantidades relativamente altas en comparación con su demanda; sin embargo, la mayoría de éste se encuentra en forma de minerales pocos solubles, por lo que se considera que existe una disponibilidad potencial para las plantas. De acuerdo con su aprovechabilidad para las plantas, el K se clasifica en no aprovechable (90-98 % del total en el suelo), lentamente aprovechable (1-10% del total del suelo), y fácilmente aprovechable (1-2 % del total en el suelo). Esta última categoría considera al potasio hidrosoluble y al intercambiable en la solución del suelo (Nuñez-Escobar, 2016). La difusión es el mecanismo más importante para la captación de K, esto implica que un buen desarrollo radicular representa una ventaja para las plantas. Como otros nutrientes, su disponibilidad depende de las propiedades intrínsecas del suelo. Por lo tanto, una estrategia adecuada sería aumentar la capacidad de intercambio catiónico, manteniendo un balance con otros nutrientes como el Ca y el Mg.

Las funciones del K se relacionan con su papel como activador de enzimas (Epstein, 1992), en el transporte de azúcares, el funcionamiento de las estomas, el equilibrio de cargas, y la síntesis de proteínas (Alcántar-González *et. al.*, 2016). Las deficiencias ocurren primero en hojas más viejas y dan como resultado una necrosis marginal. Los niveles de K foliar tienden a fluctuar durante la temporada, y disminuyen al aumentar la demanda del cultivo (Sánchez-García *et. al.*, 2016).

Indicadores de calidad de fruto

La calidad de los frutos frescos está reglamentada por los estándares de calidad del mercado. Por un lado, los consumidores han elevado sus estándares y por el otro, sus

características que representan un “plus”, dentro de los cuales se pueden mencionar el color y la forma. Otro aspecto del mercado a considerar es la industria que exige características especiales de acuerdo con el producto final (USDA, 2004). Por ello, la idea de una producción holística y responsable cobra relevancia, y el mismo sistema de producción se ha ido especializando de acuerdo con el mercado al que está dirigido.

Para el caso de zarzamora, la dulzura es considerada como una característica clave para la penetración de mercado que debe tener la fruta fresca. Por otra parte, la acidez, el contenido aromático y la astringencia son características críticas para procesar la zarzamora. Además de estas características se incluyen también la firmeza, la forma, el color y la facilidad de cosecha, esta última sobre todo para la producción intensiva (Clark, 2005).

Sólidos solubles

Los sólidos solubles presentes en jugo o pulpa, expresados en porcentaje de sacarosa (°Brix), están compuestos principalmente por azúcares, ácidos y sales, cuya determinación se realiza con un refractómetro calibrado a 20 °C (a una temperatura diferente se debe realizar un ajuste). En general, un contenido de sólidos solubles de al menos 10% en zarzamoras frescas, proporciona una experiencia al gusto "dulce" para el consumidor (Clark y Finn, 2011). Sin embargo, existen cultivares que van desde 8% hasta más del 15% (Siriwoharn *et al.*, 2004; Fan-Chiang y Wrolstad, 2005; Clark y Finn, 2011).

Firmeza

En la evaluación postcosecha, la firmeza se considera como una característica importante debido a la sensación de mayor calidad que genera, sobre todo en fruta fresca.

Generalmente, se evalúa en dos sitios de la parte media del fruto, midiendo propiamente la firmeza de la pulpa, mediante el uso de un texturómetro (se recomienda evaluarla después del almacenamiento). La firmeza se ve afectada por el grado de maduración y el ambiente, en particular la lluvia en la época de cosecha (Perkins-Veazie *et al.*, 2000; Perkins-Veazie y Clark, 2005)

Relación ancho-largo (forma)

Esta característica en los frutos de zarzamora es muy variable a tal grado que aún no existe un consenso sobre cuál es la forma más deseada. Más importante que la forma, es que esta sea uniforme en toda la cosecha, frutas irregulares no son muy aceptables. La forma más aceptada para el mercado de fruta es la más cercana a la redonda o cónica y que la cosecha sea uniforme (Clark *et al.*, 2007). La regularidad en la forma presenta ventajas como el acomodo en el contenedor, el espacio que ocupa en su almacenamiento y su transporte; no sólo es una característica visual, sino que también tiene ventajas competitivas. La forma se determina midiendo el diámetro ecuatorial y el diámetro polar del fruto con un vernier, y expresándolo como la relación diámetro ecuatorial/diámetro polar (Clark y Finn, 2011).

Peso fresco

Esta característica era asociada con frutas grandes que impactarán en el rendimiento, tener frutos grandes y con mayor peso se consideraba lo ideal. Sin embargo, las tendencias actuales sugieren tallas y pesos medianos, ya que las frutas mayores de 15 g presentan problemas de acomodo en el empaque y dificultades para estandarizar los pesos de los

mismos empaques (Daubeny, 1996). Además del mayor impacto por daño mecánico en el transporte, el mercado actual sugiere tamaños que van de los 8-10 g (Clark y Finn, 2011).

Relación de la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva con la producción de cultivos

La PO es usada para caracterizar a las soluciones nutritivas, ya que influye de manera determinante en la respuesta de las plantas (Juárez-Hernández *et al.*, 2006), y se relaciona con el potencial químico del solvente (energía libre de Gibbs) derivado de la presencia de solutos (Salisbury y Ross, 1994). Un fenómeno asociado al incremento de estos solutos es la salinidad, la cual se refiere a la presencia de una elevada concentración de sales que perjudican a las plantas por su efecto tóxico y el aumento de la PO, por ello, la referencia más conocida de la salinidad es la que se asocia a la presencia de cloruro de sodio (NaCl); sin embargo, la presencia de los otros nutrientes formando cloruros y sulfatos también aumentan la salinidad (Jenks y Hasegawa, 2005). Cuando el aumento de los nutrientes en solución aumenta la PO, las plantas buscan el equilibrio con el agua presente en su interior; como resultado, se provoca un estrés osmótico que activa la difusión de las moléculas de agua hacia la solución (Baca-Castillo *et al.*, 2016), generando problemas de absorción de agua y nutrientes (Marschner, 1995).

Independientemente del origen de la salinidad en el sistema productivo, la respuesta de las plantas es variable dependiendo de las condiciones ambientales, el manejo del cultivo y propiamente de la especie y su fisiología (Urrestarazu *et al.*, 2013). Este último indicador es importante considerarlo porque dentro de los cultivos agrícolas existe la clasificación por sensibilidad a la salinidad. Maas y Hoffman (1977) clasifican a los cultivos en tres categorías,

cultivos sensibles, tolerantes y muy tolerantes, considerando la producción de cultivos en suelo, por lo que valores altos eran considerados perjudiciales para los cultivos. Sin embargo, Sonneveld *et al.* (2005) propone que para la producción en sistemas controlados esta regla no aplica ya que los niveles de salinidad requeridos para tener a la planta en una condición óptima y en algunos casos para mejorar la calidad de los frutos aumenta con respecto a los valores que proponen Maas y Hoffman (1977) donde el punto inicial es la salinidad presente en el suelo. En el caso de los cultivos sin suelo el punto inicial es cero como sostiene el modelo de Sonneveld *et al.* (2005) donde el suministro es constante y depende de los objetivos de producción.

Hongos micorrízicos arbusculares (HMA)

Desde su origen etimológico griego la palabra micorriza define a la simbiosis entre un hongo (*mycos*) y la raíz (*rhizos*) de una planta (Navarro-Aviñó *et al.*, 2007; Smith y Read, 2008). Los hongos micorrízicos se distinguen por el mecanismo de entrada del hongo a la raíz en ectomicorriza, endomicorriza y ectoendomicorriza. La endomicorriza más común es aquella capaz de formar arbuscúlos como característica distintiva lo cual les confiere la categoría y nombre de “micorriza arbuscular”. Esta simbiosis es típicamente, de tipo mutualista (Mosse y Hayman, 1971), gracias a su efecto benéfico sobre el crecimiento y la tolerancia al estrés de una gran parte de cultivos. De acuerdo con la evidencia molecular, los HMA pertenecen al phylum *Glomeromycota*, se han identificado cuatro órdenes: *Paraglomerales*, *Archaeosporales*, *Diversisporales* y *Glomerales*, que incluyen 12 familias con 37 géneros (Redecker *et al.*, 2013; actualizado en mayo de 2019; ver http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_taxonomy.html).

Los HMA se caracterizan por su incapacidad para reproducirse sexualmente, y su propagación es mediante la formación de la simbiosis con las plantas a través de la colonización de las raíces (Coyne, 2000). Esta característica resulta importante para sus aplicaciones biotecnológicas, ya que la planta (autotrófica) proporciona los compuestos carbonados procedentes de la fotosíntesis, al hongo (heterotrófico). En respuesta, el hongo obtiene agua y minerales esenciales del suelo, que después de pasar por los tejidos fúngicos, son incorporados a los tejidos de la planta (Smith *et al.*, 2011), este movimiento es bidireccional, simultáneo, selectivo y polar), y el intercambio de nutrientes es la característica clave de esta simbiosis (Koide, 1991; Lanfranco *et al.*, 2018), aunque la planta proporciona hasta 20% del carbono fijado fotosintéticamente al HMA (Roth y Paszkowski, 2017).

Inoculación con HMA como factor de resistencia al estrés

La inoculación con HMA puede mejorar la tolerancia de las plantas a la salinidad (Porcel *et al.*, 2015; Elhindi *et al.*, 2017), la resistencia al trasplante (Carretero *et al.*, 2009), el aumento de la resistencia ante ataques de fitopatógenos (Smith y Read, 2008; Oyewole *et al.*, 2017); además, han mostrado una respuesta positiva de las plantas ante el estrés hídrico (Augé, 2001; He *et al.*, 2016; Mathur *et al.*, 2018).

Gracias a la red de hifas extrarradicales en el suelo, los HMA aumentan el área de superficie absorbente, hasta 100 veces más que la de los pelos radicales, la cual se extiende mucho más allá de la zona de depleción de nutrimentos (Javot *et al.*, 2007). La absorción de nutrimentos, especialmente el P, es el mecanismo más importante para abordar la tolerancia al estrés por salinidad en plantas asociadas a HMA (Chandrasekaran *et al.*, 2014). Por otro lado, en la relación mutualista que se da entre las plantas y los HMA, se estima que el flujo

de C de las plantas hacia los hongos es de 5 mil millones de Mg de C por año (Soudzilovskaia *et al.*, 2015), mientras que la biomasa de los HMA en la raíz se ha estimado en 1.4 Pg de peso de materia seca de manera global (Treseder y Cross, 2006). Estos datos indican que la presencia de HMA en el suelo es importante para procesos que dinamizan el reciclaje de nutrientes en el suelo, en la productividad y en la diversidad de las plantas, así como en la estructura del suelo (van der Heijden *et al.*, 2015). Además, se favorece un efecto amortiguador (buffer) a los cambios atípicos no sólo del suelo sino de todo el ecosistema.

Interacción del género *Rubus* con los HMA

La simbiosis entre el género de plantas *Rubus* y las especies de HMA existe, y algunos estudios han enfocado la necesidad de conocer su biogeografía a una escala global particularmente en asociación con el género *Rubus*, esto con el fin de comprender la respuesta de la comunidad de HMA asociados a este género ante diferentes condiciones ambientales (Polme *et al.*, 2016).

Las investigaciones de HMA en la producción de zarzamora se han enfocado al impacto de éstos en la aclimatación de plántulas producidas *in vitro*. Carreón *et al.* (2000) reportaron que plantas micropropagadas de *Rubus* spp a los 120 días, presentaron efectos positivos en el peso de vástago y raíz, contenido de P y altura, derivado de la inoculación con HMA. Similarmente, Pérez-Moncada *et al.* (2012) reportaron la asociación de *Rubus glaucus* Benth con un hongo formador de micorriza arbuscular bajo condiciones *in vitro*. Abud-Archila *et al.* (2018) mostraron el efecto conjunto del vermicompost y roca fosfórica en plantas de *Rubus fruticosus* L. agg. inoculadas con *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerdemann y

Trappe, reportando un efecto de la inoculación con HMA en la altura, la materia seca y los compuestos fenólicos de las plantas.

En la producción comercial de zarzamora no hay evidencia del efecto de los HMA, pocos estudios abordan la producción en sistemas controlados en invernaderos, particularmente en el manejo de las características de la solución nutritiva. Por lo anterior, este trabajo generará información sobre el uso de los HMA como estrategia biotecnológica en la producción de zarzamora (*Rubus* spp.), en combinación con la PO en la solución nutritiva Steiner. Lo anterior permitirá observar y determinar sus efectos directos sobre el crecimiento y producción de las plantas y se pondrá a prueba la producción de zarzamora en invernadero, para iniciar una posible validación de un sistema de manejo poco usado por los productores mexicanos, pero que representa una alternativa en el futuro.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación del experimento

El experimento se llevó a cabo en el periodo de junio de 2018 a abril de 2019, y se estableció en el Colegio de Postgraduados campus Montecillo a 5 km del municipio de Texcoco, en condiciones de invernadero (tipo ventila cenital). El lugar se encuentra entre las coordenadas 19° 27' latitud Norte, 98° 54' de longitud Oeste, con una elevación de 2250 msnm. El clima del lugar es C (w₀) (w) b (i') g, el cual corresponde a un semiseco o subhúmedo con lluvias en verano (García, 2004; INEGI, 2009).

Material vegetal

Como material vegetal se utilizó el cultivar Choctaw se originó a partir de una cruce entre la selección 526 y Rosborough procedentes de Arkansas en 1975 (Moore, 1989). Este material se caracteriza por ser una planta de temporada muy temprana, con fruta de tamaño mediano, con forma cónica corta, semillas pequeñas y sabor suave lo que se considera como características excelentes, las cañas son erectas, vigorosas y prolíficas. Además, es resistente a la roya naranja (*Pucciniastrum americanum*), y moderadamente susceptible al moho polvoriento o mildiú (*Peronospora sparsa*; NRAS, 2008). Para el desarrollo de este experimento se utilizaron 180 plantas de tres meses de edad obtenidas de fracciones de raíz, de plantas protegidas en el Colegio de Postgraduados. Las plantas madre fueron introducidas a esta Institución por el Dr. José López Medina en 1995.

Inóculo micorrízico

Se utilizaron dos consorcios de hongos micorrízicos arbusculares (HMA), el primero proveniente de la colección de Área de Microbiología del Colegio de Postgraduados el cual contenía las especies *Claroideoglossum claroideum* (N. C. Schenck & G. S. Sm.) C. Walker & A. Schüßler y *Funneliformis mosseae* (T. H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler, Estas especies fueron aisladas de la rizosfera de chile poblano (*Capsicum annuum* L.) en muestras colectadas en el estado de Puebla (Carballar-Hernández *et al.*, 2017, 2018).

