

APLICACIONES FOLIARES DE CALCIO Y SILICIO EN LA INCIDENCIA DE MILDIU EN LECHUGA

Foliar Sprays of Calcium and Silicon on Incidence of Downy Mildew Disease in Lettuce

Ignacio de Dios-Delgado¹, Manuel Sandoval-Villa^{1,†}, Ma. de las Nieves Rodríguez-Mendoza¹ y Elizabeth Cárdenas-Soriano¹

RESUMEN

La enfermedad mildiu, ocasionada por *Bremia lactucae* (Regel), es común en lechuga y genera pérdidas casi totales del cultivo en campo y en invernadero. Las plantas más vulnerables a plagas y enfermedades son aquéllas expuestas a una nutrición deficiente. Los fertilizantes foliares mejoran la nutrición del cultivo e incrementan la calidad y la resistencia a enfermedades. El calcio y silicio favorecen la rigidez de las paredes celulares, generan resistencia a enfermedades y propician mayor vida postcosecha. Para probar el efecto del calcio y del silicio en la incidencia de *Bremia lactucae*, se realizó un experimento en cámara de crecimiento con temperatura y humedad relativa controlada. Los factores en estudio fueron: con y sin inoculación de plantas con el hongo *Bremia lactucae*, aplicación foliar a 40, 45 y 50 días después de la siembra de 0, 0.5 y 1% de nitrato de calcio y aplicación foliar de metasilicato de sodio a razón de 0, 2 y 4 mg L⁻¹ con tres repeticiones (54 unidades experimentales con 10 plantas cada una de ellas). La dosis más alta de calcio no correspondió a la mayor absorción en las hojas, pero la concentración de calcio aumentó en plantas inoculadas con *Bremia lactucae*. Altos valores de silicio ocasionaron antagonismo con calcio. La absorción de silicio fue 35% menor en plantas inoculadas con *Bremia lactucae* y, en general, la absorción de silicio, independientemente de la inoculación, fue baja. La inoculación ocasionó mayor altura y peso fresco de las plantas. La calidad postcosecha de las hojas medidas mediante lecturas SPAD fue mayor en plantas asperjadas con 0.5 y 1% de nitrato de calcio. La aplicación de 0.5% de nitrato

de calcio más 4 mg L⁻¹ de metasilicato de sodio disminuyó 10% el porcentaje de área foliar dañada por el hongo.

Palabras clave: *Bremia lactucae* (Regel), aspersión nutricional, *Lactuca sativa*.

SUMMARY

The disease known as mildew is caused by the fungus *Bremia lactucae* (Regel), the main lettuce disease since it may damage most lettuce leaves and it may occur both in the field and in the greenhouse. Plants supplied with low levels of mineral nutrients are more vulnerable to this fungus. Foliar spray is becoming an alternative in improving plant nutrition and enhancing crop quality and crop disease resistance. Calcium and silicon sprays improve cell wall structure, increase resistance to diseases, and improve crop shelf life. In order to test the effect of calcium and silicon on *Bremia lactucae* infestation, an experiment was conducted with the following factors and levels: fungus inoculation (with and without), calcium (foliar spray 0, 0.5, and 1%), and silicon (foliar spray 0, 2, and 4 mg L⁻¹). Sprays were supplied at 40, 45, and 50 days after sowing. A completely randomized design was used including three replications and a total of 54 experimental units. Each unit consisted of 10 seedlings. Contrary to expected, a high supply of calcium did not correspond to high calcium absorption but calcium concentration was higher in plants inoculated with *Bremia lactucae*. Silicon uptake was 35% lower in inoculated plants and this absorption, independently of inoculation, was low. Inoculation with *Bremia lactucae* caused taller plants and more fresh weight. Shelf life measured indirectly by SPAD readings was longer in non-inoculated plants and even longer when sprayed with 0.5 and 1% calcium nitrate. The combination of foliar sprays with 0.5% calcium plus 4 mg L⁻¹ silicon on lettuce decreased leaf damage caused by *Bremia lactucae* by 10%.

¹ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. 56230 Montecillo, estado de México.

[†] Autor responsable (msandoval@colpos.mx)

Recibido: Noviembre de 2003. Aceptado: Julio de 2005.

Publicado como nota de investigación en

Terra Latinoamericana 24: 91-98.

Index words: *Bremia lactucae* (Regel), *nutrient sprays*, *Lactuca sativa*.

INTRODUCCIÓN

La lechuga, como todo cultivo, es afectada por plagas, maleza y enfermedades, de las cuales las más importantes son las ocasionadas por bacterias y hongos que disminuyen considerablemente la calidad, lo que propicia menor producción comercializable y de menor competitividad, al mismo tiempo se incrementan los costos del cultivo por la aplicación de agroquímicos para el control de las plagas y enfermedades.

