

RELACIÓN DEL CALCIO CON LAS ENFERMEDADES DE LOS CULTIVOS

Oscar Gabriel Villegas-Torres^{1*}, Irán Alia-Tejagal¹, Carlos Manuel Acosta-Durán¹,
Dagoberto Guillén-Sánchez¹, Víctor López-Martínez¹

¹Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001, colonia Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México. CP 62209.

Correo-e: voscar66@yahoo.com.mx

*Autor para correspondencia

RESUMEN

El calcio está implicado en más de treinta desórdenes fisiológicos de importancia económica de los cultivos debido básicamente a una mala distribución del elemento en los tejidos de los órganos. En tomate, la deficiencia localizada de calcio provoca la pudrición apical y favorece el agrietamiento del fruto, mientras que el exceso induce la formación de la mancha dorada. El calcio juega un papel importante en la resistencia de las plantas a las enfermedades con base en la protección de la pared celular de las enzimas desintegradoras secretadas por los patógenos.

Palabras clave: *desórdenes fisiológicos, pudrición apical, plasmalema, pared celular, Lycopersicon esculentum.*

ABSTRACT

The calcium is implied in more than thirty physiological disorders of economic importance of the cultures due basically to a bad distribution of the element in weaves of the organs. In tomato, the located calcium

deficiency causes blossom-end rot and favors the cracking of the fruit, whereas the excess induces the formation of the golden spot. The calcium plays an important role in the resistance of the plants to the diseases with base in the protection of the cellular wall of desintegrate enzymes secreting by the pathogens.

Key words: *Physiological disorders, blossom-end rot, plasmalema, cell wall, Lycopersicon esculentum.*

INTRODUCCIÓN

En las plantas cultivadas, los síntomas por deficiencia de calcio son raramente observados; sin embargo, cada año se tienen pérdidas importantes debido a desórdenes fisiológicos como resultado de una concentración inadecuada de este nutrimento en los frutos, raíces o tubérculos, o en las hojas internas de col, lechuga y otros vegetales de hojas compactas. Shear (1975) enlistó más de 30 desórdenes por deficiencia de calcio, los cuales son consecuencia de una deficiente distribución más que a una absorción baja.

El calcio ha recibido considerable atención en años recientes no sólo por su relación con desórdenes fisiológicos, sino también, por sus efectos benéficos, particularmente en frutos, en los cuales puede reducir la respiración, retrasar la maduración, incrementar la vida de anaquel, así como mejorar la firmeza y el contenido de vitamina C.

Varios experimentos indican que el incremento del calcio en las paredes celulares de los tejidos de las plantas disminuye la presencia o la severidad de las enfermedades.

Enfermedades por deficiencia de calcio

Los problemas asociados con la deficiencia de calcio (Ca) en las plantas se caracterizan en dos áreas: 1) los relacionados con la incapacidad de absorber el Ca de la solución debido a la concentración absoluta baja o por relaciones bajas de Ca:otros cationes, y 2) los relacionados con una inadecuada distribución de Ca hacia los tejidos de crecimiento activo después de la absorción. El movimiento ascendente del Ca en el xilema y la distribución final son considerablemente dependientes del flujo en masa asociado con la transpiración. El transporte del Ca a través del xilema es controlado por la densidad de cargas negativas en los vasos, la concentración de otros cationes en este tejido, y la capacidad de las células adyacentes para remover el Ca de los sitios de intercambio (Marschner, 2002).

Los desórdenes asociados por deficiencia de Ca incluyen: mancha amarga, peca corchosa, rajeteado, oscurecimiento interno, peca Jonathan, lenticela manchada, lenticela colapsada, colapso por temperatura baja, colapso senescente y pudrición café del corazón en manzano, mancha terminal en aguacate, necrosis del hipocótilo de frijol, oscurecimiento interno de la col de bruselas, punta quemada de col y

de col china, mancha hundida y rajeteado de zanahoria, corazón negro del apio, rajeteado de cerezo, corazón negro y punta quemada de achicoria, corazón café y punta quemada de escarola, punta quemada de lechuga, punta blanda de mango, mancha hundida de chirivia, llenado deficiente de cacahuete, mancha corchosa de peral, necrosis apical de chile, brotación escasa y punta quemada de papa, rajeteado de ciruela pasa, punta quemada de la hoja en fresa y pudrición apical de sandía (Shear, 1975).