El segundo consorcio fue obtenido de muestras de suelo rizosférico asociadas a plantas de zarzamora cultivadas en el municipio de Coapilla, Chiapas, integrado por las especies: *Funneliformis geosporum* (TH Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler,

Acaulospora scrobiculata Trappe, *Acaulospora spinosa* C. Walker & Trappe, *Gigaspora decipiens* IR Hall y LK Abbott, *Entrophospora infrequens* (IR Hall) RN Ames y RW Schneid, y dos más que mostraron afinidad a una especie, sin embargo no se pudo confirmar propiamente, *Ambispora* aff. *fennica* y *Septogloium* aff. *constictum* (Figura 3).

Evaluación de la colonización de la raíz

Se colectaron muestras de raíces de cuatro plantas por tratamiento en el momento en el que se evaluó crecimiento vegetativo (120 días), para corroborar la colonización. Las raíces se colectaron frescas, se lavaron con agua corriente y se determinó el porcentaje de colonización micorrízica por el método de clareo y tinción con azul de tripano al 0.05% (Phillips y Hayman, 1970), seguida por la observación, bajo microscopio compuesto, de segmentos de raíz montados en laminillas (Brundrett *et al.*, 1996). El dato se reportó en porcentaje.

Solución nutritiva

Se utilizó la solución nutritiva de Steiner (Steiner, 1961), la cual se ajustó de acuerdo con los tratamientos a aplicarse a 25% (0.18 atm), 50% (0.36 atm) y 100% (0.72 atm) respectivamente, conservando las relaciones entre cationes y aniones (Cuadro 1). Las soluciones nutritivas se prepararon al mezclar los fertilizantes comerciales $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ (nitrato de calcio tetrahidratado), KNO_3 (nitrato de potasio), KH_2PO_4 (fosfato monopotásico), $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (sulfato de magnesio heptahidratado), K_2SO_4 (sulfato potásico), y una mezcla comercial de micronutrientes (Tradecorp® AZ) a razón de 0.41 mg L^{-1} .

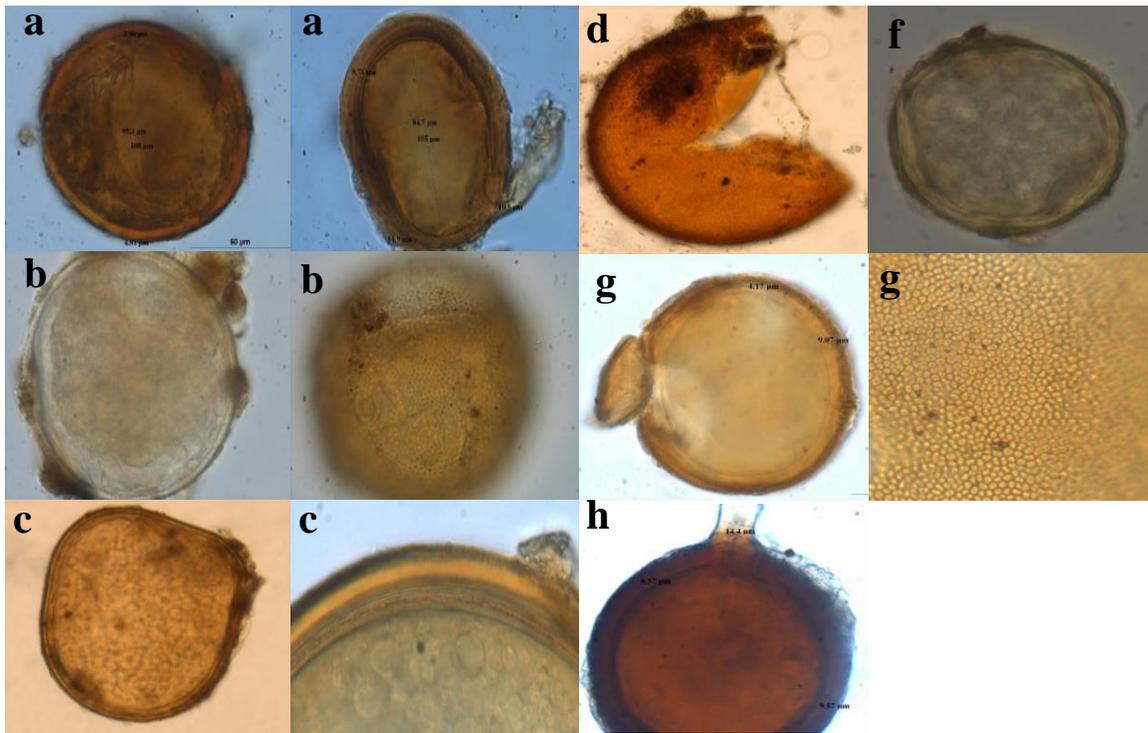


Figura 3. Especies de hongos micorrízicos arbusculares identificadas del consorcio de Coapilla, Chiapas. a) *Funneliformis geosporum* (TH Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler, b) *Acaulospora scrobiculata* Trappe, c) *A. spinosa* C. Walker & Trappe, d) *Gigaspora decipiens* IR Hall y LK Abbott, f) *Ambispora* aff. *fennica*, g) *Entrophospora infrequens* (IR Hall) RN Ames y RW Schneid y h) *Septoglomus* aff. *constrictum*.

Cuadro 1. Descripción de las soluciones nutritivas y equilibrio entre cationes y aniones

Tratamientos	Salinidad		Nutrimentos (mg L ⁻¹)					
	PO (atm)	CE (dS m ⁻¹)	N-NO ₃	P-PO ₄	S-SO ₄	K	Ca	Mg
25%	0.18	0.5	42.04	7.75	27.29	68.65	45	12
50%	0.54	1	84.07	15.5	55.94	136.5	90	24
100%	0.72	2	168.15	31	111.88	273	180	48

Abreviaciones: PO=Presión osmótica; CE=Conductividad eléctrica; N-NO₃= Nitrógeno como nitrato; P-PO₄= Fósforo como fosfato; S-SO₄=Azufre como sulfato; K=Potasio; Ca=Calcio; Mg=Magnesio.

Para su aplicación, las soluciones nutritivas se prepararon en contenedores de 200 L, evitando su evaporación y el contacto con la luz, para reducir la presencia y proliferación de algas. El pH de la solución nutritiva se monitoreo periódicamente manteniéndose en un rango de 5.5-6.5, con la adición de ácido sulfúrico (H_2SO_4) en las cantidades que fuese requerido. Se aplicó una presión osmótica constante (0.18 atm) durante 30 días posteriores al trasplante, y posteriormente, se diferenciaron los tres tratamientos de PO.

Calidad del agua para riego

La calidad del agua de riego (agua potable) fue determinada por medio de un análisis inicial (Cuadro 2) y se consideraron como características estándar los resultados de contenido de macro y micronutrientes, los CO_3 (carbonatos), HCO_3 (bicarbonatos), NO_3 (nitratos) y NH_4 (amonios). En tanto que el pH y la CE fueron determinados de manera permanente en cada preparación de la solución nutritiva.

Descripción del sistema de riego

La aplicación de los riegos se hizo mediante riego por goteo (fertirriego), aplicado a través de mangueras de 16 mm con goteros cada 50 cm. Cada gotero se unía a un distribuidor de cuatro salidas correspondientes a una maceta cada una, regando 53 mL min^{-1} . Los riegos fueron programados de las 7:00 a.m. a las 5:00 p.m., regando 1 min en intervalos de 30 min.

Cuadro 2. Datos del análisis del agua potable utilizada en la preparación de la solución nutritiva.

Análisis de agua para riego			
pH	7.57	Mn (mg L ⁻¹)	0.005
CE (dS m ⁻¹)	0.48	Na (mg L ⁻¹)	37.585
Cl (mg L ⁻¹)	40.18	P (mg L ⁻¹)	0.038
B (mg L ⁻¹)	0.026	S (mg L ⁻¹)	15.018
Ca (mg L ⁻¹)	32.712	Zn (mg L ⁻¹)	0.065
Cu (mg L ⁻¹)	0.011	CO ₃ ⁻² (meq L ⁻¹)	ND
Fe (mg L ⁻¹)	ND	HCO ₃ ⁻ (meq L ⁻¹)	5.75
K (mg L ⁻¹)	2.887	NO ₃ ⁻ (meq L ⁻¹)	7.98
Mg (mg L ⁻¹)	29.36	NH ₄ ⁺ (mg L ⁻¹)	3.78

Abreviaciones: CE=conductividad eléctrica; Cl=Cloro B=Boro; Ca=Calcio; Cu=Cobre; Fe=Hierro; K=Potasio; Mg=Magnesio; Mn=Manganeso; Na=Sodio; P=Fósforo; S=azufre; Zn=Zinc; CO₃=Carbonatos; HCO₃=Bicarbonatos NO₃=Nitratos; NH₄=Amonio.

Sustrato y macetas

El experimento se estableció en macetas de polietileno negro con capacidad de 10 L en la cual se colocó una mezcla de tezontle+vermiculita como sustrato en una relación de 5:1 v/v. El sustrato se esterilizó de manera química con un bactericida comercial (ANIBAC[®] PLUS) con una dosis de 0.5 mL L⁻¹ en un periodo de 24 h antes del trasplante. Se realizaron pruebas al sustrato para saber la cantidad adecuada de agua a agregar mediante el riego, para ello se usó el método de curva de liberación de agua (de Boodt *et al.*, 1974). En este caso se empleó el método de embudos con la finalidad de estimar los datos de la curva, y se obtuvieron los datos de agua fácilmente disponible (AFD), agua difícilmente disponible (ADD), agua de reserva (AR), material sólido (MS) y capacidad de aireación (CA). Con los valores generados (Cuadro 3) se generó la curva de liberación de agua (Figura 4).

El método consiste en utilizar embudos de succión con una placa filtrante donde se colocan las muestras de sustrato previamente saturados. Estos embudos están conectados a una manguera a la cual se le coloca una columna de agua de 10 cm, como método de succión. Una vez estabilizado se toma una muestra de sustrato y se toma el peso de sustrato húmedo, la muestra se seca a 70 °C durante 24 h; posteriormente, se toma el peso del sustrato seco. Este mismo proceso se repite en columnas de agua a 50 y 100 cm.

Tratamientos

Se estudiaron tres niveles en el suministro de nutrimentos, determinado por la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva universal de Steiner (Steiner, 1961), y tres niveles de inoculación de HMA (Cuadro 4) de cuya combinación se obtuvieron nueve tratamientos los cuales se repitieron 20 veces (Cuadro 5).

Cuadro 3. Resultados obtenidos por el método de curva de liberación de agua (de Boodt *et al.*, 1974) para la mezcla de sustratos tezontle+vermiculita (proporción 5:1 v/v), utilizada en el experimento.

Características del sustrato tezontle+vermiculita (proporción 5:1 v/v)			
Porosidad total (%)	63	Agua no disponible (%)	9
Porcentaje de aireación (%)	35	Agua fácilmente disponible (%)	18
Porcentaje de retención de humedad (%)	28	Agua de reserva (%)	7
Dap (Mg m ⁻³)	1	Agua difícilmente disponible (%)	13
Sólidos (%)	37	Riego requerido (mL)	700

Abreviaciones: Dap=densidad aparente.

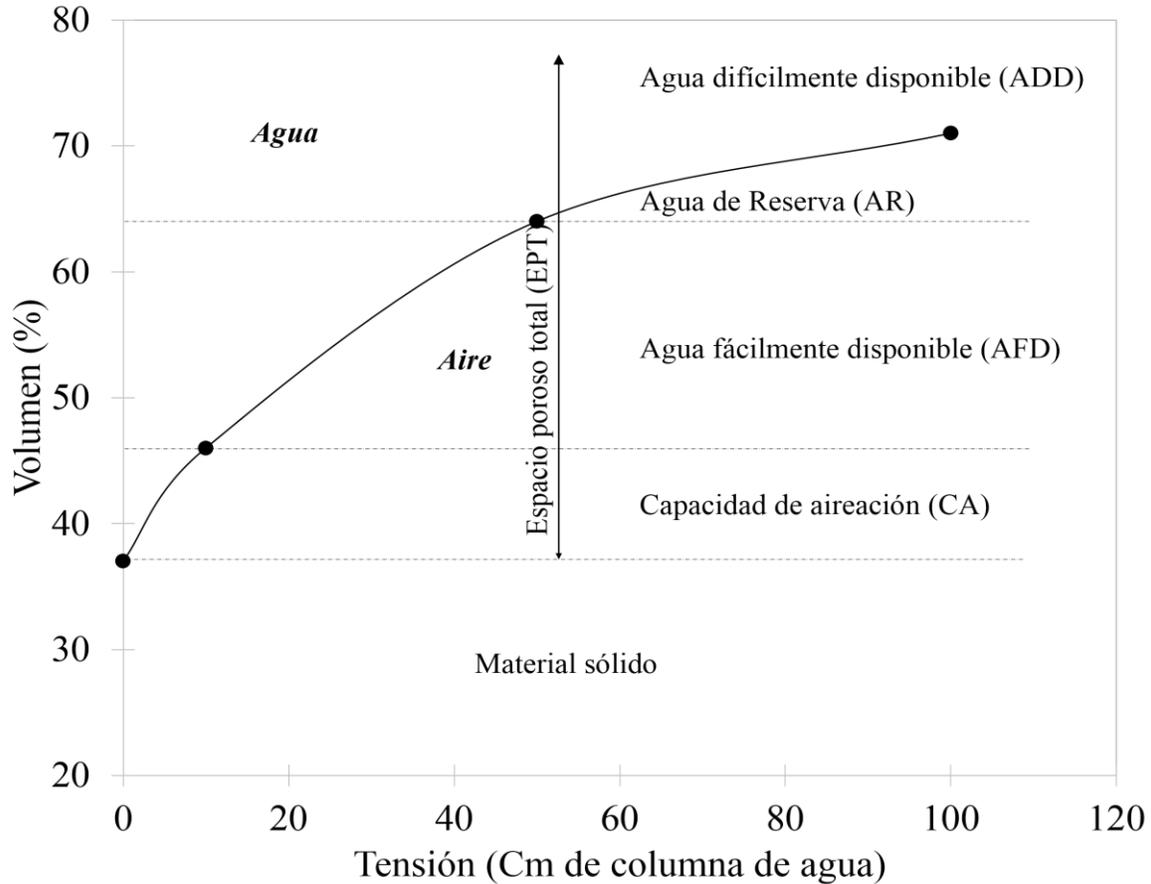


Figura 4. Curva de liberación de agua para la mezcla de sustrato Tezontle+Vermiculita (5:1 v/v).

Cuadro 4. Niveles en la presión osmótica (PO) de la solución nutritiva de Steiner y la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) utilizados en los tratamientos.

Nivel	Factor	
	PO (atm)	HMA
1	0.18	Referencia
2	0.36	Nativo
3	0.72	No inoculado

Abreviaciones: PO=presión osmótica de la solución nutritiva; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares.

Cuadro 5. Tratamientos generados a partir de la combinación de los niveles definidos en los dos factores de estudio.