La alta correlación encontrada entre la cantidad de calcio en los tejidos y la resistencia de las plantas hospedantes a enfermedades fungosas, se explica, en parte, porque el calcio afecta la incidencia de los parásitos de dos formas (Marschner, 1995): 1) el calcio es esencial para la estabilidad de las biomembranas, cuando los valores de calcio en los tejidos están bajos, el transporte de compuestos de bajo peso molecular como los azúcares del citoplasma al apoplasto es muy bajo; y 2) el incremento de pectatos de calcio incrementa la resistencia del tejido a la degradación por las poligalacturonasas que muchos hongos patógenos (*Leptosphaeria maculans*, *Pseudomonas syringae*, *Monilinia fruticola*, *Erwinia carotovora*) producen al invadir el tejido del hospedero (Atkinson *et al.*, 1996; Annis y Goodwin, 1997; Biggs *et al.*, 1997; Flego *et al.*, 1997). Sin embargo, se ha encontrado que en algunos intervalos de concentración, el calcio inhibe el crecimiento y la extensión de la pared celular (Carpita, 1987).

El calcio también es importante como translocador de señales para desencadenar una respuesta por parte de la planta a la infección de patógenos en términos de elongación y crecimiento celular (Marschner, 1995).

En cuanto al silicio, éste proporciona resistencia mecánica a las plantas de arroz y caña de azúcar al ataque de enfermedades fungosas al formar barreras estructurales externas y promover la producción de fenoles y, además, es un factor de tolerancia al exceso de aluminio, hierro y manganeso en suelos ácidos (Chérif y Belángier, 1992), y disminuye la transpiración del cultivo (Hewitt y Smith, 1974). La concentración crítica de este elemento en las plantas cultivadas es menor que 0.2%, mientras que el intervalo de suficiencia se ubica entre 0.2 a 2%; aunque niveles mayores que 2% no son tóxicos (Bennett, 1993).

El hecho de que el Si quede depositado en las paredes celulares del tejido epidérmico, proporciona a la planta diversos beneficios: evita la pérdida del agua por transpiración cuticular e incrementa la elasticidad de la pared celular durante el crecimiento de la planta al interactuar con pectinas y polifenoles (Marschner, 1995).

En México, la lechuga tradicionalmente se cultiva en campo; por ejemplo, se sembraron 9379 ha en 1997 (SAGAR, 1998). Sin embargo, en los últimos años han emergido nuevos mercados en el que los consumidores demandan un producto fresco y libre de patógenos. Esta demanda está siendo cubierta, en parte, por empresas que se dedican a producir lechuga juvenil y adulta en invernadero [$\pm 2\%$ de aproximadamente 2700 ha de invernadero en México (Steta, 2004)], que consiste en cultivar la planta por 35 a 45 días con alta densidad de siembra y se procede a su cosecha para consumo en fresco. Aun en estos ambientes controlados, se ha encontrado que el cultivo es atacado por mildiu (*Bremia lactucae* Regel) principalmente por la alta humedad relativa cercana a 100% y a las temperaturas bajas, lo que favorece la proliferación de este hongo (Davis *et al.*, 1997). El exceso de humedad relativa ocasiona menor transpiración de las plantas. Esto repercute principalmente en una menor absorción de calcio, debido a que el calcio es movilizado principalmente por flujo de masas (Marschner, 1995), lo cual reduce el tiempo de vida de anaquel de la lechuga cosechada. El objetivo del presente trabajo fue estudiar el efecto del calcio y silicio en la susceptibilidad de la lechuga cultivada en invernadero a mildiu con la hipótesis de que la acumulación de Ca y Si en el tejido de las hojas de lechuga incrementa la vida de anaquel de la lechuga juvenil.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se estableció en cámaras de crecimiento (1.0 x 0.9 x 0.7 m, ancho, alto y profundidad, respectivamente) del 18 de septiembre al 28 de noviembre de 2002. Las semillas de lechuga variedad "Parris Island Cos", susceptible a *Bremia lactucae*, se sembraron en macetas de unicel poliestireno y se utilizó como sustrato una mezcla de peat moss (85%) y agrolita (15%). Las condiciones de temperatura fueron: durante el día (8:00 a 18:00 h) de 20 °C y durante la noche (18:00 a 8:00 h) de 15 °C, y se utilizaron lámparas incandescentes y lámparas fluorescentes. La humedad relativa en las

cámaras se mantuvo superior a 85%. Para fertilizar las plantas se tomó como base la solución universal Steiner (Steiner, 1984).