En frutos de tomate, la deficiencia de Ca se manifiesta en las enfermedades conocidas como pudrición apical y agrietamiento; y el exceso localizado de Ca se presenta como manchas doradas, del cual deriva el nombre de la enfermedad (Shear, 1975; Ho *et al.*, 1999).

La pudrición apical del fruto en tomate

Este desorden fisiológico inicia en el polo opuesto al pedúnculo, con la formación de pequeñas y numerosas necrosis que cuando coalescen forman una mancha casi circular, deprimida y con bordes bien marcados, que puede cubrir a la mitad del fruto. Si bien, el síntoma de la pudrición interna (semillas negras o pulpa negra) es visible hasta que el fruto es rebanado, los síntomas externos de la pudrición apical se pueden observar poco antes de las cuatro semanas después de la antesis. La pudrición apical, que se correlaciona con el colapso de las láminas medias de las células de la pulpa, está relacionada con la concentración baja de Ca en el tejido distal y el crecimiento rápido del fruto (Tello y Moral, 1995; Ho *et al.*, 1999).

La humedad relativa (HR) afecta la aparición de la pudrición apical. Plantas de tomate crecieron en cuatro HR en combinación factorial con dos niveles de Ca (150 y 300 mg L⁻¹) y salinidad (5 y 7 mS cm⁻¹) en la solución nutritiva aplicada a sustrato de lana de roca. Los tratamientos de

humedad, definidos como déficit de presión de vapor, fueron 0.15, 0.25, 0.43 y 0.65 kPa (mantenidas constantes en el día y la noche) en el experimento A, y alta (0.21 kPa) o baja (0.47-0.55 kPa) humedad durante el día en combinación con alta (0.16 kPa) o baja (0.45-0.50 kPa) humedad en la noche en el experimento B. La humedad alta, así como la salinidad, redujeron la materia seca de las hojas. La concentración (%) y la cantidad total de Ca (mg) acumulada por las hojas siempre disminuyó con la humedad alta, esta respuesta se hizo mayor en la noche que durante el día y siempre se incrementó con la concentración mayor de Ca.

La acumulación de Ca en los frutos se redujo marcadamente por la humedad baja durante el día, se incrementó con la concentración mayor de Ca, y se disminuyó por la humedad alta en la concentración más baja de Ca. La humedad alta durante el día promovió el movimiento de Ca hacia los frutos jóvenes, independiente de la humedad en la noche (Adams y Holder, 1992).

La HR tiene efecto mayor sobre la transpiración que sobre la absorción de Ca. La absorción de Ca parece no estar estrictamente relacionado con la tasa de transpiración de toda la planta, sin embargo, este último proceso tiene un efecto en la distribución del Ca en la planta a baja conductividad. Con un incremento en la humedad, la acumulación del Ca aumentó en las hojas maduras además en el tallo, con relativamente menor cantidad en las hojas jóvenes en expansión al ápice, sugiriendo que la tasa de transpiración influye el movimiento del Ca a lo largo del tallo. La presión de raíz puede tener un papel importante en la redistribución del Ca durante la noche hacia el fruto. La salinidad alta redujo la presión de raíz, con lo cual podría resultar en una reducción del movimiento del agua en el xilema durante la noche y reducir el contenido de Ca en el fruto. La acumulación proporcional de Ca en

el fruto se influyó principalmente por la salinidad más que por la humedad (Ehret y Ho, 1986).

La absorción y distribución diurna de ^{45}Ca en plantas jóvenes en fructificación se evaluó a las 12 o 24 h después de que el ^{45}Ca se aplicó a la solución nutritiva al inicio del periodo de luz (12 h) o de oscuridad (12 h). Durante el experimento, la salinidad de la solución nutritiva (medida como CE) fue de 2.5 o 17 mS cm^{-1} y la HR (medida como déficit de presión de vapor, dpv) fue de 0.2 o 0.6 KPa. La absorción del ^{45}Ca por la planta de tomate en 12 h fue superior en el día que en la oscuridad, pero la diferencia fue menor a una HR baja. Más ^{45}Ca fue transportado de las raíces al vástago en la luz que en la oscuridad. Más de la mitad del ^{45}Ca fue acumulado en el tallo: la proporción de ^{45}Ca en el tallo fue superior en la oscuridad y fue incrementado por la HR alta a más del 80% del ^{45}Ca en el vástago. La acumulación del ^{45}Ca en los frutos en la oscuridad fue superior que en la luz.