Tratamiento	Factores	
	Presión osmótica (atm)	HMA
1	0.18	Inóculo de Referencia
2	0.18	Inóculo Nativo
3	0.18	No inoculado
4	0.36	Inóculo de Referencia
5	0.36	Inóculo Nativo
6	0.36	No inoculado
7	0.72	Inóculo de Referencia
8	0.72	Inóculo Nativo
9	0.72	No inoculado

Abreviaciones: HMA=Hongos micorrízicos arbusculares

Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó un diseño factorial completo 3^2 , con una distribución de tratamientos completamente al azar, teniendo en cada tratamiento 20 repeticiones, con una planta por cada repetición, lo que da un total de 180 unidades experimentales.

Los datos de las variables de respuesta se sometieron al análisis de varianza y una prueba de comparación de medias Tukey ($\alpha=0.05$) mediante el software SAS versión 9.4 (SAS Institute Inc., 2013).

Variables de crecimiento y contenido nutrimental en savia

Se evaluó el crecimiento al momento de la cosecha del material vegetal, el cual se determinó a los 120 días después del trasplante, y en ese momento se registró la altura de

planta (cm) y el diámetro de tallo (mm) de cuatro plantas por tratamiento, mismas que se cosecharon y se separaron en vástago y raíz, y se colocaron en bolsas de papel y se secaron a 70 °C en una estufa de convección forzada (marca Riossa modelo HCF-125D; Monterrey, N. L., México) durante 72 h. Una vez que el material estuvo seco, se pesaron ambos tipos de muestras de la planta de manera individual en una balanza digital (marca Ohaus® modelo TP4KS, Florham Park, N.J. Estados Unidos).

Además, se tomaron muestras de hojas recientemente maduras para evaluar el contenido nutrimental en savia a los 90 días después del trasplante, considerando 20 plantas para analizar cuatro muestras compuestas por tratamiento. El contenido de P se midió con un fotómetro de análisis nutrimental (marca Hanna® Instruments modelo HI 83225, Padua, Italia), K y Ca se midieron con ionómetros (marca Horiba® modelo Laquatwin, Kyoto, Japón).

Variables fisiológicas

La fluorescencia de clorofila se evaluó durante la etapa vegetativa a los (90 días) en la que se tomaron cuatro grupos de cinco plantas por tratamiento y se determinaron tres variables, la fluorescencia inicial (F_o), fluorescencia variable (F_v) y fluorescencia máxima (F_m) con la ayuda de un fluorómetro OS-30p+ (marca OptiSciences, Chlorophyll Fluorometer, Hudson, New Hampshire, Estados Unidos). Con estos datos se obtuvieron las relaciones F_v/F_m y F_v/F_o , las cuales se usan como indicador de diferentes tipos de estrés en plantas.

Las lecturas SPAD son utilizadas para medir de manera indirecta el contenido de clorofila en las plantas (Xiong *et al.*, 2015), estas lecturas se realizaron durante la etapa

vegetativa, utilizando el medidor portátil Minolta SPAD[®]-502 (marca Minolta, Spectrum Technologies Inc., Illinois, Estados Unidos), se seleccionaron dos hojas recientemente maduras de cada planta, evitando la interferencia con las nervaduras, y de cada hoja se tomaron tres lecturas para considerar el promedio.

Variables de rendimiento

El peso de fruto y el rendimiento se evaluó durante la época de cosecha eligiendo muestras de frutos de 16 plantas por tratamiento, a los cuales se les tomó el peso fresco con ayuda de una balanza digital (marca OHAUS[®] modelo TP4KS, Florham Park, New Jersey, Estados Unidos). Para estimar el rendimiento se consideró el peso promedio de los frutos y se multiplicó por el conteo total de frutos en la planta.

La relación ancho/largo del fruto se determinó midiendo el diámetro ecuatorial (ancho) y el diámetro polar (largo) mediante el uso de un vernier (marca Scala[®]), se recolectaron frutos de 16 plantas por tratamiento, y se midieron en fresco.

La determinación de °Brix se realizó empleando un refractómetro calibrado a 20 ° C; se colectaron muestras de 16 plantas por tratamiento. Para extraer el jugo, se exprimieron los frutos hasta coleccionar una cantidad suficiente que cubriera el sensor; este procedimiento se repitió tres veces con cada muestra.

RESULTADOS

Colonización micorrízica

El análisis de la colonización micorrízica en las plantas de *Rubus* obtuvo respuestas significativas debido a los factores de estudio (HMA y PO) y su interacción (Cuadro 6). La colonización micorrízica varió de 41 a 49 % por efecto de la presión osmótica, sin mostrar diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). El efecto por el origen del inóculo no fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La interacción de la PO y los HMA mostró porcentajes de colonización significativos (Tukey, $\alpha \leq 0.05$); el mayor porcentaje (88%) se obtuvo cuando se combinó 0.72 atm con el inóculo de referencia (Figura 5 A, B y C).

Efectos en las variables de crecimiento

El análisis de las variables de crecimiento en las plantas de *Rubus* obtuvo respuestas significativas debido a los factores de estudio (HMA y PO), y de su interacción (Cuadro 7). Por lo que los resultados se presentan en términos de efectos de los factores independientes y sus interacciones.

Cuadro 6. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la colonización micorrízica de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.), después de 120 días.

Factores/ Parámetros	Colonización Micorrízica
PO	NS
HMA	<.0001
POXHMA (TRT)	<.0001
CV (%)	22.86

Simbología: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; CV=Coefficiente de variación; NS= No hay diferencias significativas.

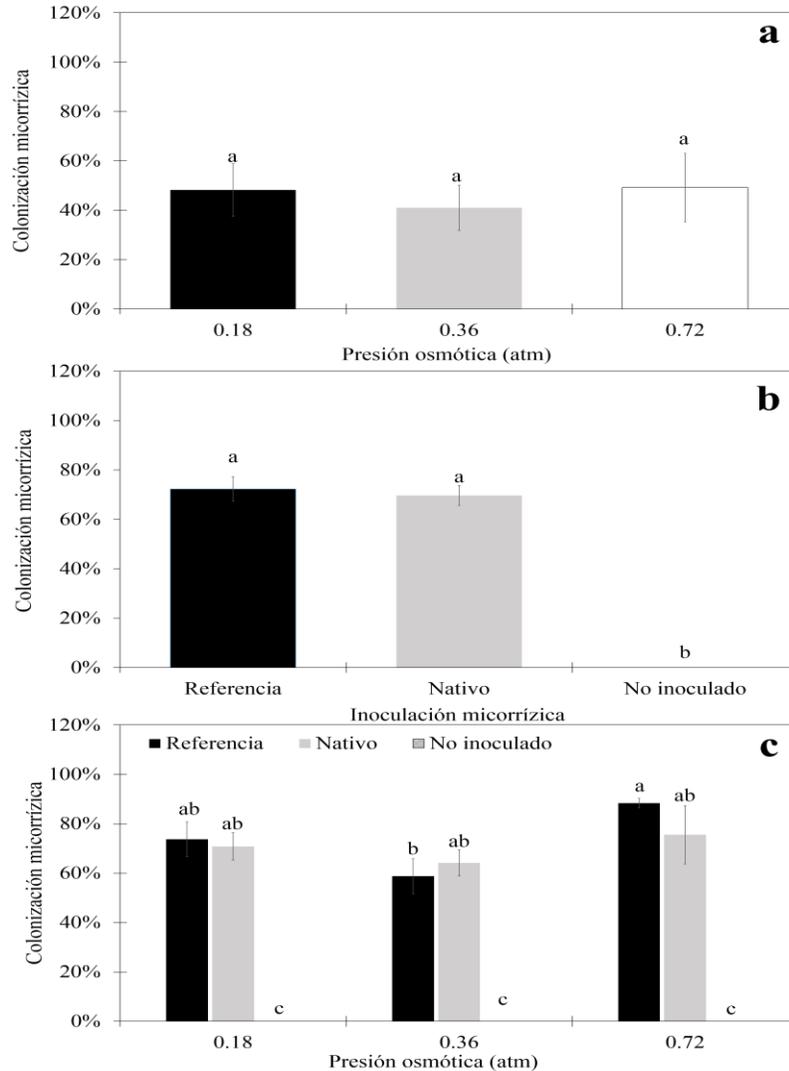


Figura 5. Porcentaje de colonización micorrízica (A, B, C) de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; $n = 4$).

El efecto de la PO sobre el crecimiento de las plantas fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). Para la altura de planta, la mayor respuesta correspondió a la aplicación de 0.36 atm (Figura 6A), mientras que para el diámetro de tallo la aplicación de 0.72 atm indujo significativamente, mayor diámetro (Figura 6B). El efecto de la inoculación con HMA sobre

el crecimiento de las plantas fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La altura de planta fue significativamente mayor con la inoculación de los dos inóculos de HMA, Referencia y Nativo (Figura 6C); no obstante, el mayor diámetro de tallo se obtuvo con la inoculación del consorcio de HMA de Referencia (Figura 6D).

Cuadro 7. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la altura y diámetro de tallo de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.), después de 120 días.

Factor/ Interacción	Altura de la planta (cm)	Diámetro de tallo (mm)
PO	0.05	<.0001
HMA	0.01	0.0059
PO x HMA	0.05	<.0001
CV (%)	13.11	15.5

Simbología: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; CV=Coefficiente de variación.

La interacción de la PO con la inoculación con HMA resultó en diferencias significativas en el crecimiento de las plantas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La mayor altura de planta se obtuvo con el tratamiento donde se combinó 0.36 atm con el inóculo de Referencia, mostrando diferencias significativas con respecto al tratamiento con 0.18 atm sin HMA (Figura 6F). El mayor diámetro de tallo se obtuvo con el tratamiento donde se combinó 0.72 atm con el inóculo de Referencia, el cual mostró diferencias significativas con respecto al tratamiento con 0.18 atm sin HMA (Figura 6G).

La acumulación de materia seca obtuvo respuestas significativas por la aplicación de los factores de estudio (HMA y PO), y de su interacción (Cuadro 8). El efecto de la PO sobre la acumulación de materia seca fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). Para el peso de la materia seca del vástago (PMSV) y total, el mejor tratamiento fue 0.72 atm (Figura 7A y C), mientras

que para el peso de la materia seca de la raíz (PMSR), el mejor tratamiento fue 0.36 atm (Figura 7B). La inoculación con HMA tuvo efectos significativos sobre la acumulación de materia seca (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La materia seca del vástago, raíz y total mostró incrementos significativos en las plantas inoculadas con ambos consorcios con respecto a plantas sin HMA (Figura 7D, E y F).

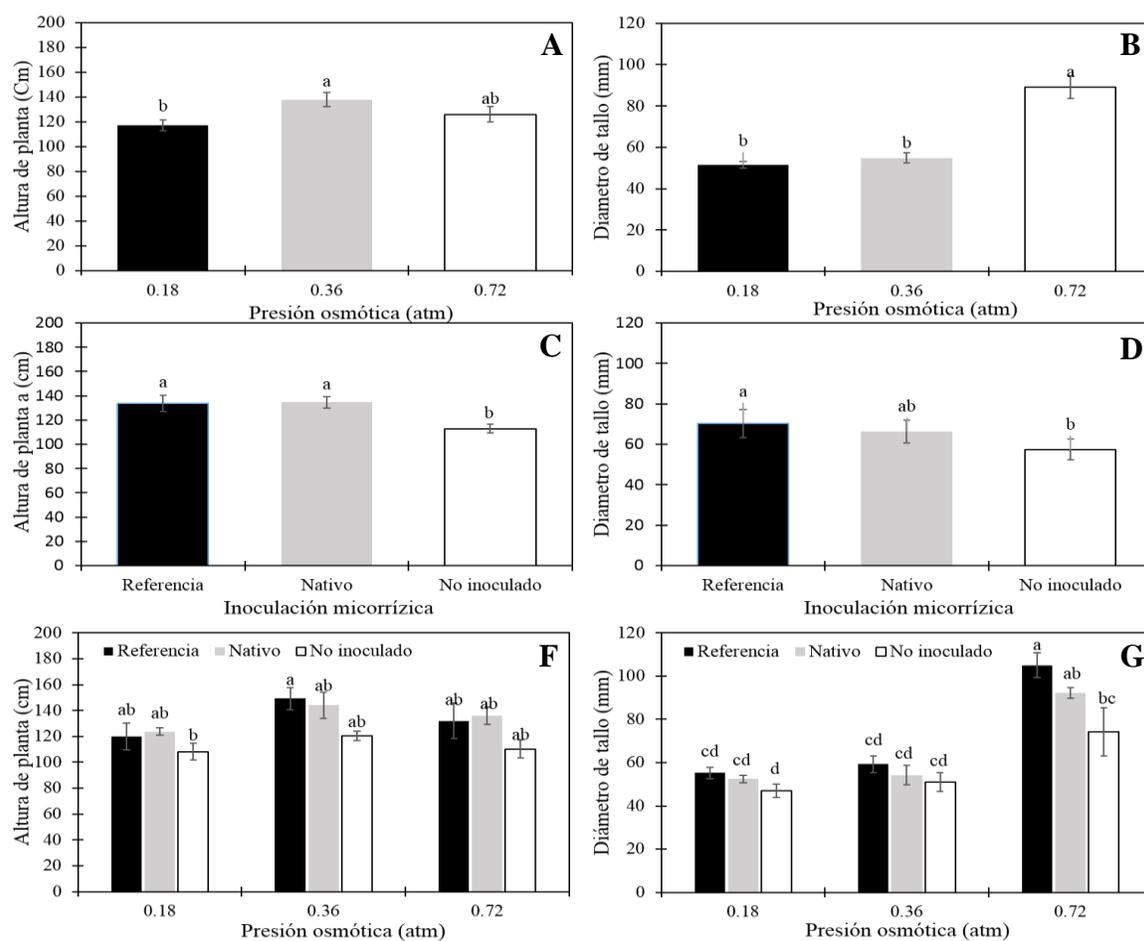


Figura 6. Altura (A, C, F) y diámetro de tallo (B, D, G) de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4).

La interacción de la PO con la inoculación con HMA tuvo diferencias significativas en la acumulación de materia seca (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). El PMSV y PMST mostraron mayor respuesta significativa al aplicar 0.72 atm con el inóculo de Referencia con respecto a los tratamientos sin HMA en combinación con los tres niveles de PO (Figura 7G e I). En contraste, el mayor efecto significativo para PMSR, se obtuvo al combinar 0.18 atm con el inóculo Nativo en comparación con las plantas sin HMA con 0.36 atm (Figura 7H).

Efecto en el contenido nutrimental en savia

El análisis nutrimental del extracto de savia peciolar obtuvo respuestas significativas por la aplicación de los factores de estudio (HMA y PO), y de su interacción (Cuadro 9). El efecto de la PO en la concentración de P, K y Ca en el extracto de savia del peciolo fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). El contenido de los tres nutrimentos (P, K, Ca) en savia fue significativamente incrementando con la aplicación de 0.36 o 0.72 atm, en comparación con la aplicación de 0.18 atm (Figura 8A, B y C).