El primer factor consistió en la aplicación al follaje de 0, 0.5 y 1% de nitrato de calcio y el segundo factor fue la aplicación de silicio a razón de 0, 2 y 4 mg L⁻¹ de metasilicato de sodio. Se escogió como fuente de calcio al nitrato de calcio porque es la fuente que utilizan los productores para corregir problemas de vida de anaquel. En el caso del silicio, se escogió el metasilicato porque es una de las fuentes de silicio de alta solubilidad. Como resultado de la combinación de estos tres factores se tuvieron 18 tratamientos. Las aplicaciones foliares de calcio y silicio se efectuaron a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS). Estas aplicaciones se llevaron a cabo 40 DDS cada cinco días para simular la aplicación correctiva que pudieran llevar a cabo los productores. El tercer factor correspondió a la inoculación de las plantas (con y sin inóculo) con del hongo *Bremia lactucae* obtenido de plantas enfermas. Para la inoculación, la cual se llevó a cabo a 60 DDS, se preparó una suspensión de 5 x 10⁴ esporas mL⁻¹ en agua destilada y una gota de Tween 20, que se aplicó con un atomizador dejando las plantas a punto de goteo; posteriormente, cada planta se cubrió con una bolsa de plástico transparente para aumentar la humedad relativa, además se colocó un humidificador por 48 h. El diseño experimental fue un diseño completamente al azar con tres repeticiones, lo cual dio un total de 54 unidades experimentales.

A 70 DDS, se evaluó el porcentaje de daño por *Bremia lactucae* (12 días después de la inoculación: 82 DDS), el cual se midió a través del número de lesiones por hoja en un total de cinco plantas por unidad experimental; para ello se utilizó el porcentaje de daño en las hojas de acuerdo con la siguiente escala en cuanto al número de manchas de infección: 0, sin

daño; 1, 0 a 6.25% de daño en la hoja que representa dos manchas; 2, 6.25 a 12.5% o cuatro manchas; 3, 12.5 a 25% equivalente a siete manchas; 4, 25 a 50% igual a ocho manchas de infección; 5, mayor que 50% equivalente a 12 manchas de infección, altura de plantas, peso seco y fresco, área foliar medida con un integrador, y lecturas SPAD a 0, 2, 4, 6, 8 y 12 días después de la cosecha (DDC). En el material vegetal muestreado (70 DDS) se determinó el contenido de calcio y silicio con base en peso seco mediante la mineralización del tejido con digestión de ácido nítrico. Los extractos se leyeron por espectrofotometría de inducción de plasma, acoplado como se describe en Alcántar y Sandoval (1999).

Éste se llevó a cabo mediante un análisis de varianza y una prueba de separación de medias Tukey y se utilizó el programa estadístico SAS, Versión 8.1 (SAS Institute, 2000).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 1, se muestra el análisis de varianza para las variables evaluadas en este trabajo. En general, se observa un efecto de la inoculación para altura, lecturas SPAD y daño foliar. Se aprecia una interacción significativa entre la aplicación foliar de calcio y la inoculación para lecturas SPAD a 2, 4 y 6 días después de la cosecha (DDC). La concentración de calcio y silicio fue afectada, en menor proporción, por la inoculación ($\alpha = 0.1$). A continuación se presentan los resultados de las variables evaluadas.

Altura de Planta

En el momento de la cosecha (70 DDS), el análisis estadístico mostró diferencias altamente significativas [$\alpha = 0.0001$ (Cuadro 1)] y las plantas inoculadas

Cuadro 1. Análisis de varianza para concentración de calcio y silicio en hojas de lechuga "Parris Island Cos", altura de planta, lecturas SPAD y daño foliar por *Bremia lactucae*.

Fuente de variación	g.l.	Probabilidad mayor que F									
		Calcio 70 DDS	Silicio 70 DDS	Altura 70 DDS	Lecturas SPAD						Daño foliar 70 DDS
					0 DDC	2 DDC	4 DDC	6 DDC	8 DDC	12 DDC	
Inoculación (Ho)	1	x	x	***	***	***	***	***	***	**	***
Calcio (Ca)	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Silicio (Si)	2	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ca*Ho	2	ns	ns	ns	ns	*	*	*	x	ns	ns
Si*Ho	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ca*Si	4	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ca*Si*Ho	4	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

ns = no significativo; *, **, *** = significativo ($\alpha = 0.05, 0.01$ y 0.001 , respectivamente); x = significativo ($\alpha = 0.1$).
DDS = días después de la siembra; DDC = días después de la cosecha.