En una HR baja la acumulación de ^{45}Ca en las hojas jóvenes fue similar tanto en luz como en oscuridad. En HR alta hubo considerablemente menos acumulación de ^{45}Ca por las hojas jóvenes en la oscuridad. La absorción de calcio continuó por 24 h pero el transporte de ^{45}Ca a los órganos individuales en el segundo periodo de 12 h fue afectado por la luz y la humedad. Algo del ^{45}Ca acumulado por las hojas jóvenes y los frutos en el segundo periodo parece ser derivado del ^{45}Ca liberado de las paredes del xilema a lo largo de la vía de transporte en el tallo. En general, la tasa de transpiración ha sido considerada como la principal fuerza impulsora para el transporte del Ca hacia los órganos como las hojas, mientras que la presión de raíz desarrollada durante la noche debe ser más efectiva para el transporte de Ca en órganos con transpiración baja como las hojas encerradas de la col o las hojas pre-emergentes de la fresa. Como el contenido de Ca en los frutos de tomate fue

incrementado en plantas creciendo en salinidad baja y HR alta en la noche y la tasa de exudación de la raíz fue claramente reducida por la salinidad alta de la solución nutritiva, el desarrollo de la presión de raíz en la noche puede ser también la principal fuerza inductora para el transporte del Ca hacia los frutos. Factores tales como la salinidad baja y HR, los cuales favorecen la presión de raíz en la noche, mejora el estado de Ca de un número de órganos sin transpiración. Además, el movimiento del Ca a lo largo del xilema no es un simple flujo en masa sino es regulado por el intercambio de Ca entre la sabia del xilema y las paredes de los vasos y por la deposición del mismo en las células adyacentes (Ho, 1989).

La acumulación de NH_4^+ en los frutos también induce pudrición apical. El exceso de NH_4^+ en la solución nutritiva resulta en un contenido bajo de Ca en los frutos, comparado con las plantas nutridas con NO_3^- como única fuente de N (Pivot *et al.*, 1998).

En tomate, el peso total de frutos comerciales se afecta por la interacción entre NH_4^+ en la solución y la fuerza iónica durante la noche (FIDN). Tratamientos sin NH_4^+ y alta FIDN (4X, con base en la solución universal de Steiner) aumentaron la producción comercial y disminuyeron la incidencia de pudrición. El uso de soluciones concentradas durante la noche con 25% de amonio redujo la producción y aumentó la incidencia de pudrición del fruto. La interacción variedad y concentración de NH_4^+ en la solución fue significativa para el peso y número de frutos con pudrición. Los cultivares Caruso, Match y Max fueron susceptibles a pudrición terminal cuando se suministraron con NH_4^+ (no así, Jumbo y Trust). La altura de las plantas suministradas con NH_4^+ fue mayor a las que se abastecieron exclusivamente con NO_3^- . La fuerza iónica de la solución durante la noche no afectó la altura de las plantas. Ni el NH_4^+ en solución, ni la FIDN afectaron la

firmeza de frutos maduros, pero ésta resultó mayor en frutos maduros suministrados con NH_4^+ y se observaron diferencias inherentes en firmeza de frutos entre variedades (Sandoval, 1999).

La CE de la solución nutritiva también tiene influencia en la aparición de la pudrición apical. Se investigó la regulación de la absorción y distribución de Ca en plantas de tomate en soluciones nutritivas recicladas con CE de 2, 7, 12 y 17 mS cm^{-1} . Con una CE baja (2 mS cm^{-1}), la concentración de Ca (por ciento de materia seca del fruto) cambió de un valor inicialmente alto (0.135) a uno bajo (0.06) durante la fase de crecimiento rápido (7 a 28 días después de la polinización, ddp) y después se incrementó a 0.09 en la madurez (50 ddp). No obstante al incremento en el contenido de Ca en la solución nutritiva con la CE alta (7-17 mS cm^{-1}), la acumulación de Ca en los frutos se redujo por el incremento en la salinidad; la concentración de Ca en el fruto a 17 mS cm^{-1} fue menos del 50% con relación al de 2 mS cm^{-1} . El contenido de Ca del fruto maduro a 17 mS cm^{-1} fue del 40% que el contenido en frutos a 2 mS cm^{-1} . En frutos jóvenes, el contenido de Ca de la mitad distal fue menor que la mitad proximal. La concentración de Ca ($\mu\text{g g}^{-1}$) de la mitad distal en frutos en 17 mS cm^{-1} fue solamente 60% en relación con 2 mS cm^{-1} . La incidencia de la pudrición apical del fruto también se incrementó con la salinidad: 3, 20, 61% en plantas creciendo en soluciones con 7, 12 y 17 mS cm^{-1} , respectivamente.