El efecto de la inoculación con los HMA en el contenido nutrimental del extracto de savia fue significativo únicamente para el contenido de P (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). En este caso, las plantas inoculadas con los consorcios de HMA (Referencia y Nativo) mostraron mayor contenido de P en savia con respecto a las plantas sin HMA (Figura 8D). Para los contenidos de K y Ca, no se obtuvieron diferencias significativas por el efecto de la inoculación con HMA (Figuras 8E y F).

El efecto de la interacción entre la PO y la inoculación con HMA en el contenido de P, K y Ca en el extracto de savia fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). Para el contenido de P y K, el mejor tratamiento en general, correspondió a la aplicación de 0.36 atm con la

inoculación del consorcio de Referencia en comparación con las plantas no inoculadas con aplicación de 0.18 atm (Figura 8G y H). En contraste, para el contenido de Ca, la menor respuesta significativa se obtuvo en las plantas con aplicación de 0.18 atm inoculadas con el consorcio nativo o sin inocular (Figura 8I).

Cuadro 8. Nivel de significancia de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción (PO x HMA), en la acumulación de peso de materia seca de vástago y raíz de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.), después de 120 días.

Factores/ Interacción	Peso de materia seca (g)		
	Vástago	Raíz	Total
PO	0.05	0.05	0.05
HMA	0.01	0.01	0.01
PO x HMA	0.01	0.01	0.01
CV (%)	25.5	23.16	19.1

Simbología: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; CV=Coeficiente de variación.

Cuadro 9. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y sus interacciones en el contenido de P, K y Ca en savia del peciolo en plantas de zarzamora (*Rubus* spp.), después de 90 días.

Factor/ Interacción	Nutrimentos determinados (mg L ⁻¹)		
	P	K	Ca
PO	0.01	<.0001	0.01
HMA	0.01	NS	NS
PO x HMA	0.01	0.01	0.01
CV (%)	17.5	29.0	9.4

Simbología: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; P=Fósforo; K=Potasio; Ca=Calcio; CV=Coeficiente de variación; NS=No hay diferencias significativas.

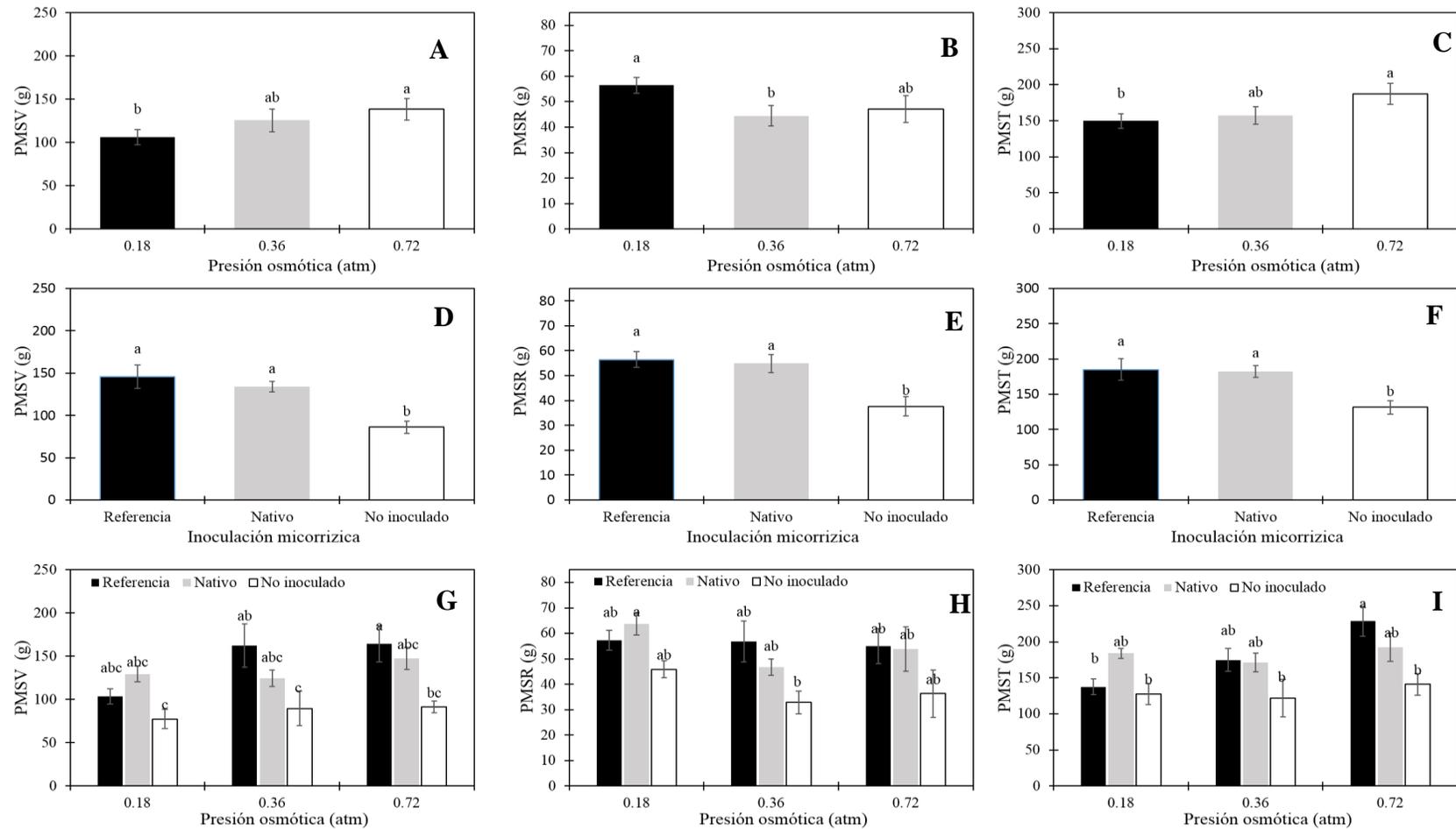


Figura 7. Peso de materia seca de vástago (A, D, G), de raíz (B, E, H), y total (C, F, I) en el extracto de savia peciolar de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 120 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4). Simbología: PMSV=Peso materia seca de vástago; PMSR= Peso de materia seca de raíz; PMST=Peso de materia seca total.

Efecto en las variables fisiológicas

El análisis de las lecturas SPAD y de la fluorescencia de clorofila en las plantas de *Rubus* spp., mostró diferencias significativas por la aplicación de los factores de estudio (HMA y PO), y de su interacción (Cuadro 10).

El efecto de la PO sobre las lecturas SPAD y en la fluorescencia de clorofila fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La aplicación de 0.36 y 0.72 atm resultó en lecturas SPAD significativamente mayores respecto a la aplicación de 0.18 atm (Figura 9A). En el caso Fv/Fm y Fv/Fo, el mayor efecto significativo se obtuvo con la aplicación de 0.72 atm (Figura 9B y C), con respecto a los dos niveles de PO restantes. En contraste, la inoculación con HMA no mostró efectos significativos sobre las lecturas SPAD, ni en los indicadores de la fluorescencia de clorofila en las plantas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; Figura 9D, E y F).

Cuadro 10. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y sus interacciones en las lecturas SPAD y la fluorescencia de clorofila en plantas de zarzamora (*Rubus* spp.), después de 90 días.

Factores/ Interacción	SPAD	Fluorescencia de clorofilas	
		Fv/Fm	Fv/Fo
PO	<.0001	0.01	0.01
HMA	NS	NS	NS
PO x HMA	<.0001	0.05	NS
CV (%)	4.3	2.1	8.3

Abreviaciones: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; Fo=Fluorescencia inicial; Fv=Fluorescencia variable; Fm=Fluorescencia máxima; CV=Coefficiente de variación; NS=No hay diferencias significativas.

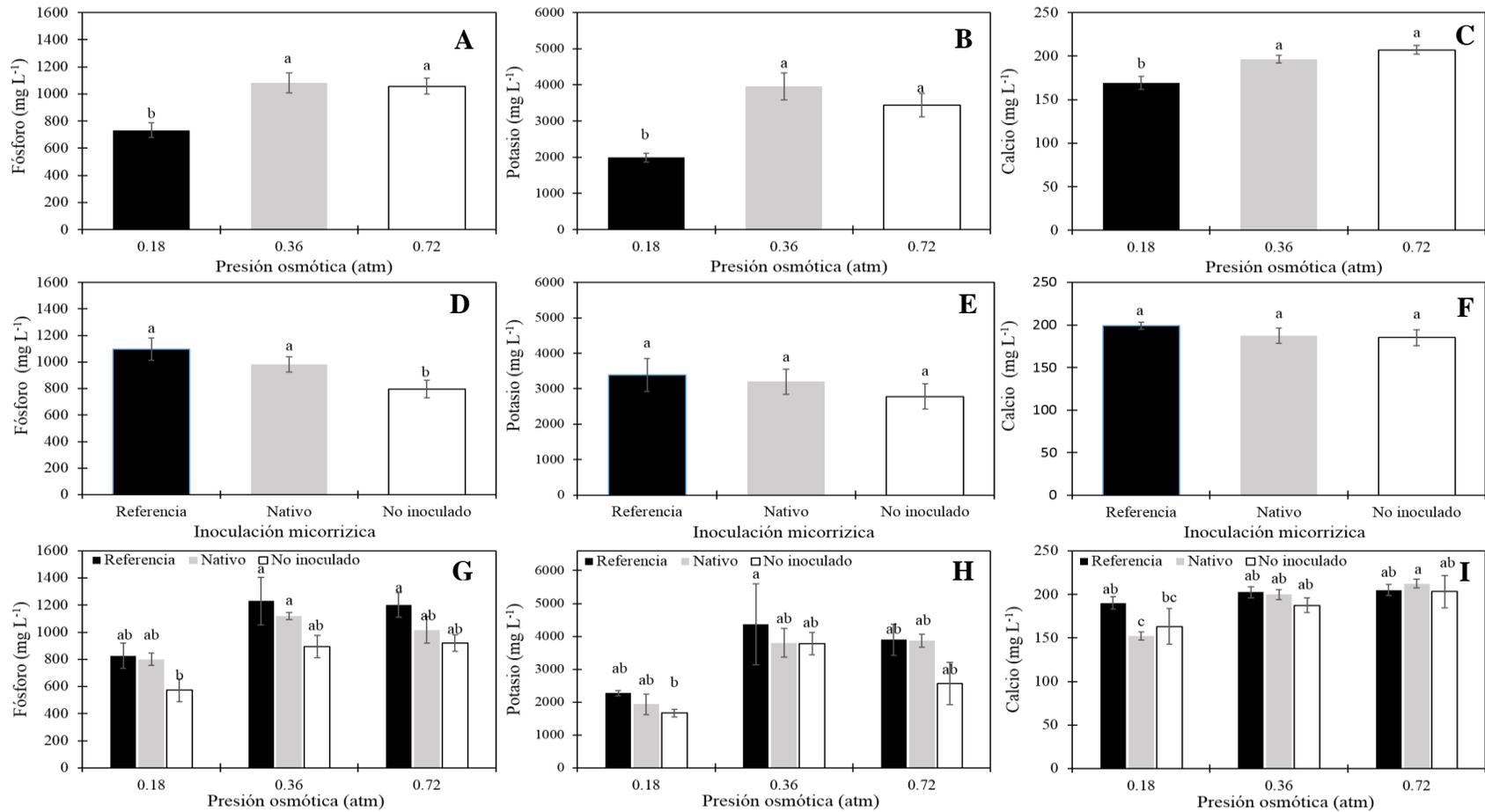


Figura 8. Contenido de fósforo (A, D, G), potasio (B, E, H) y calcio (C, F, I) en el extracto de savia peciolar de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 90 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4

En el caso de la interacción entre la PO y la inoculación con HMA, se observaron diferencias significativas en las lecturas SPAD y en la fluorescencia de clorofila (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). Para las lecturas SPAD, el mejor tratamiento correspondió a la aplicación de 0.72 atm con la inoculación del consorcio de Referencia, en comparación con las plantas inoculadas (Referencia y Nativo) con aplicación de 0.18 atm (Figura 9G). Para la fluorescencia de clorofila, el tratamiento que promovió efectos significativos en el indicador Fv/Fm correspondió a la combinación de 0.72 atm con la inoculación del consorcio Nativo con respecto a los tratamientos inoculados con la aplicación de 0.18 ó 0.36 atm (Figura 9H). En contraste, para el indicador Fv/Fo no mostró diferencias significativas entre tratamientos (Figura 9I).

Efecto en las variables de rendimiento y calidad de fruto

Las variables de rendimiento mostraron respuestas significativas por los factores de estudio (HMA y PO) y por su interacción (Cuadro 11). El efecto de la PO en las variables de rendimiento fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). En general, la aplicación de 0.72 atm produjo mayores respuestas significativas en el NPF, PPF y RP en comparación con la aplicación de 0.18 atm (Figura 10A, B y C).

La inoculación con HMA mostró efectos significativos en el rendimiento promedio (RP; Tukey, $\alpha \leq 0.05$). La inoculación del consorcio de HMA de Referencia produjo significativamente mayores rendimientos con respecto a las plantas sin HMA (Figura 10F). En contraste, la inoculación de los HMA no produjo diferencias significativas en el NPF ni en el PPF, en comparación con las plantas sin HMA (Figura 10D, E).

La interacción de la PO con la inoculación con HMA en las variables de rendimiento fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). El tratamiento con aplicación de 0.72 atm con el consorcio de Referencia incrementó significativamente el NPF con respecto a los tratamientos con 0.18 o 0.36 atm, independientemente de la inoculación con HMA (Figura 10G). En el caso del PPF, los mejores tratamientos fueron aquellos con o sin HMA combinados con 0.36 y 0.72 atm en comparación con los tres tratamientos con 0.18 atm (Figura 10H).

El tratamiento con 0.72 atm en combinación con el inóculo de Referencia incrementó significativamente el RP. Los tratamientos con 0.36 atm en combinación con el inóculo de Referencia, y el de 0.18 atm con el inóculo Nativo, fueron significativamente diferentes en comparación con el tratamiento con 0.18 atm sin HMA (Figura 10I).

Cuadro 11. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción en las variables de rendimiento en zarzamora (*Rubus spp.*), después de 250 días.

Factor/ Interacción	Número promedio de Frutos	Peso promedio de frutos (g)	Rendimiento promedio (g)
PO	<.0001	<.0001	<.0001
HMA	NS	NS	0.05
PO x HMA	<.0001	<.0001	<.0001
CV (%)	17.747	19.239	34.046

Simbología: PO=Presión osmótica de la solución nutritiva; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; CV=Coefficiente de variación; NS=No hay diferencias significativas.