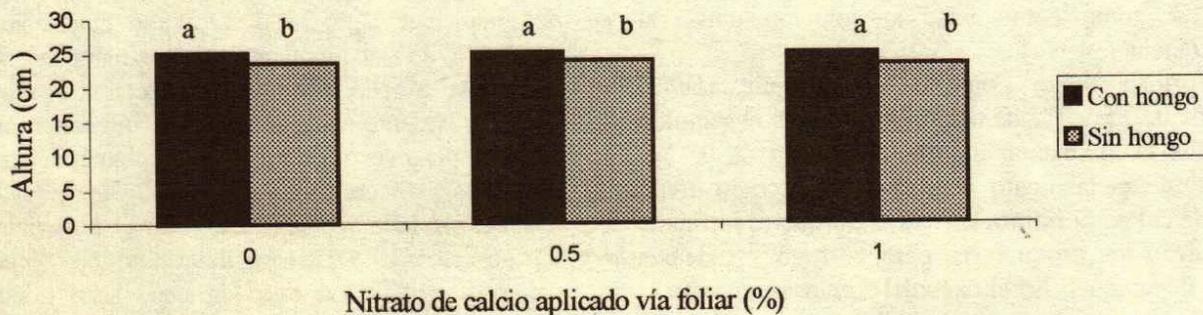


Figura 1. Efecto de aplicación foliar de nitrato de calcio aplicado a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS) sobre la altura de plantas a 70 DDS de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámara de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

alcanzaron la mayor altura (Tukey, $\alpha = 0.05$) (Figura 1). Es evidente que cualquiera que sea el mecanismo de acción del hongo, con frecuencia puede ocasionar un desequilibrio en el sistema hormonal de la planta y desencadenar respuestas anormales de crecimiento como la hiperplasia (Agrios, 1988).

Área Foliar

El área foliar no presentó diferencias estadísticas significativas ($\alpha = 0.05$) a 70 días después de la siembra (DDS), aunque la mayor área foliar correspondió al tratamiento sin inóculo y sin nitrato de calcio aplicado vía foliar y la menor área correspondió a la mayor aplicación de nitrato de calcio (0.5 y 1%) (Figura 2). El calcio no ocasiona toxicidad a las plantas aun a concentraciones mayores que 5% (Bennett, 1993; Marschner, 1995), pero la aplicación frecuente de este nutriente ocasiona antagonismo con potasio y magnesio, y reduce el crecimiento de las plantas.

Las plantas enfermas que desarrollaron los síntomas más severos de la enfermedad presentaron los valores más bajos en área foliar; al finalizar el experimento hubo necrosis y desprendimiento de tejido foliar que no se cuantificó. El área foliar fue menor en plantas a las cuales se aplicó metasilicato de sodio (Figura 2).

Peso Seco de Hojas

El peso seco de hojas no mostró diferencias estadísticas significativas; el valor más alto (2.6 g planta⁻¹) correspondió a la aplicación de 0.5% de nitrato de calcio e inoculación con *B. lactucae* y el más bajo a la aplicación de 1% combinado con la inoculación (2.4 g planta⁻¹).

El análisis de medias (Tukey, $\alpha = 0.05$) no mostró diferencias significativas. Los tratamientos testigo y nitrato de calcio 0.5% más 4 mg L⁻¹ de metasilicato de sodio presentaron mayor acumulación de peso fresco (57.65 g y 56.56 g, respectivamente). El valor más bajo correspondió a la aplicación foliar de nitrato de calcio a 1% más 4 mg L⁻¹ de metasilicato de sodio (48.92 g). En general, la aplicación de nitrato de calcio a 1% disminuyó el peso seco y fresco de las lechugas (Figura 3). La misma tendencia ocurrió para las variables área foliar, peso fresco y peso seco, presentando un decremento en la dosis alta de nitrato de calcio (1%), lo que coincide con lo reportado por Carpita (1987), quien reportó que algunos intervalos de concentración del calcio inhiben el crecimiento y la extensión de la pared celular.

Lecturas SPAD en Lechuga

Una vez cosechadas las lechugas (70 DDS) se les tomó lecturas SPAD a 0, 2, 4, 6, 8 y 12 DDC para estudiar su comportamiento postcosecha. El análisis estadístico mostró diferencias altamente significativas ($\alpha = 0.0001$), en las seis fechas posteriores a la cosecha en hojas inoculadas con *B. lactucae* y también se encontraron diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) en tres muestreos a 2, 4 y 6 DDC (Cuadro 1), debidas a la interacción calcio*inoculación.

El análisis de comparación de medias (Tukey, $\alpha = 0.05$), mostró diferencias significativas para el factor inoculación, presentando los valores más altos de lecturas SPAD las plántulas sin inóculo y con aplicación de 0.5 y 1.0% nitrato de calcio (Figura 4). Esto se explica como degradación del tejido por el hongo.