La absorción del agua y ^{45}Ca por las plantas sustancialmente se redujo en el tratamiento con la salinidad más alta (17 mS cm^{-1}) y, se redujo aun más, por la HR alta (90% a 20 °C). También, la translocación del ^{45}Ca de las raíces a los tallos fue reducida por la salinidad alta. Sólo el 2%, aproximadamente, del ^{45}Ca absorbido por la planta fue importado a los racimos. En la investigación se demostró que la salinidad de la solución tiene efecto a corto y largo

plazo sobre la acumulación de Ca en el fruto de tomate. Los efectos a corto plazo de la salinidad alta son reducir la absorción de Ca por las raíces y el movimiento del mismo de las raíces al fruto; mientras que los efectos a largo plazo, pueden ser la reducción del desarrollo de tejidos de xilema en el fruto, el incremento de la resistencia del agua del xilema, además del movimiento del Ca a la baya, particularmente a la mitad distal (Ehret y Ho, 1986).

Con CE, en mS cm^{-1} , de 1/9 (día/noche) se puede obtener una disminución considerable la pudrición apical y una producción mayor (Ieperen, 1996).

Con CE de 8 mS cm^{-1} en el día y de 2 mS cm^{-1} en la noche se incrementó la incidencia de pudrición apical, se redujo el contenido de Ca en el fruto y el peso promedio del fruto, en consecuencia, se disminuyó la producción total, al igual que el peso de la planta y el área foliar (Nederhoff, 1999).

Las diferencias en la acumulación de Ca y de N, P y K sugieren que el Ca es transportado al fruto de manera diferente que los otros iones. La acumulación de N, P y K fue constante en proporción a la materia seca total acumulada durante el desarrollo del fruto. Es posible que estos nutrientes se transporten al fruto vía floema, principalmente; asumiendo que la savia del floema es la fuente principal de savia del fruto en tomate. Se redujo la absorción de Ca en la CE alta, en ausencia de Na, con un incremento de la relación K:Ca (aprox., 3) en la solución nutritiva. Es más probable, que la reducción de la absorción de Ca se haya debido al PO bajo de la solución nutritiva y a la competencia entre el Ca y K durante la absorción en la superficie radical (Ehret y Ho, 1986).

Los tratamientos de salinidad en NFT disminuyeron el peso del fruto y el contenido de Ca en mayor proporción que los tratamientos de riego en turba, pero

resulto un ligero incremento en el contenido de materia seca y una menor incidencia de pudrición apical en el tratamiento más adverso (0.2% en NFT comparado con 1.2% en turba). Los frutos sanos, de ambos sistemas, presentaron más de 0.07% de Ca mientras que con pudrición apical tuvieron menos de 0.05% de Ca (Adams y El-Gizawy, 1986).

Plantas de tomate cv. Sonatine crecieron en NFT en CE de 2, 4, 6, 8 y 10 mS cm^{-1} . Los valores arriba de 2 mS cm^{-1} fueron conseguidos por la adición de nitratos de K, Ca y Mg. Un segundo grupo de plantas creció en turba con diferentes cantidades de agua (60, 80, 100 y 120% del requerimiento estimado a partir de integrales de radiación solar) pero con cantidades iguales de nutrientes. El incremento de la salinidad en la solución de NFT disminuyó progresivamente el peso promedio de materia fresca del fruto. Con salinidad por arriba de 4 mS cm^{-1} se incrementó la materia seca del fruto, pero se disminuyó la concentración (%), acumulación (mg) y el Ca apoplástico en el fruto. La reducción de la cantidad de agua suministrada disminuyó el peso de la materia fresca del fruto: con menos del 100% de agua requerida, la materia seca de los frutos se incrementó, pero disminuyó la concentración (%), acumulación (mg) y el Ca apoplástico de los frutos. La concentración de Ca soluble no fue afectada por la salinidad alta o restricción de riego, y cuantificó de 23-29% del Ca en todo el fruto maduro (Adams y El-Gizawy, 1986).