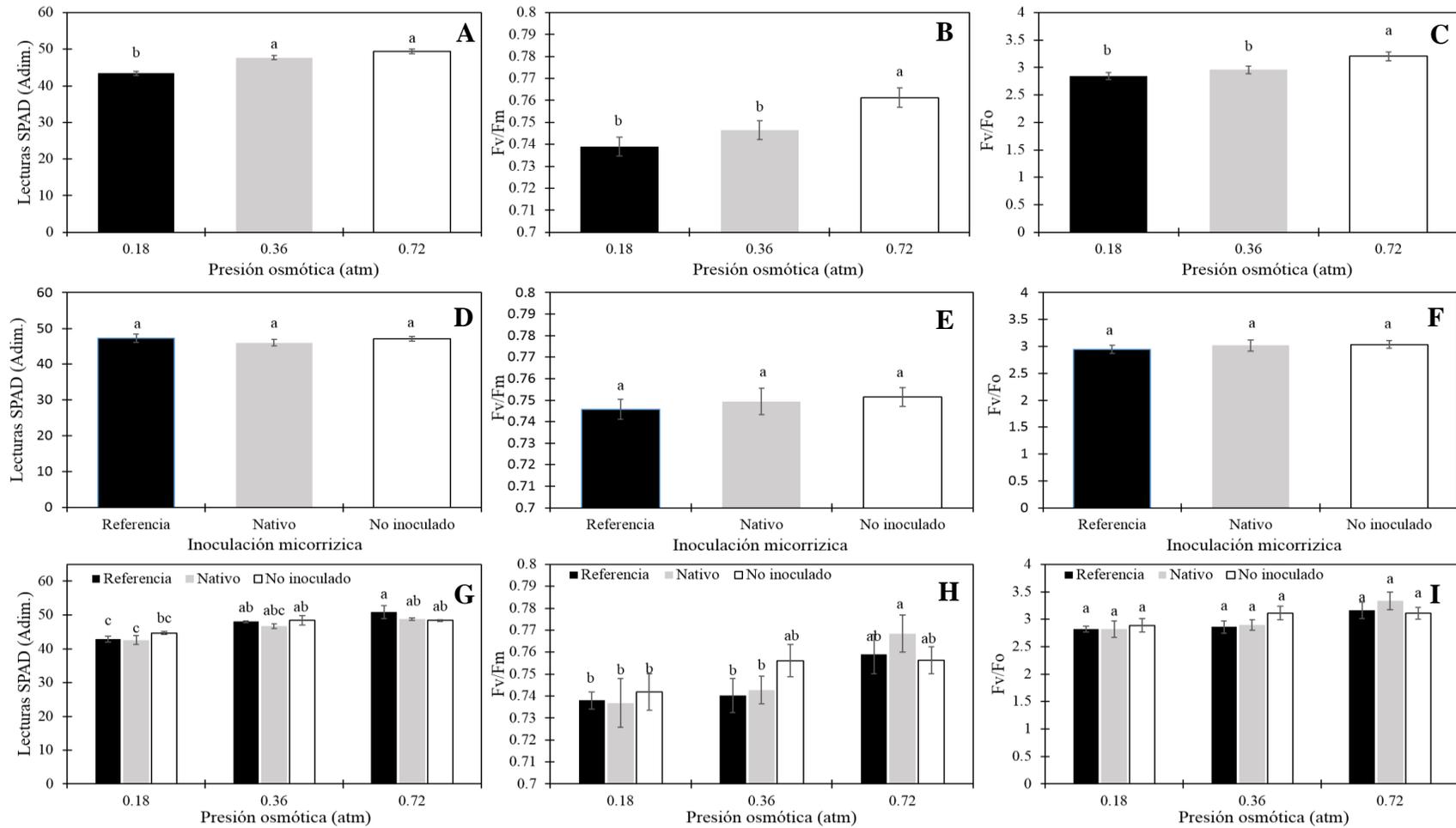


Figura 9. Lecturas SPAD (A, D, G), indicador de fluorescencia de clorofilas Fv/Fm (B, E, H) y Fv/Fo (C, F, I) en hojas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 90 días. Medias ± error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha=0.05$; n = 16). Simbología: Fo=fluorescencia inicial; Fv=fluorescencia variable; Fm=fluorescencia máxima.

El análisis de la calidad en fruto mostró respuestas significativas por los factores de estudio (HMA y PO) y por su interacción (Cuadro 12). El efecto de la PO sobre la calidad de frutos fue significativo (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). Para °Brix, la mayor respuesta correspondió a la aplicación de 0.36 atm (Figura 11A), mientras que para la relación ancho/largo, la aplicación de 0.18 y 0.36 atm fue significativamente mayor respecto a la aplicación de 0.72 atm (Figura 11B). Los °Brix y la relación ancho/largo no mostraron incrementos significativos (Tukey, $\alpha \leq 0.05$) en las plantas inoculadas con los dos consorcios de HMA respecto a las plantas no inoculadas (Figura 11C y D).

La interacción de la PO con la inoculación con HMA sobre la calidad de frutos fue significativa (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). El mayor incremento de los °Brix se obtuvo con la aplicación de 0.36 atm en combinación con los dos inóculos de HMA (Referencia y Nativo; Figura 11E). Por otra parte, la relación ancho/largo los mejores tratamientos fueron aquellos con las combinaciones de 0.18 atm con el inóculo de Referencia, y con las plantas sin inocular (Figura 11F).

Cuadro 12. Nivel de significancia de las medias de los factores independientes (inoculación con HMA y PO de la solución nutritiva) y su interacción en la calidad de frutos de zarzamora (*Rubus* spp.).

Factores/ Interacción	°Brix	Relación ancho/largo
PO	<.0001	<.0001
HMA	NS	NS
PO x HMA	0.01	<.0001
CV (%)	6.23	8.93

Abreviaciones: PO=Presión osmótica; HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; CV=Coefficiente de variación; NS=No hay diferencias significativas.

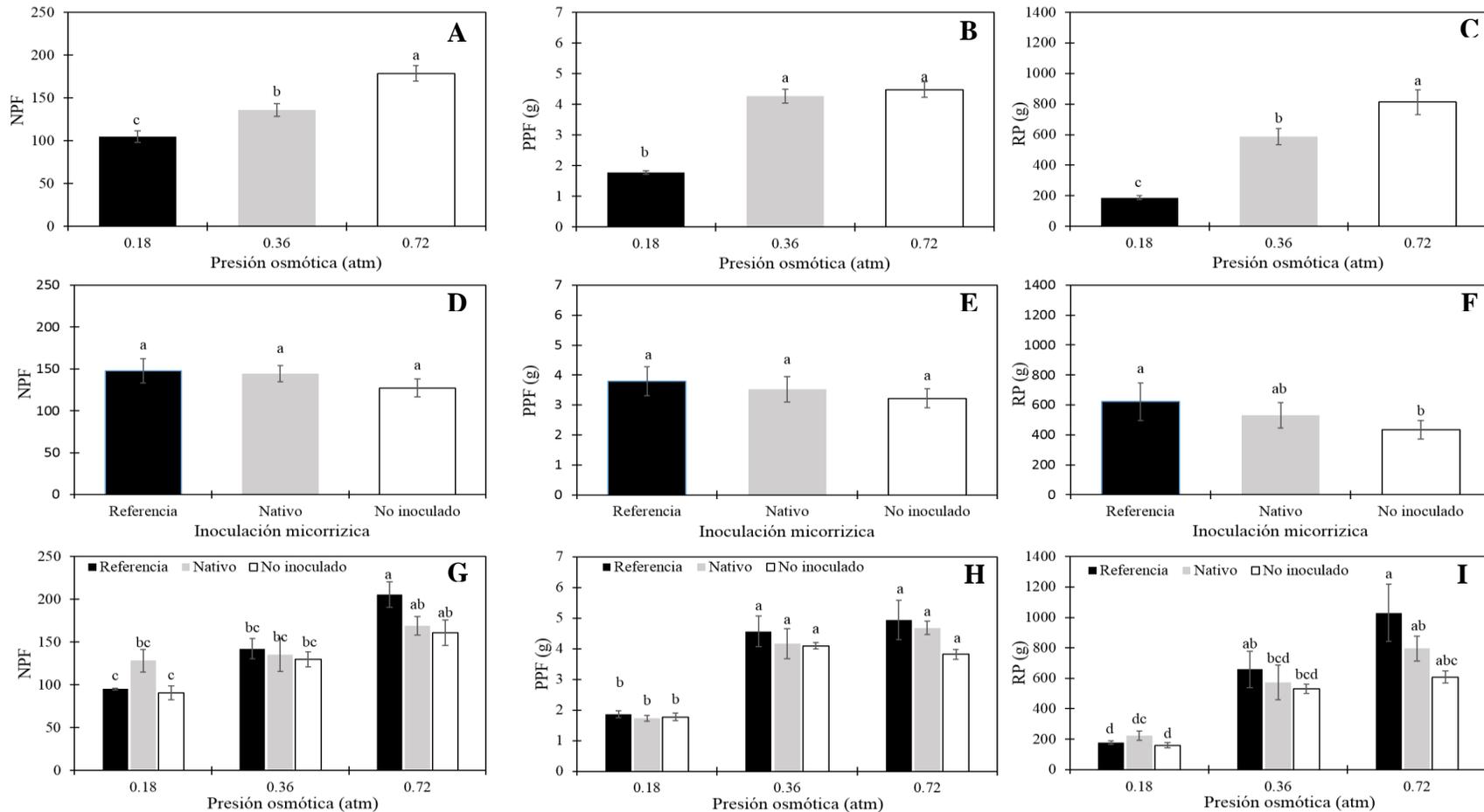


Figura 10. Número promedio de frutos (A, D, G), peso promedio de frutos (B, E, H) y rendimiento promedio (C, F, I) de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, evaluadas a 250 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias estadísticas significativas (Tukey, $\alpha=0.05$; n = 16). Simbología: NPF= número promedio de frutos; PPF= Peso promedio de fruto; RP=Rendimiento promedio.

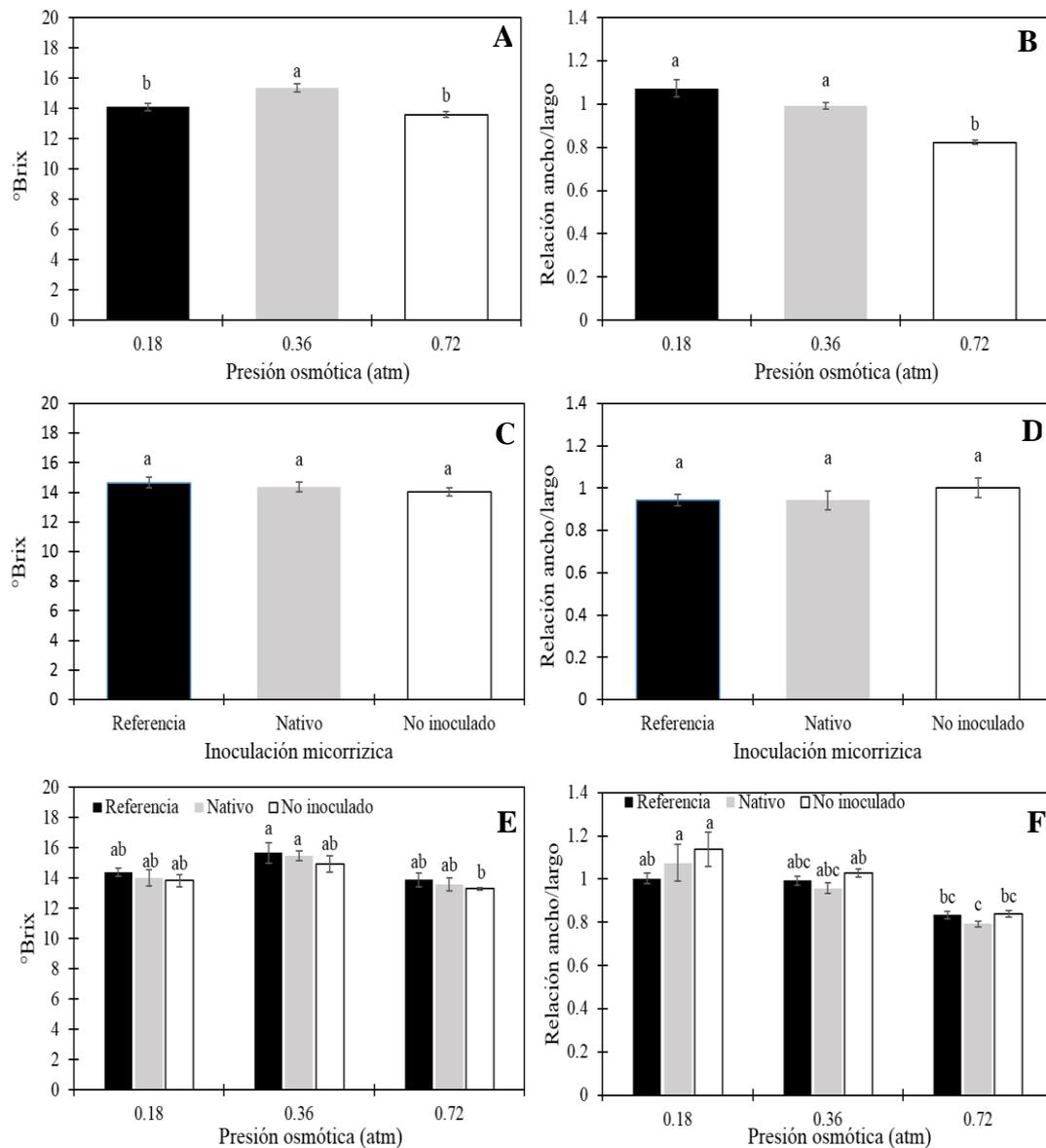


Figura 11. Respuesta de los °Brix (A, C, E) y de la relación ancho/largo (B, D, F) de frutos de plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) con aplicación de tres niveles de presión osmótica en la solución nutritiva de Steiner e inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares, después de 250 días. Medias \pm error estándar. Letras distintas en cada gráfica indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 16).

DISCUSIÓN

Las condiciones del medio donde se desarrollan los HMA (suelo o sustrato) ejercen control en las comunidades de los HMA (Johnson *et al.*, 1992). Este comportamiento se observó al evaluar el porcentaje de micorrización, donde el aumento en la disponibilidad de nutrientes (0.72 atm) mejoró los porcentajes de micorrización. Antunes *et al.* (2012) encontraron diferencias significativas en la esporulación y abundancia de hifas extrarradicales entre diferentes tratamientos de fertilización, esto sugiere que la disponibilidad de nutrientes puede afectar la función simbiótica de los HMA. En general, la dinámica natural y las prácticas culturales impactan en el ambiente donde los HMA se desarrollan, afectando parámetros físicos y químicos, lo que repercute en la diversidad y desarrollo de los HMA. La producción de cultivos y las diferentes prácticas de manejo agrícola afectan a los parámetros de riqueza y diversidad de HMA (Alguacil *et al.*, 2014), esto tiene repercusión en la asociación simbiótica con la planta y su efecto benéfico.