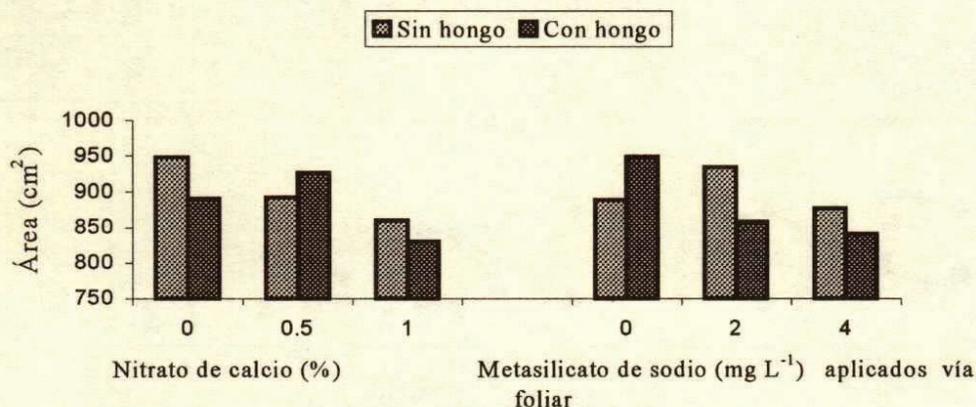


Figura 2. Efecto de la aplicación foliar de nitrato de calcio y metasilicato de sodio a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS) sobre el área foliar a 70 DDS de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámara de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

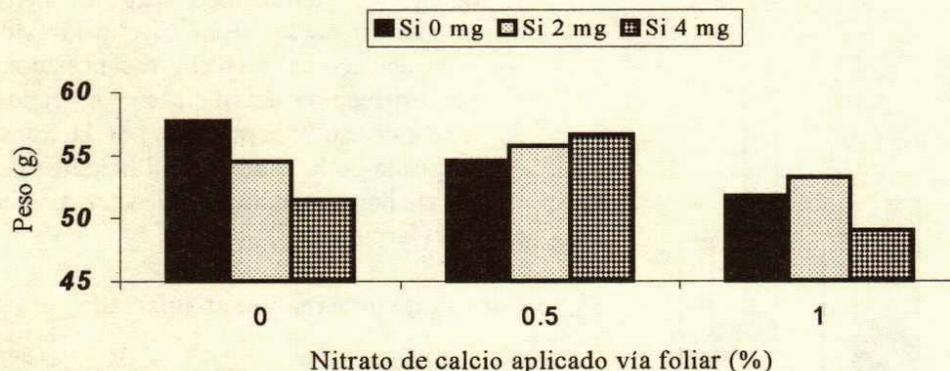


Figura 3. Efecto de la aplicación foliar de nitrato de calcio y metasilicato de sodio sobre el peso fresco a 70 días después de la siembra de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

Otro efecto que puede apreciarse en la Figura 4 es que el nitrato de calcio en la dosis 1%, mantuvo altos los valores SPAD en plantas no inoculadas, mientras que en las plantas inoculadas los valores son inferiores. Sin embargo, en ambos casos, las hojas se decoloran por el proceso natural de envejecimiento.

Absorción de Calcio

La concentración de calcio mostró diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) atribuidas a la aplicación foliar de metasilicato de sodio (Cuadro 1). La concentración más alta de calcio correspondió al tratamiento sin aplicación foliar de silicio [testigo

(Figura 5)]. Sin embargo, los intervalos de suficiencia de Ca para lechuga (2 a 2.8%), reportados por Mills y Jones (1991), indican que las concentraciones de calcio en lechugas están dentro del intervalo de suficiencia.

El calcio puede inducir resistencia a las enfermedades, pero en otras induce susceptibilidad, como lo demostró Taniguchi (1982). El calcio puede incrementar la severidad de las infecciones para la variante común del TMV en hojas de frijol. Un comportamiento similar ocurrió en la presente investigación, en la cual la inoculación con el hongo *Bremia lactucae* ocasionó mayores concentraciones de calcio en las hojas (Figura 6).