De manera general, en tomate la pudrición apical se presenta cuando la concentración de Ca en la solución nutritiva es menor a 1.75 mmol L^{-1} (Ehret y Ho, 1986). En el cv. Jumbo, con 0.2 mmol L^{-1} de Ca, las plantas murieron sin llegar a la fructificación. Los frutos de las plantas tratadas con 2.5 mmol L^{-1} de Ca mostraron pudrición apical de fruto aunque este síntoma no se presentó en el primer y

segundo racimo. En esta dosis de Ca, las semillas fueron pequeñas, malformadas y de color negro (Paiva *et al.*, 1998).

La tasa de crecimiento del fruto puede ser otro de los factores involucrados para la aparición de la pudrición apical. En tomate cv. Sonatine se suministró 150 mg L⁻¹ de Ca en la solución nutritiva en NFT. El contenido total de Ca por fruto se incrementó con la edad de 0.1-0.3 mg a los 11 días a 3.5-4.0 mg a los 66 días, y fue altamente correlacionada ($r = 0.96-0.99$) con el peso de materia fresca y seca del fruto. La tasa de acumulación de Ca fue generalmente mayor entre los 22 a 55 días después de la antesis, la respuesta tiene una forma de curva sigmoide. El contenido de Ca en los frutos jóvenes (% en la materia seca) disminuyó rápidamente entre los 11 y 22 días después de la antesis, lo cual podría explicar el porqué los frutos jóvenes son muy susceptibles a la pudrición apical (El-Gizawy *et al.*, 1986).

La base anatómica de la pudrición apical posiblemente esté relacionada con las características de los haces vasculares. En un estudio realizado en tomate, se encontró que el número y la densidad de haces vasculares (por área transversal del tejido del fruto) fueron en mayor cantidad en el pericarpio que en la placenta. El número de haces disminuye de la mitad proximal (pedicelo) a la mitad distal (ápice) del fruto, más en la placenta que en el pericarpio. La densidad promedio de haces disminuyó de 1.7 y 0.6 haces mm⁻² en pericarpio y placenta, respectivamente, a menos de 0.1 haces mm⁻² durante la expansión del fruto del día 14 al día 31. La densidad promedio de haces en la parte distal de la placenta fue 2.5 veces menor que el pericarpio durante todo el desarrollo del fruto. La salinidad (CE 5, 10 y 15 mS cm⁻¹) redujo el número de haces totales y vasos coloreados en los haces (la absorción de safranina a través del pedicelo se usó para indicar los tejidos de xilema lignificados), especialmente en la capa distal de la placenta. Asimismo, el desarrollo del xilema

en el tejido distal del fruto fue más lento con la salinidad alta, lo cual puede ser la base anatómica para los síntomas de deficiencia de Ca inicial de la pudrición apical del fruto en la parte distal de la placenta (Belda y Ho, 1993).

La aspersión foliar de Ca podría usarse para disminuir la aparición de la pudrición apical. Las aspersiones de Ca (100 mL de una solución de CaCl₂, 0.1 M, cada dos semanas) en plantas de tomate cv. Trust disminuyeron (de 1.32% a 0.45%) la incidencia de la pudrición apical sólo en los frutos de la producción temprana (hasta abril 30), también, disminuyeron la producción total comercializable (de 9.05 a 8.79 kg planta⁻¹) y el pH del fruto (de 4.15 a 4.11). Las aspersiones de Ca sólo podrían ser usadas al inicio de la estación (enero) cuando la radiación solar no es alta (Hao *et al.*, 2000).

El agrietamiento del fruto de tomate

Los síntomas consisten en grietas que salen desde la inserción con el cáliz, apareciendo casi siempre en los frutos ya maduros y a veces durante la maduración. Normalmente se propicia por una deficiencia hídrica con temperatura ambiente alta seguida por un cambio rápido en la humedad suministrada a las plantas; sin embargo, este fenómeno puede incrementarse debido a la reducción de la rigidez de las paredes celulares por la concentración baja de Ca (Bangerth, 1979; Resh, 2001).

La mancha dorada en frutos del tomate

La mancha dorada en frutos maduros de tomate puede ser un problema de calidad particularmente en verano. Las manchas son causadas por la acumulación de cristales en el mesocarpio o de rafidios en la pulpa del fruto. Los cristales y rafidios son de oxalato de Ca. La mancha dorada se puede favorecer por incrementos de Ca o P, pero puede reducirse por incrementos de

NO_3^- o disminuyendo el contenido de Cl^- , NH_4^+ , K^+ o la conductividad eléctrica en la solución nutritiva. La incidencia de este desorden fisiológico se favorece con HR alta al incrementarse el transporte de Ca al fruto debido a la baja transpiración (Ho *et al.*, 1999).