La inoculación de los consorcios de HMA y la aplicación de las tres PO en la solución nutritiva, mejoró el crecimiento y la producción de *Rubus* spp. Las plantas sin inocular fueron más pequeñas en comparación con las plantas inoculadas, inclusive aquellas plantas tratadas con 50% (0.36 atm de PO) de la solución nutritiva registraron mayor altura con respecto a aquellas con aplicación del 100% de la solución nutritiva (0.72 atm de PO). Pedone-Bonfim *et al.* (2018) describieron un comportamiento similar para *Mimosa tenuiflora*, donde los tratamientos con HMA mostraron mayor altura, pero sin incluir tratamientos de fertilización. Por su parte, Attarzadeh *et al.* (2019) reportaron para *Echinacea purpurea* un incremento en altura derivado de la combinación de HMA con una nutrición diferenciada de P. En el caso de la presente investigación, la disminución de la altura puede estar relacionada con la sensibilidad de *Rubus* spp a la

salinidad, como lo ha mencionado Maas y Hoffman (1977). Al respecto, Viteri *et al.* (2016) recomiendan rangos de nutrición para zarzamora por debajo de 0.54 atm.

El diámetro de tallo correlacionó de manera lineal ($R^2 = 0.8143$) con la PO, mostrando un aumento del 6% cuando pasó de 0.18 a 0.36 atm y del 72% al incrementar la PO a 0.72 atm. En la literatura, no se han reportado estudios que describen el comportamiento de la zarzamora ante diferentes PO; sin embargo, Can-Chulim *et al.* (2014) evaluaron la clasificación de Maas y Hoffman (1977) en *Phaseolus vulgaris* L., obteniendo mayor correlación entre el diámetro de tallo y la PO, al mismo tiempo demostraron que existe una reducción en la altura de los tallos, cuando la PO aumentó.

El comportamiento del PMSV correspondió con la altura, de tal manera que al ser plantas más grandes, éstas presentaron mayor peso; sin embargo, esta tendencia no concuerda para las plantas tratadas con 0.72 atm, las cuales ganaron más materia seca al ser inoculadas con los HMA. Al respecto, Baslam *et al.* (2011) reportaron para dos variedades de *Lactuca sativa* L., un aumento significativo en el peso de materia seca de vástago derivado de la inoculación con HMA y de la variación de la fuente de P. Estos autores señalan también el aumento del peso de materia seca de raíz para ambas variedades de lechuga, derivada de la inoculación con HMA, lo anterior contrasta con los resultados de la presente investigación. Sin embargo, en la investigación de Baslam *et al.* (2011), la aplicación diferencial de tratamientos de nutrición no produjo variaciones en el peso de materia seca de raíz. Por su parte, Carreón *et al.* (2000) reportaron en *Rubus* spp micropropagadas, a los 120 días, un incremento en el peso de vástago y raíz derivado de la inoculación con HMA, manteniendo una nutrición constante, durante su investigación. Rojas-Velázquez *et al.* (2013) reportaron para *Antirrhinum majus* L, una disminución de la biomasa seca de raíz, así como un aumento en la biomasa de parte aérea cuando la PO incrementó de 0.36 a 0.72 atm. Lo anterior sugiere que el efecto de la

disminución del PMSR obtenida en el presente trabajo, correspondió a la variación en la PO. De manera general, el PMST se correlacionó con la PO ($R^2 = 0.8965$), siendo 5% mayor en la PO de 0.36 atm respecto a 0.18 atm y 25% mayor en la PO de 0.72 atm respecto a 0.18 atm, manteniendo una tendencia dominada por el comportamiento del PMSV.

La mayor concentración de P en la savia de peciolo foliares correspondió a la aplicación de 0.72 atm, la cual fue potenciada por ambos consorcios de HMA, con respecto a las plantas no inoculadas, comprobándose el efecto benéfico de estos consorcios micorrízicos. Chiu y Paszkowski (2019) refieren mecanismos directos e indirectos de los HMA en la absorción de P, sobre todo cuando el contenido de este nutrimento es deficiente. Carreón *et al.* (2000) describieron el incremento en la concentración de P en la parte aérea de plantas micropropagadas de *Rubus*. El presente estudio sugiere que las plantas de zarzamora inoculadas con un consorcio nativo de HMA (3 especies de *Glomus* y 2 de *Acaulospora*) tuvieron en promedio, 200% más P que las plantas no inoculadas. El incremento en las concentraciones de P en las plantas, se da por el aumento en la superficie de captación debido a las hifas de los HMA que se combinaron con el aumento de P el cual se dio con el aumento de la PO en la solución nutritiva. Sin embargo, se confirma que al haber mayor disponibilidad de P los HMA disminuyen su efecto, ya que cuando se dispuso de 31 mg L⁻¹ de P-PO₄ (0.72 atm), las concentraciones en la planta no aumentaron con respecto al tratamiento de 15.5 mg L⁻¹ de P-PO₄ (0.36 atm). En contraste con la aplicación de 0.18 atm se tuvo un aporte de 7.75 mg L⁻¹ de P-PO₄, lo que implica que las plantas se encontraban en condición de deficiencia de P y que la presencia de HMA incrementó la concentración de P con respecto a las plantas no inoculadas. Este efecto se puede explicar a que las plantas bajo deficiencia de P producen señales químicas que pueden estimular la micorrización y su efectividad en las plantas

(Elias y Safir, 1987; Weisskopf. *et al.*, 2006). Otras razones por las cuales la concentración de P en savia se mantuvo constante ante 0.36 y 0.72 atm, se relaciona con 1) el aumento de Ca, lo que puede propiciar la formación de fosfatos de calcio ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) reduciendo la disponibilidad de P para la planta, o con 2) el requerimiento propio de la planta, ya que la zarzamora no es demandante de P (NRAS, 2008).

Por su parte, el contenido de K y de Ca incrementó en todos los casos donde se aplicó 0.72 atm en combinación con los HMA. Baslam *et al.* (2011) encontraron que los tratamientos con inoculación micorrízica mostraron diferencias significativas respecto a los tratamientos sin inoculación. De manera general, el comportamiento de estos dos nutrientes es atribuible al aumento de la PO en la solución nutritiva, ya que se incrementó la disponibilidad de estos nutrientes en la solución y por lo tanto en los sitios de intercambio, tal y como fue discutido por Cruz-Crespo *et al.* (2014) para Chile (*Capsicum annuum* L.) y Juárez-Rosete *et al.* (2019) para plantas de orégano (*Origanum vulgare* L.). No obstante, en el presente trabajo se obtuvieron diferencias significativas que son atribuibles principalmente, al efecto de los consorcios de HMA.

Considerando que con la aplicación de 0.72 atm se tiene mayor disponibilidad de nutrientes como N y Mg, es posible que éstos tuvieran influencia en los resultados obtenidos de las lecturas SPAD. Al respecto, las lecturas SPAD son utilizadas para medir de manera indirecta el contenido de clorofila en las plantas (Xiong *et al.*, 2015), y tanto N como Mg son componentes principales de la molécula de este pigmento (Taiz y Zeiger, 2002). En las plantas micorrizadas el valor de las lecturas SPAD fue mayor, lo cual se puede explicar por el efecto benéfico que tienen los HMA en la absorción de N (Read, 1999). Este resultado concuerda con lo reportado por de Fatima-Pedroso *et al.* (2018), en cuyas plantas inoculadas con HMA mostraron mayor contenido de clorofila. Lo anterior se justifica con los resultados del indicador de eficiencia fotoquímica del fotosistema II

(Fv/Fm), el cual muestra que las plantas inoculadas sometidas a 0.72 atm ($R^2=0.96$) presentaron valores cercanos a la unidad (0.80) y que representa el umbral mínimo para determinar la presencia de un estrés en la planta (Bu *et al.*, 2012). De manera general, los resultados sugieren que las plantas se encontraban en condiciones de estrés, en particular en aquellas plantas con la aplicación de 0.18 atm. Además, las plantas recibieron un tratamiento que estaba dentro del rango de recomendación (0.36 atm) por lo que el aparente estrés puede ser explicado por la teoría de Sonneveld *et al.* (2005) la cual indica que las plantas cultivadas sobre sustratos responden de manera diferente a la PO de la solución nutritiva, considerando que en los sustratos no existe una salinidad inicial significativa; por lo tanto, la acumulación de sales y su efecto sobre las plantas inicia en cero, y al aumentar su concentración por efecto de la aplicación de soluciones fertilizantes, se pueden alcanzar valores críticos para la tolerancia de las plantas. Lo anterior se puede relacionar con la teoría de Maas y Hoffman (1977) que indica que las plantas que se establecen en suelo interactúan con una salinidad inicial, provocando que disminuya su nivel de tolerancia. El potencial del fotosistema II (Fv/Fo) se comportó de manera similar al indicador Fv/Fm, mostrando alta correlación ($R^2=0.95$) con respecto los incrementos de PO; ya que no se alcanzó el umbral mínimo aceptable (≥ 4.0) para este indicador, por lo tanto, los valores obtenidos en ambos indicadores concluyen un estado de estrés en las plantas derivado de la PO (Bu *et al.*, 2012; Mathur *et al.*, 2018).

El NPF, PPF y el RP aumentaron en más del 100% por efecto de la inoculación con HMA en combinación con 0.72 atm. Todeschini *et al.* (2018) indican que la inoculación de HMA en combinación con bacterias promotoras del crecimiento, mejora las características de rendimiento en *Fragaria x ananassa* var. Eliana F1; sin embargo, no incluyeron tratamientos en los que se observara el comportamiento individual de los HMA. Además, pocos estudios con HMA logran llegar a estimar variables de

rendimiento; para el caso de zarzamora, no se encontró ningún trabajo que diera continuidad desde el desarrollo inicial hasta la estimación de variables de rendimiento.

El promedio en los grados Brix incrementó 9% al aumentar la PO de 0.18 a 0.36 atm; en contraste, se observó una disminución de 4.5% con el incremento de la PO de 0.18 a 0.72 atm. En general, los resultados quedan dentro de lo reportado, teniendo valores superiores a 10 °Brix, que denotan la característica de ser una fruta “dulce”, (Fan-Chiang y Wrolstad, 2005; Siriwoharn *et al.*, 2004; Clark y Finn, 2011). Este comportamiento corresponde con lo reportado por Campos-Mota *et al.* (2004), en donde el incremento de PO aumentó los grados Brix en frambuesa roja. Por su parte, la relación ancho/largo en los frutos correlacionó ($R^2=0.90$) con la PO, e incrementando 8% al aumentar la PO de 0.18 a 0.36 atm, y 10% al subir la PO de 0.18 a 0.72 atm. Este parámetro de la calidad de los frutos de zarzamora están dentro del estándar del índice de redondez para este tipo de fruta (Clark *et al.*, 2007).

El origen de los consorcios de HMA resultó en variaciones en los resultados, destacando el inóculo de Referencia, en la mayoría de las variables evaluadas. Wilches-Ortiz *et al.* (2019) compararon inóculos nativos y comerciales con la aplicación de fertilización química en tres variedades de caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). En dos de estas variedades se utilizaron inóculos nativos, mientras que en la restante se utilizó un inóculo comercial de HMA, y los resultados sugieren que los inóculos nativos aumentaron las variables de crecimiento por encima de los inóculos comerciales. En el caso de la presente investigación, el inóculo de Referencia también ha sido probado con éxito en plantas de chile poblano (Santos-Carballar *et al.*, 2018). En contraste, el inóculo Nativo aislado de la rizosfera de zarzamora, tuvo también efectos benéficos, por lo que este consorcio de HMA tiene buena compatibilidad con estas plantas, y buen potencial

para ser usado como inoculante en la producción de zarzamora, aunque hace falta probar otros genotipos y sistemas de producción.

En términos generales, esta investigación demuestra que la producción de zarzamora (*Rubus* spp.) puede llevarse a cabo en un sistema hidropónico, en donde el manejo de la PO de la solución nutritiva influirá en el crecimiento y en la productividad de las plantas. Al ajustar la PO de la solución nutritiva se comprobó que la zarzamora responde de manera diferente, y que los altos niveles de PO (0.72 atm) mejoraron las características del crecimiento y rendimiento. De igual manera, el uso de los HMA representa una estrategia que ayuda a optimizar el sistema de producción de zarzamora, permitiendo el ahorro en fertilizantes fosfatados y mejorando significativamente el rendimiento de las plantas.

CONCLUSIONES

El crecimiento y producción de *Rubus* spp. fue significativamente influenciada por la aplicación de tres niveles de PO en la solución nutritiva, indicando que el uso de una PO de 0.72 atm, es un factor importante para mejorar las características de crecimiento y producción de las plantas de zarzamora. La inoculación con HMA, mejoró significativamente el crecimiento vegetativo y productivo de las plantas, confirmando su potencial biotecnológico en la producción de zarzamora. El sinergismo producido entre el aporte nutrimental de la solución nutritiva (0.36 o 0.72 atm) y la inoculación con HMA, aumentó significativamente la altura, la materia seca de vástago y el rendimiento de frutos. El rendimiento cobra relevancia para los productores que siempre están buscando los métodos y mecanismos para mejorar la calidad y el rendimiento en los cultivos de zarzamora.