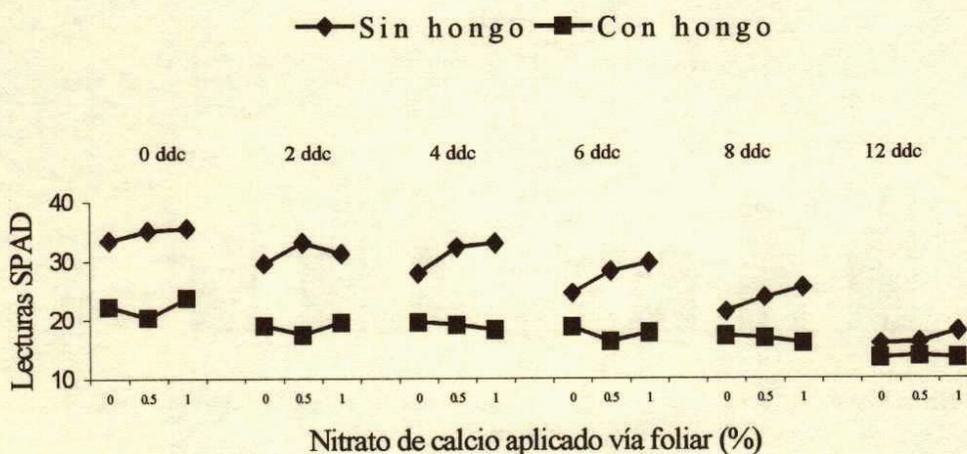


Figura 4. Efecto de la inoculación sobre lecturas SPAD a 0, 2, 4, 6, 8 y 12 días después de la cosecha almacenadas a temperatura ambiente 25 °C en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

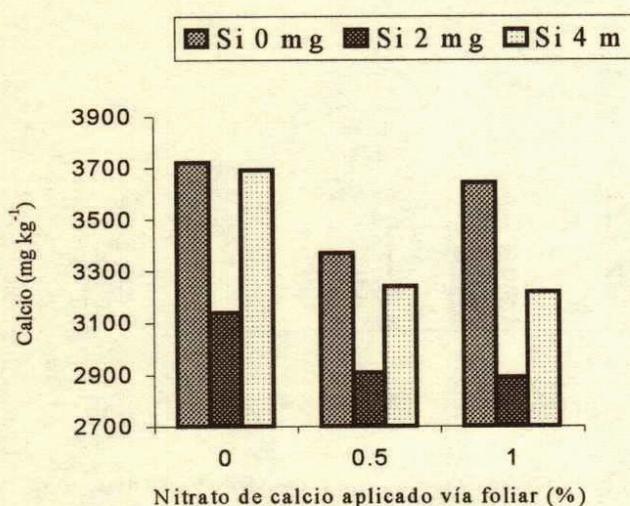


Figura 5. Efecto de aplicación de nitrato de calcio y metasilicato de sodio aplicado a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS) en la concentración de calcio y silicio en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento cosechadas a 70 DDS. Ciclo otoño-invierno, 2002.

Absorción de Silicio

La presencia del hongo influyó significativamente en el contenido de silicio en las hojas de lechuga [$\alpha = 0.06$ (Cuadro 1)]. La prueba de Tukey ($\alpha = 0.1$) mostró que la concentración de Si en la hoja fue significativamente mayor en las plantas no inoculadas. En general, no hay una buena absorción de silicio en

las hojas (Figura 7), la concentración máxima fue de 12 mg kg⁻¹ y el valor crítico, según Bennett (1993), es menor que 20 mg kg⁻¹, por lo que los valores en el tejido vegetal son bajos en el presente estudio.

La distribución de silicio en los tejidos vegetales de la planta está determinada por la transpiración y ésta depende de la edad y de la madurez de las hojas, ya que las hojas maduras contienen más silicio que las jóvenes (Jarvis, 1987).

Porcentaje de Área Foliar Infectada

El análisis estadístico de las cuantificaciones del porcentaje de área foliar infectada mostró diferencias altamente significativas ($\alpha = 0.0001$) al factor inoculación (Cuadro 1). Las plantas inoculadas presentaron 11.48% de infección en comparación con 0% de las plantas que no se inocularon. Las plantas tratadas con nitrato de calcio (0.5%) y metasilicato de sodio (4 mg L⁻¹) presentaron menos porcentaje de área foliar infectada (Figura 8); Tukey, $\alpha = 0.05$. Las dosis altas de nitrato de calcio no presentaron disminución en el porcentaje de área foliar infectada, debido a que el N es ion acompañante del calcio. Schenk y Bettin (1990) reportaron que la deficiencia de nitrógeno en pepino redujo el crecimiento de mildiu. En el caso de silicio, la concentración en tejido vegetal fue muy baja lo que potencialmente no ayudó a favorecer la silificación de la pared celular y, por lo tanto, la resistencia mecánica de la lechuga al ataque de mildiu (Figura 8).