LITERATURA CITADA

- Abud-Archila, M., Luján-Hidalgo, M.C., López-Pérez, J.M., Ordaz-Rivera, J., Ruiz-Valdiviezo, V.M., Oliva-Llaven, M.A., Gutiérrez-Miceli, F.A. 2018. Growth and fruit chemical characteristics of blackberry (*Rubus fruticosus*) cultivated with vermicompost, glomus mosseae and phosphate rock. *Compost Science and Utilization*. 26: 225-231. Doi: 10.1080 / 1065657X.2018.1471367.
- Alcántar-González, G., Trejo-Téllez, L.I., Fernández-Pavía, L., Rodríguez-Mendoza, M. 2016. Elementos esenciales. *In*: Alcántar-González G., Trejo-Téllez, L.I., Gómez-Merino, F.C. (ed.). *Nutrición de cultivos*. Biblioteca Básica de Agricultura Texcoco, México. 23-52 p.
- Alguacil, M.M., Torrecillas, E., García-Orenes, F., Roldán, A. 2014. Changes in the composition and diversity of AMF communities mediated by management practices in a Mediterranean soil are related with increases in soil biological activity. *Soil Biology and Biochemistry*. 76: 34-44. Doi: 10.1016/j.soilbio.2014.05.002.
- Aliyu, I.A., Yusuf, A.A., Uyovbisere, E.O., Masso, C., Sanders, I.R. 2019. Effect of co-application of phosphorus fertilizer and *in vitro*-produced mycorrhizal fungal inoculants on yield and leaf nutrient concentration of cassava. *PLoSOne* 14: e0218969. Doi:10.1371/journal.pone.0218969.
- Antunes, P.M., Lehmann, A., Hart, M.M., Baumecker, M., Rillig, M.C., 2012. Long-term effects of soil nutrient deficiency on arbuscular mycorrhizal communities. *Functional Ecology* 26, 532-540.
- Aseel, D. G., Rashad, Y. M., Hammad, S.M. 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi trigger transcriptional expression of flavonoid and chlorogenic acid biosynthetic pathways

- genes in tomato against tomato mosaic virus. *Scientific Reports* 9: 9692. Doi: 10.1038/s41598-019-46281-x.
- Attarzadeh, M., Balouchi, H., Rajaie, M., Dehnavi, M.M., Salehi, A. 2019. Growth and nutrient content of *Echinacea purpurea* as affected by the combination of phosphorus with arbuscular mycorrhizal fungus and pseudomonas florescent bacterium under different irrigation regimes. *Journal of Environmental Management*. 231: 182-188. Doi: 10.1016/j.jenvman.2018.10.040.
- Augé, R. M. 2001. Water relation, drought and va mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3–42. Doi: 10.1007/s005720100097.
- Avio, L., Turrini, A., Giovannetti, M., Sbrana, C. 2018. Designing the ideotype mycorrhizal symbionts for the production of healthy food. *Frontiers in Plant Science*. 9: 1089. Doi: doi: 10.3389/fpls.2018.01089.
- Baca-Castillo G, Rodríguez-Cruz E, Quevedo-Nolasco A. 2016. La solución nutritiva en hidroponía 1ed. México. p. 148-152.
- Baslam, M., Pascual, I., Sánchez-Díaz, M., Erro, J., García-Mina, J.M., Goicoechea, N. 2011. Improvement of nutritional quality of greenhouse-grown lettuce by arbuscular mycorrhizal fungi is conditioned by the source of phosphorus nutrition. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59: 11129-11140. Doi: 10.1021/jf202445y.
- Bernardo, L., Carletti, P., Badeck, F.W., Rizza, F., Morcia, C., Ghizzoni, R., Rouphael, Y., Colla, G., Terzi, V., Lucini, L. 2019. Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. *Plant Physiology Biochemistry*. 137: 203-212. Doi: 10.1016/j.plaphy.2019.02.007.
- Bitterlich, M., Franken, P., Graefe, J. 2019. Atmospheric drought and low light impede mycorrhizal effects on leaf photosynthesis-a glasshouse study on tomato under

- naturally fluctuating environmental conditions. *Mycorrhiza*. 29: 13-28. Doi: 10.1007/s00572-018-0872-6.
- Brundrett, M. C. y Tedersoo, L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*. 220: 1108–1115. Doi: 10.1111/nph.14976.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T., Malajczuk, N. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia. 374 p.
- Bu, N., Li, X., Li, Y., Ma, C., Ma, L., Zhang, C. 2012. Effects of Na_2CO_3 stress on photosynthesis and antioxidative enzymes in endophyte infected and non-infected rice. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 78: 35-40. Doi: 10.1016/j.ecoenv.2011.11.007.
- Calderón-Zavala, G. 2006. Producción forzada de zarzamora en México. In: Corrêa-Antunes LE and Bassols-Raseira M.s (eds.). Simpósio nacional do morango, II encontro sobre pequenas frutas e frutas nativas do mercosul. Embrapa Clima Temperado. Pelotas, RS. 67-78 p.
- Campos-Mota, L., Baca-Castillo, G. A., Jaén-Contreras, D., Muratalla-Lúa, A., Acosta-Hernández, R. 2004. Fertirriego y micorriza en frambuesa roja cultivada en tepetate. *Agrociencia*. 38: 75-83.
- Can-Chulim, Á., Ramírez-Guerrero, L.G., Ortega-Escobar, H.M., Cruz-Crespo, E., Flores-Román, D., Sánchez-Bernal, E.I., Madueño, M. A. 2014. Germinación y crecimiento de plántulas de *Phaseolus vulgaris* L. en condiciones de salinidad. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 5: 753-763.
- Carballar-Hernández, S., Hernández-Cuevas, L.V., Montaña, N.M., Larsen, J., Ferrera-Cerrato, R., Taboada-Gaytán, O.R., Montiel-González, A.M., Alarcón, A. 2017.

Native communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Capsicum annuum* L. respond to soil properties and agronomic management under field conditions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 245: 23-51. Doi: 10.1016/j.agee.2017.05.004.

Carballar-Hernández, S., Hernández-Cuevas, L.V., Montaña-Arias, N.M., Ferrera-Cerrato, R., Alarcón, A. 2018. Morphospecies composition of native arbuscular mycorrhizal fungal consortia influences growth and nutrition of poblano pepper plants (*Capsicum annuum* L.). *Applied Soil Ecology*. 130: 50-58. Doi: 10.1016/j.apsoil.2018.05.022.

Carreón, Y., Ballesteros, L., Salgado, R., Alarcón, A. 2000. Inoculación de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de zarzamora (*Rubus* sp.) micropropagadas. In: Alarcón A., Ferrera-Cerrato, R.s (eds.). *Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular*. MundiPrensa. México. 141-148 p.

Carretero, C. L., Cantos, M., Garcia, J.L., Azcon, R., Troncoso, A. 2009. Growth response of micropropagated cassava clones as affected by *Glomus*. *Journal of Plant Nutrition*. 32: 261–273. Doi: 10.1080/01904160802608601.

Chandrasekaran, M., Boughattas, S., Hu, S.J., Oh, S.H., Sa, T.M. 2014. A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress. *Mycorrhiza*. 24: 611–625. Doi: 10.1007/s00572-014-0582-7.

Chiu, C. H. and Paszkowski, U. 2019. Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 11: a034603. Doi: 10.1101 / cshperspect.a034603.

Chun, S.C., Paramasivan, M., Chandrasekaran, M. 2018. Proline accumulation influenced by osmotic stress in arbuscular mycorrhizal symbiotic plants. *Frontiers in Microbiology*. 9: 2525. Doi: 10.3389/fmicb.2018.02525.

- Clark, J. R. 2005. Changing times for eastern United States blackberries. *HortTechnology*. 15: 491-494. Doi: 10.21273/HORTTECH.15.3.0491
- Clark, J. R., Stafne, E.T., Hall, H., Finn, C.E. 2007. Blackberry breeding and genetics. *Plant Breeding Reviews*. 29: 19-144.
- Clark, J., Finn, C. 2011. Blackberry breeding and genetics. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*. 5: 27-43.
- Clark, R., Finn, C. 2008. New trends in blackberry breeding. *Acta Horticulturae*. 777: 41-48.
- Correndo, A. A., García, F.O. 2017. Métodos de diagnóstico nutricional en cultivos extensivos en Argentina. *Informaciones Agronómicas de Hispanoamérica*. 26: 3-12.
- Coyne, M. 2000. *Microbiología del suelo: Un enfoque exploratorio*. 1 ed. Thomson-Paraninfo. Madrid.
- Cramer, G. R., Alberico, G.J., Schmidt, C. 1994. Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21: 675-692. Doi: 10.1071/PP9940675.
- Cruz-Crespo, E., Can-Chulim, A., Bugarín-Montoya, R., Pineda-Pineda, J., Flores-Canales, R., Juárez-López, P., Alejo-Santiago, G. 2014. Concentración nutrimental foliar y crecimiento de chile serrano en función de la solución nutritiva y el sustrato. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 37: 289-295.
- Darrow, G.M. 1937. Blackberry and raspberry improvement. *In: USDA (ed.). USDA yearbook of agriculture 1937*. United States Government Printing Office. Washington, D.C. pp. 496-533.
- Daubeny, H. 1996. Brambles. *In: Janick J., Moore, J. (eds.). Fruit breeding: Vines and small fruits*. John Wiley. Hoboken, NJ. 109-190 p.

- de Boodt, M., Verdonck, O., Cappaert, I. 1974. Method for measuring the water release curve of organic substrates. *Acta Horticulturae*. 37: 2054-2062. Doi: 10.17660 / *Acta Hortic*.1974.37.20.
- de Fatima Pedroso, D., Barbosa, M.V., Dos Santos, J.V., Pinto, F.A., Siqueira, J.O., Carneiro, M.A.C. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi favor the initial growth of *Acacia mangium*, *Sorghum bicolor*, and *Urochloa brizantha* in soil contaminated with Zn, Cu, Pb, and Cd. *Bull. Environmental Contamination Toxicology*. 101: 386-391. Doi: 10.1007/s00128-018-2405-6.
- de Souza-Faria, F. H., Lima, L.A., Rebeiro, M.S., Conceição-Rezende, F., Carvalho, J.G. 2009. Efeito de parcelamento da fertirrigação com N e K e salinidade do solo no crescimento inicial de cultivares de cafeeiro. *Irriga*. 14: 145-157.
- Elhindi, K.M., El-Din, A.F., Elgorband, A.M. 2017. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*. 24: 170-179. Doi: 10.1016/j.sjbs.2016.02.010.
- Elias, K.S. and Safir, G.R. (1987) Hyphal elongation of *Glomus fasciculatus* in response to root exudates. *Applied and Environmental Microbiology*. 53, 1928–1933.
- Epstein, E. 1992. Kdp a bacterial P-type ATPase whose expression and activity are regulated by turgor pressure. *Acta Physiologica Scandinavica*. 602: 193-199.
- Evans, K.J.S., Symon, D.E.; Whalen, M.A.; Hosking, J.R.; Barker, R.M.; Oliver, J.A. 2007. Systematics of the *Rubus fruticosus* aggregate (Rosaceae) and other exotic *Rubus* taxa in Australia. *Australian Systematic Botany*. 20: 187-251. Doi: 10.1071/SB06044.

- Fan-Chiang, H.J., Wrolstad, R.E. 2005. Anthocyanin pigment composition of blackberries. *Journal of Food Science*. 70: 198-202. Doi: 10.1111/j.1365-2621.2005.tb07125.x.
- FAOSTAT. 2019. Crops. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) "Published on the Internet:" <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>. Accessed 01-julio-2019 2019.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). 5 ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Garg, N., Chandel, S. 2010. Arbuscular mycorrhizal networks: Process and functions. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 30: 581–599. Doi: 10.1051/agro/2009054.
- He, F., Zhang, H., Tang, M. 2016. Aquaporin gene expression and physiological responses of *Robinia pseudoacacia* L. to the mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* and drought stress. *Mycorrhiza* 26: 311–323. Doi: 10.1007/s00572-015-0670-3.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Texcoco de Mora, México. "Published on the Internet:" http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/15/15099.pdf. Accessed 20-junio 2019.
- Javot, H., Pumplin, N., Harrison, M.J. 2007. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell and Environment*. 30: 310–322. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x.
- Jenks, M.A., Hasegawa, P.M. 2005. *Plant Abiotic Stress*. India. Blackwell Publishing Ltd. 270 p.

- Jennings, D., Daubeney, H.A., Moore, J.N. 1991. Blackberries and raspberries. *Acta Horticulturae*. 290: 331-392. Doi: 10.17660 / ActaHortic.1991.290.8.
- Jennings, D.L. 1988. *Frambuesas y moras: su cría, enfermedades y crecimiento*. Academic Press London, 230 p.
- Jiang, J., Zhai, D.P., Zhang, C.B. 2019a. Effects of irrigation and fertilizer levels on the distribution of water and salt in saline field and maize yield. *The journal of applied ecology*. 30: 1207-1217. Doi: 10.13287 / j.1001-9332.201904.039.
- Jiang, S. Q., Yu, Y. N., et al. 2019b. High-throughput absolute quantification sequencing reveals the effect of different fertilizer applications on bacterial community in a tomato cultivated coastal saline soil. *Science of the Total Environment*. 687: 601-609. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.105.
- Johnson, N., Tilman, D., Wedin, D., 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology*. 73:2034-2042. Doi: 10.2307/1941453.
- Juárez-Hernández M, Baca-Castillo G, Aceves-Navarro L, Sánchez-García P, Tirado-Torres J, Sahagún-Castellanos J, Colinas De León, M.T. 2006. Propuesta para la formulación de soluciones nutritivas en estudios de nutrición vegetal. *Interciencia*. 31:246-253.
- Juárez-Rosete, C. R., Aguilar-Castillo, J.A., Aburto-González, C.A., Alejo-Santiago, G. 2019. Biomass production, nutritional requirement of nitrogen, phosphorus and potassium, and concentration of the nutrient solution in oregano. *Revista Chapingo Serie Horticultura*. 25: 17-28. Doi: 10.5154/r.rchsh.2018.02.006.
- Koide, R. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection.. *New Phytol*. 117:365-386. Doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00001.x.

- Lanfranco, L., Fiorilli, V., Gutjahr, C. 2018. Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 220: 1031–1046. Doi: doi.org/10.1111/nph.15230.
- Linnaeus, C. V. 1754. *Genera plantarum*. 5 ed. Estocolmo. Impensis Laurentii Salvii, 559 p.
- Maas E, Hoffman G. 1977. Crop salt tolerance-Current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage Division*.103:115-134.
- Marschner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. 2ed. Academic Press. San Diego, CA, EEUU.
- Mathur, S., Tomar, R.S., Jajoo, A. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) protects photosynthetic apparatus of wheat under drought stress. *Photosynthesis Research*. 139: 227–238. Doi: 10.1007/s11120-018-0538-4.
- Merchand, M.R. 2013. La transnacionalización de la agricultura de exportación en México. *Geografía em Questão*. 6:235-261.
- Monasterio-Huelin y Maciá, E. 2002. Revisión taxonómica del género *Rubus* L. (Rosaceae) en la península ibérica e islas baleares. Tesis de doctorado. Universidad Complutense De Madrid. 162 p.
- Moore, J. N. 1989. Choctaw blackberry. 6,678. Arkansas, United States.
- Mosse, B., Hayman, D.S. 1971. Plant growth response to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*. 70: 19-27. Doi: 10.1111/j.1469-8137.1971.tb02504.x.
- Muratalla-Lúa, A., Jaen-Contreras, D, Arévalo-Galarza, L. 2013. La producción de frambuesa y zarzamora en México. *Agroproductividad*. 6: 3-12.

- Navarro-Aviñó, J. P., Aguilar- Alonso, L, López-Moya, J. R. 2007. Aspectos bioquímicos y genéticos de la tolerancia y acumulación de metales pesados en plantas. *Ecosistemas*. 16: 10-25.
- NRAS. 2008. Soil and nutrient management. *In*: Bushway L., Pritts, M., Handley, D.s (eds.). Raspberry and blackberry production guide. Natural Resource, Agriculture, and Engineering Service (NRAS). Ithaca. 64-78 p.
- Núñez-Escobar, R. 2016. El suelo como medio natural en la nutrición de cultivos. *In*: Alcántar-González G., Trejo-Téllez, L.I., Gómez-Merino, F.C. (eds.). Nutrición de cultivos. Biblioteca Básica de Agricultura Texcoco, México.104-144 p.
- Oyewole, B. O., Olawuyi, O.J., Odebode, A.C., Abiala, M.A. 2017. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on drought tolerance and charcoal rot disease of cowpea. *Biotechnology Reports*. 14: 8-15. Doi: 10.1016/j.btre.2017.02.004.
- Pedone-Bonfim, M. V. L., Silva, D., da Silva-Batista, A., de Oliveira, P., Jackson Almeida, R.G., Yano-Melo, A.M., Maia, L.C. 2018. Mycorrhizal inoculation as an alternative for the sustainable production of *Mimosa tenuiflora* seedlings with improved growth and secondary compounds content. *Fungal Biology*. 122: 918-927. Doi: 10.1016/j.funbio.2018.05.009.
- Pellegrino, E., Bedini, S., Avio, L., Bonari, E., Giovannetti, M. 2011. Field inoculation effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi in a mediterranean agricultural soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 43: 367–376. Doi: 10.1016/j.soilbio.2010.11.002.
- Pérez-Moncada, U.A., Ramírez-Gómez, M.M., Núñez-Zarante, V.M., Franco-Correa, M., Roveda-Hoyos, G. 2012. Evaluación de un sistema para la micorrización *in vitro* en plantas de mora de castilla (*Rubus glaucus*, benth). *Universitas Scientiarum*. 17: 140-151.