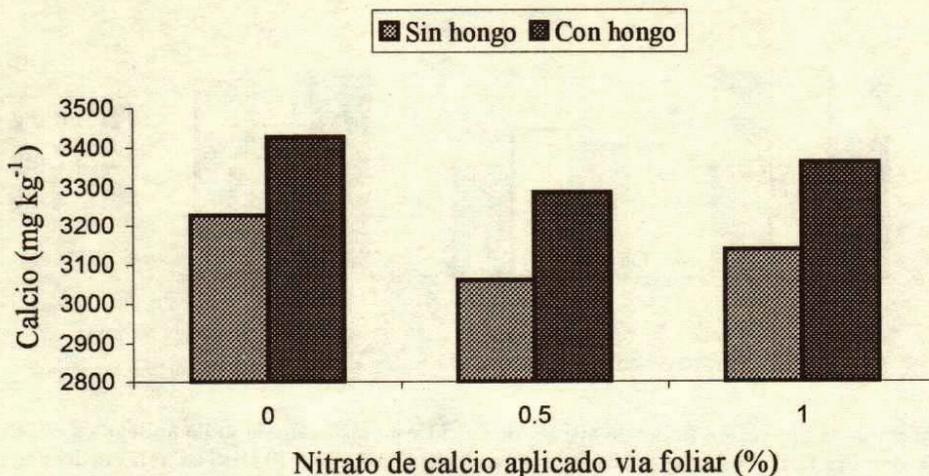


Figura 6. Efecto de la inoculación con *B. lactucae* sobre la concentración de calcio a 70 días después de la siembra en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

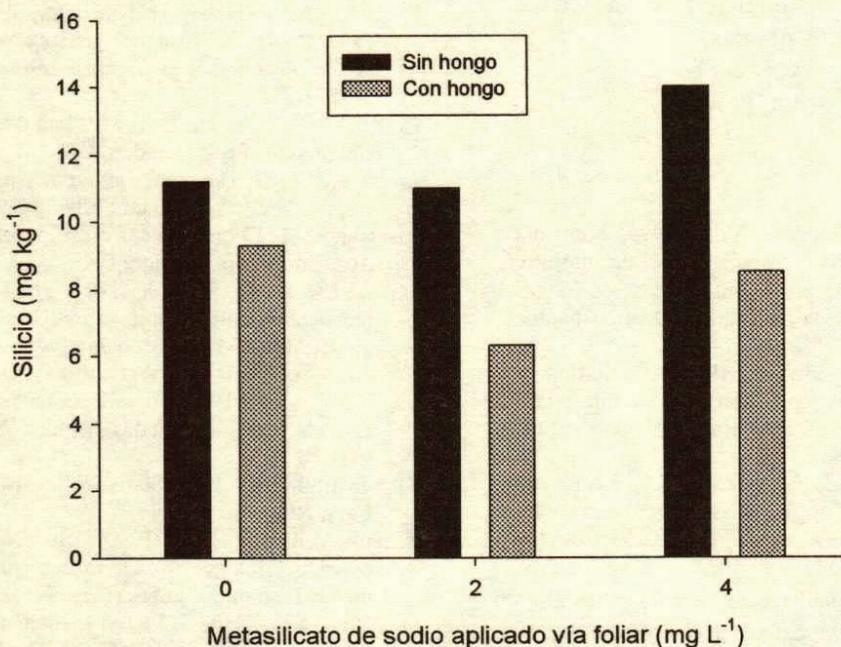


Figura 7. Efecto del metasilicato de sodio aplicado foliarmente a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS) sobre la concentración de silicio a 70 DDS en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) cv. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

CONCLUSIONES

- Las plantas de lechuga desarrolladas en cámaras de crecimiento inoculadas con el hongo *Bremia lactucae* presentaron mayor concentración de calcio en el tejido vegetal, pero apenas disminuyen 10% la incidencia de

mildiu al combinar esta aplicación con la dosis más alta de silicio. Altas aplicaciones de calcio vía foliar no corresponden a altas concentraciones de calcio en tejido vegetal. La absorción de silicio por la planta fue baja y las plantas inoculadas con *Bremia lactucae* presentaron 35% menos silicio en tejido vegetal.

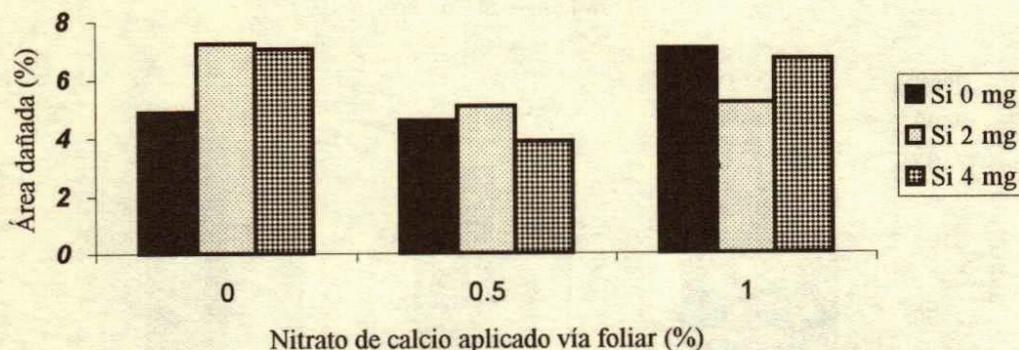


Figura 8. Efecto de la aplicación foliar de nitrato de calcio y metasilicato de sodio aplicado a 40, 45 y 50 días después de la siembra (DDS) sobre el porcentaje de área foliar dañada a 70 DDS en hojas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) vr. Parris Island Cos desarrollada en cámaras de crecimiento. Ciclo otoño-invierno, 2002.