- Perkins-Veazie, P. M., Clark, J.R. 2005. Blackberry research in Arkansas and Oklahoma. *Bramble*. 39-42.
- Perkins-Veazie, P. M., Collins, J.K., Clark, J.R. 2000. Shelflife and quality of ‘Navaho’ and ‘Shawnee’ blackberry fruit stored under retail storage conditions. *Journal of Food Quality*. 22: 535-544.
- Phillips, J. M., Hayman, D. S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55:158–161. Doi: 10.1016/s0007-1536(70)80110-3.
- Polme, S., Opik, M., Moora, M., Zobel, M., Kohout, P., Oja, J., Koljalg, U., Tedersoo, L. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi associating with roots of *Alnus* and *Rubus* in Europe and the Middle East. *Fungal Ecology*. 24: 27-34. Doi: 10.1016/j.funeco.2016.08.008.
- Porcel, R., Redondo-Gómez, S., Mateos-Naranjo E., Aroca R., Garcia R., Ruiz-Lozano, J.M. 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *Plant Physiologist*. 185: 175–83. Doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.006.
- Read, D.J., 1999. The state of the art, in: Hock, A.V.a.B. (Eds.), *Mycorrhiza* , 2ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 3-34.
- Redecker, D. A., Schüßler, H., Stockinger, S.L., Stürmer, J.B., Morton, C.W. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *Mycorrhiza*. 23: 515–531. Doi: 10.1007/s00572-013-0486-y.

- Ricárdez-Luna G, Aguilar-Rivera N, Galindo-Tovar, M.E.; Debernardi-Vázquez, T.J. 2016. Diagnóstico de la producción de zarzamora (*Rubus* sp) en la zona centro de Veracruz, México. *Agroproductividad* 9: 34-38.
- Rillig, M. C., Mummey, D.L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*.171: 41–53. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x.
- Rojas-Velázquez, A. N., Valdez-Aguilar, L.A., Ruiz-Posadas, L.M., Sandoval-Villa, M., Bertolini, V. 2013. Respuestas de *Antirrhinum majus* (L.) para flor de corte al potencial osmótico de la solución nutritiva en dos estaciones de crecimiento. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 4: 1151-1160.
- Roth, R., Paszkowski, U. 2017. Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*. 39: 50–56. Doi: 10.1016/j.pbi.2017.05.008.
- Sadeghian, K. S., Zapata, H.R.D. 2014. Growth of coffee (*Coffea arabica* L.) during nursery's stage in response to the salinity generated by fertilizers. *Revista De Ciencias Agrícolas*. 31: 40-50. Doi: 10.22267/rcia.143102.30.
- Salisbury, F, Ross, C.W. *Fisiología vegetal*. México: Grupo Editorial Iberoamérica; 1994. 759 p.
- Sall, S. N., Ndour, N. Y. B., Diédhiou-Sall, S., Dick, R., Jean-Luc, C. 2015. Microbial response to salinity stress in a tropical sandy soil amended with native shrub residues or inorganic fertilizer. *Journal of Environmental Management*. 161: 30-37. Doi: 10.1016/j.jenvman.2015.06.017.
- Sánchez-García, P., Molinos da Silva, C., Alcántar-González, G., Sandoval-Villa, M. 2016. Diagnóstico nutrimental en plantas. *In: Alcántar-González G., Trejo-Téllez, L.I., Gómez-Merino, F.C. (ed.). Nutrición de cultivos. Biblioteca Básica de Agricultura Texcoco, México. pp. 185-216.*

- SAS Institute Inc. 2013. Base SAS 9.4 Procedures guide. "Published on the Internet":
<https://support.sas.com/documentation/cdl/en/procstat/66703/PDF/default/procstat.pdf>
Accessed 02 may 2019.
- Shrivastava, P. y Kumar, R. 2015. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. Saudi Journal of Biological Sciences. 22: 123-131. Doi: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001.
- SIAP. 2017. Atlas agroalimentario 2017. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) "Published on the Internet":
<https://www.gob.mx/siap/prensa/atlas-agroalimentario-2017>. Accessed 01-julio 2019.
- SIAP. 2018. Atlas agroalimentario 2012-2018. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Ciudad de México. pp. 162-165.
- Siriwoharn, T., Wrolstad, R. E., Finn, C. E., Pereira, C.B. 2004. Influence of cultivar, maturity and sampling on blackberry (*Rubus* L. Hybrids) anthocyanins, polyphenolics, and antioxidant properties. Journal of Agricultural and Food. 80: 8021-8030. Doi: 10.1021/jf048619y.
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F.A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. Plant Physiology. 156: 1050–1057. Doi: 10.1104/pp.111.174581.
- Smith, S. E., Read, D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3ed. Academic Press. Cambridge.
- Sonneveld, C., van den Bos, A.L., Voogt, W. 2005. Modelling osmotic salinity effects on yield characteristics of substrate grown greenhouse crops. Journal of Plant Nutrition. 27:1931-1951. Doi:10.1081/pln-200030053.

- Soudzilovskaia, N. A., van der Heijden, M.G.A., Cornelissen, J.H.C., Makarov, M.I., Onipchenko, V.G., Maskeri, B., Maslov, M.N., Akhmetzhanova, A.A., van Bodegom, P.M. 2015. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist*. 208: 280-293. Doi: 10.1111/nph.13447.
- Steiner, A. A. 1961. Universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant Soil*. 15: 134-154. Doi: 10.1007/BF01347224.
- Strik, B., Clark, J., Finn, C., Bañados, M. 2007. Worldwide blackberry production. *HorTechnology*. 17: 205-213. Doi: 10.21273/HORTTECH.17.2.205.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. *Fisiología de las plantas*. 3ed. Publicaciones Universitat Jaume I. España. 1338 p.
- Tang, F., White, J., Charvat, I. 2001. The effect of phosphorus availability on arbuscular mycorrhizal colonization of *Typha angustifolia*. *Mycologia*. 93: 1042-1047. Doi: 10.1080/00275514.2001.12063239.
- Todeschini, V., AitLahmidi, N., Mazzucco, E., Marsano, F., Gosetti, F., Robotti, E., Bona, E., Massa, N., Bonneau, L., Marengo, E., Wipf, D., Berta, G. Lingua, G. 2018. Impact of beneficial microorganisms on strawberry growth, fruit production, nutritional quality, and volatilome. *Frontiers in Plant Science*. 9: 1611. Doi: 10.3389/fpls.2018.01611.
- Treseder, K. K., Cross, A. 2006. Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems*. 9: 305-316. Doi: 10.1007/s10021-005-0110-x.
- Urrestarazu, M., Borges, L., Burés, S., Álvaro, J. 2013. Response of Lyme Thyme to salinity and ionic concentration in nutrient solution. *Journal of Plant Nutrition*. 36: 562-565. Doi: 10.1080/01904167.2012.748796.

- USDA. 2004. Strawberries and other berries, shipping point and market inspection instructions. Agricultural Marketing Service, Fruit and Vegetable Division, Fresh Products. Washington, DC. 29 p.
- van der Heijden, M. G. A., Martin, F.M., Selosse, M.A., Sanders, I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*. 205: 1406-1423. Doi: 10.1111/nph.13288.
- Villa-Castorena, M., Catalán-Valencia, E. A., Inzunza-Ibarra, M. A., Sánchez-Cohen, I. 2006. La fertilización nitrogenada y la salinidad del suelo afectan la transpiración y absorción de nutrimentos en plantas de Chile. *Terra Latinoamericana*. 24: 391-399.
- Viteri, P., Vásquez, W., Viera, W., Sotomayor, A., Mejía, P. 2016. Ecología para el desarrollo de y crecimiento de la mora. *In: Galarza D., Garcés, S., Velásquez, J., Sánchez, V., Zambrano, J. (ed.). El cultivo de la mora en el Ecuador. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP). Quito, Ecuador. 19-24 p.*
- Weisskopf, L., Tomasi, N., Santelia, D., Martinoia, E., Langlade, B.N., Tabacchi, R., Abou-Mansour, E. 2006. Isoflavonoid exudation from white lupin roots is influenced by phosphate supply, root type and cluster-root stage. *New Phytologist*. 171: 657–668. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01776.x.
- Wilches-Ortiz, W.A., Ramírez-Gómez, M.M., Pérez-Moncada, U.A., Serralde-Ordoñez, D.P., Peñaranda-Rolon, A.M., Ramírez, L. 2019. Asociación de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) con plantas de caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) para la producción de panela en Colombia. *Terra Latinoamericana*. 37:175-184. Doi: 10.28940/terra.v37i2.481.

Xiong, D., Chen, J., Yu, T., Gao, W., Ling, X., Li, Y., Huang, J. 2015. SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Scientific Reports*. 5: 13389. Doi: 10.1038/srep13389.

Zúñiga-Escobar, O., Osorio-Saravia, J.C., Cuero-Guependo, R., Peña-Ospina, J.A. 2011. Evaluación de tecnologías para la recuperación de suelos degradados por salinidad. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*. 64: 5769-5779.

ANEXOS

Anexo 1. Diferencias en altura y follaje entre plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares y sometidas a una presión osmótica de 0.18 atm en la solución nutritiva, a los 120 días del trasplante.



Anexo 2. Diferencias en altura y follaje entre plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares y sometidas a una presión osmótica de 0.36 atm en la solución nutritiva, a los 120 días del trasplante.



Anexo 3. Diferencias en altura y follaje entre plantas de zarzamora (*Rubus* spp.) inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares y sometidas a una presión osmótica de 0.72 atm en la solución nutritiva, a los 120 días del trasplante.



Anexo 4. Medias obtenidas de los variables evaluadas debido a los tratamientos de inoculación con hongos micorrízicos arbusculares y aplicación de tres diferentes presiones osmóticas en la producción de zarzamora (*Rubus* spp.), bajo condiciones de invernadero.

PO (atm)	HMA	Mico (%)	Altura de planta (cm)	DIAM (mm)	PMSV (g)	PMSR (g)	PMST (g)	Fósforo (mg L ⁻¹)	Potasio (mg L ⁻¹)	Calcio (mg L ⁻¹)	SPAD (adim)	FV/FM (adim)	NPF	PPF (g)	RP (g)	°Brix	A/L
0.18	R	0.7±0.07ab	120.0±10.2 ab	55.2±2.6cd	103.6±8.5abc	57.2±3.8ab	137.5±10.8b	826.6±92.7ab	2275.0±75ab	190.0±7ab	42.8±0.8c	0.738±0.003b	95.3±0.9c	1.8±0.1b	177.6±11.4d	14.4±0.26ab	1±0.02ab
0.18	N	0.7±0.05ab	123.7±2.7 ab	52.±1.6cd	129.5±9abc	63.6±4.4a	184.0±6.9ab	800.0±45ab	1933.3±317.9ab	152.5±4.7c	42.6±1.2c	0.736±0.011b	128.4±12.9bc	1.7±0b	222.8±29.2dc	14.0±0.55ab	1±0.08a
0.18	NI	0±0c	108.2±6.5 b	47.0±3.1d	77.4±11c	45.8±3.3ab	127.8±14.6b	573.3±83.5b	1666.6±120.1b	163.3±20.2bc	44.7±0.4bc	0.741±0.008b	90.7±8.1c	1.8±0.1b	160.2±17.7d	13.8±0.41ab	1.1±0.08a
0.36	R	0.5±0.07b	149.2±8.5 a	59.2±3.9cd	162.4±24.8ab	56.9±8ab	174.9±16ab	1230.0±175.5a	4366.6±1234.6a	202.5±6.2ab	48.1±0.2ab	0.74±0.007b	142.3±11.7bc	4.5±0.5a	659.4±119.3ab	15.6±0.66a	0.9±0.02abc
0.36	N	0.6±0.05ab	144.0±9.8 ab	54.2±4.5cd	124.5±9.5abc	46.7±3.2ab	171.2±12.8ab	1120.0±25.1a	3800.0±435.8ab	200.0±5.7ab	46.7±0.7abc	0.742±0.006b	135.2±19.4bc	4.1±0.4a	571.9±114.3bcd	15.4±0.33a	0.9±0.02abc
0.36	NI	0±0c	120.5±3.7 ab	51.0±4.2cd	89.6±19.9c	32.8±4.4b	121.8±26.1b	893.3±81.9ab	3775.0±335ab	187.5±8.5ab	48.4±1.4ab	0.756±0.007ab	130.2±8.8bc	4.1±0.1a	530.7±31.3bcd	14.9±0.52ab	1±0.01ab
0.72	R	0.8±0.01a	132.0±13.7 ab	105.0±5.7a	164.4±20.6a	54.9±6.8ab	228.6±20.9a	1200.0±91.1a	3900.0±472.5ab	205.0±6.4ab	50.9±1.9a	0.758±0.008ab	205.5±14.9a	5.0±0.6a	1030.6±187.4a	13.8±0.45ab	0.8±0.01bc
0.72	N	0.7±0.11ab	136.0±6.7 ab	92.2±2.4ab	147.4±12.7abc	53.8±8.6ab	192.5±19.3ab	1017.5±98.2ab	3866.6±202.7ab	212.5±4.7a	48.8±0.3ab	0.768±0.008a	169.3±10.6ab	4.7±0.2a	796.8±81.5ab	13.5±0.44ab	0.7±0.01c
0.72	NI	0±0c	110.2±6.9 ab	74.2±11bc	91.5±6.5bc	36.3±9.3ab	141.2±14.9b	920.0±60ab	2566.6±635.9ab	203.3±18.5ab	48.4±0.3ab	0.756±0.006ab	161.2±14.8ab	3.8±0.1a	608.7±39.3abc	13.3±0.09b	0.8±0.01bc

Medias ± error estándar. Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$; n = 4) simbología: PO=Presión osmótica HMA=Hongos micorrízicos arbusculares; R=Inoculo de referencia; N=Inoculo de nativo; NI= no inoculado; Mico= Porcentaje de micorrización; DIAM= Diámetro de tallo; PMSV=Peso materia seca de vástago; PMSR= Peso de materia seca de raíz; PMST=Peso de materia seca total; Fo=fluorescencia inicial; Fv=fluorescencia variable; Fm=fluorescencia máxima; NPF= número promedio de frutos; PPF= Peso promedio de fruto; RP=Rendimiento promedio; A/L= Relacion ancho-largo del fruto.