- Las altas concentraciones de calcio y silicio disminuyeron el área foliar y el peso seco y fresco. La inoculación ocasionó disminución en la vida de anaquel y mayor altura de las plantas.

LITERATURA CITADA

- Agrios, G.N. 1988. Plant pathology. Academic Press. San Diego, CA.
- Alcántar-González, G. y M. Sandoval-Villa. 1999. Manual de análisis químico de tejido vegetal. Guía de muestreo, preparación, análisis e interpretación. Publicación Especial 10. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Chapingo, estado de México.
- Annis, S.L. y P.H. Goodwin. 1997. Inhibition of polygalacturonase activity produced by *Leptosphaeria maculans* by leaf extracts of canola and its relationship to calcium. Can. J. Plant Pathol. 19: 1-7.
- Atkinson, M.M., S.L. Midland, J.J. Sims y N.T. Keen. 1996. Syringolide 1 triggers Ca^{2+} influx K^+ efflux and extracellular alkalization in soybean cells carrying the disease-resistance gene Rpg4. Plant Physiol. 112: 297-302.
- Bennett, F.W. 1993. Nutrient deficiencies and toxicities in crop plants. The American Phytopathological Society. St. Paul, MN.
- Biggs, A.R., M.M. El-Kholi, S. El-Neshawy y R. Nickerson. 1997. Effects of calcium salts on growth, polygalacturonase activity, and infection of peach fruit by *Monilinia fructicola*. Plant Dis. 81: 399-403.
- Carpita, N.C. 1987. The biochemistry of the "growing" plant cell wall. pp. 28-45. In: Cosgrove, D.J. y D.P. Kniewel (eds.). Physiology of cell expansion during plant growth. American Society of Plant Physiologists. Rockville, MD.
- Cherif, M. y R.R. Belanger. 1992. Use of potassium silicate amendments in recirculating nutrient solutions to suppress *Pythium ultimum* on long English cucumber. Plant Dis. 76: 1008-1011.
- Davis, R.M., K.V. Subbarao, R.N. Raid y E.A. Kurtz. 1997. Compendium of lettuce diseases. The American Phytopathological Society. St. Paul, MN.
- Flego, D., M. Pirhonen, H. Saarilahti, T.K. Palva y E.T. Palva. 1997. Control of virulence gene expression by plant calcium in the phytopathogen *Erwinia carotovora*. Mol. Microbiol. 25: 831-838.
- Hewitt, E.J. y T.A. Smith, 1974. Plant mineral nutrition. English Universities Press. London, UK.
- Jarvis, S.C. 1987. The uptake and transport of silicon by perennial ryegrass and wheat. Plant Soil 97: 429-437.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press. London, UK.
- Mills, H.A. y J.B. Jones Jr. 1991. Plant Analysis Handbook: a practical sampling, preparation, analysis and interpretation guide. Micro-Macro Publishing. Athens, GA.
- SAGAR (Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural). 1991-1998. Anuarios estadísticos de la producción agrícola de los Estados Unidos Mexicanos 1990-1997. México, D.F.
- SAS Institute, Inc. 2000. Statistical analysis system. Release 8.1. Cary, NC.
- Schenk, M.K. y A. Bettin. 1990. Influence of nitrogen nutrition on powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) infection and metabolism of cucumber (*Cucumis sativus*). pp. 551-556. In: Van Beusichem, M.L. (ed.). Plant nutrition-physiology and application. Kluwer. Dordrecht, The Netherlands.
- Steiner, A.A. 1984. The universal nutrient solution. pp. 633-649. In: Proc. Sixth International Congress on Soilless Culture. International Society for Soilless Culture. Lunteren, The Netherlands.
- Steta, M. 2004. Perspectivas de la producción de hortalizas en invernadero en México. Documento en línea. <http://www.siap.sagarpa.gob.mx/ForoIV/panel4/MarioSteta.pdf>. Consultado Diciembre de 2004.
- Taniguchi, T. 1982. Inhibition of tobacco mosaic virus infection by ethylenediaminetetraacetic acid. Phytopathol. Z. 104: 151-157.
- Tisdale, S.L., W.L. Nelson y J.D. Beaton. 1985. Soil fertility and fertilizers. Macmillan. New York.