El papel del calcio en la resistencia de las plantas a las enfermedades de origen biótico

La capacidad infectiva de los microorganismos que se desarrollan en las células de las plantas, está determinada por la habilidad para hidrolizar las paredes celulares; sin esta condición, la penetración de un agente infectivo en un conjunto de células afectadas por una herida, no iría acompañada de un progreso de la infección hacia las células vecinas; por esta razón, un aspecto muy importante en la patogénesis de las enfermedades de las plantas es el mecanismo químico de penetración del patógeno y la colonización de sus tejidos (Cornide *et al.*, 1994).

Los patógenos secretan enzimas que producen el reblandecimiento de las paredes celulares. El papel de estas enzimas en los procesos patológicos es de indiscutible importancia, especialmente en plantas jóvenes, ya que la pared primaria de los vegetales es rica en pectinas, mientras que la pared secundaria, característica de tejidos maduros, es más abundante en celulosa y hemicelulosa (Cornide *et al.*, 1994).

Se conocen tres grupos de enzimas pectolíticas capaces de hidrolizar las paredes celulares: a) pectín metilesterasa (PME), este grupo es capaz de separar el radical metilo de la cadena de pectina, sustituyendo el radical metílico por un radical carboxilo, de esta manera se forma el ácido péctico, que a su vez es neutralizado por calcio o magnesio formando pectatos; b) depolimerasa (DP), esta enzima actúa sobre las cadenas de

pectinas o pectatos, catalizando la hidrólisis de enlaces glicosídicos, escindiendo la molécula en poligacturonos; c) poligalacturonasa (PG), actúa de manera semejante a las del grupo DP, excepto en que escinde las moléculas de pectina o pectato hasta formar ácido monogalacturónico (Cornide *et al.*, 1994).

El calcio funciona predominantemente como componente estructural en las paredes celulares y en mantener la integridad del plasmalema; la deficiencia de este nutrimento incrementa la permeabilidad de la membrana, la disolución de la lámina media y los cambios asociados con la pared celular (Gislerød, 1999). La mayor parte del calcio que entra en la planta es acumulado en las paredes celulares y membranas. En la pared celular, la acumulación se facilita por la unión con los polímeros de pectina, particularmente de la lámina media, para formar una red de pared celular que incrementa la fuerza mecánica (Tzoutzoukou y Bouranis, 1997; Gerasopoulos y Chebli, 1999). La descomposición de la lámina media asociado con la concentración baja de Ca explica el por qué los tejidos deficientes en este nutrimento son propensos a la infección por los microorganismos (Kirkby y Pilbeam, 1984).

Varios experimentos indican que con el incremento del Ca en las paredes celulares de los tejidos de las plantas es posible disminuir la presencia o la severidad de las enfermedades.

En un estudio en el cual se evaluó la función del Ca en la protección de los tejidos de la fruta de calabaza a la infección de *Botrytis cinerea*, se determinó que el Ca aplicado al fruto, incrementó la concentración de este elemento en las paredes celulares y de esta manera se disminuyó la digestión de las pectinas por las enzimas pectinolíticas del hongo (Chardonnet y Doneche, 1995).

El hongo fitopatógeno *Botrytis cinerea* produce un grupo de PG que están involucradas en la degradación de las pectinas durante la infección de los tejidos vegetales; la actividad enzimática de PG I y PG II fue parcialmente inhibida por 1 mM de CaCl_2 , probablemente por la quelatación del ácido poligalacturónico, el sustrato de la enzima (Cabanne y Doneche, 2002).

Frutos de manzano variedad Golden Delicious fueron sumergidos en soluciones con diferente concentración de CaCl_2 (0, 1, 2 o 4%) y almacenados a 0 °C durante seis meses. Después de este tiempo, los frutos fueron sacados de la solución e inoculados con una suspensión de conidios (10^4 , 10^5 o 10^6 esporas mL^{-1}) de *Penicillium expansum*. A los siete días después de la inoculación los resultados fueron los siguientes: el contenido de Ca en la pared celular se incrementó en relación directa con el contenido de este elemento en la solución en la cual las manzanas fueron sumergidas; la pudrición del fruto disminuyó conforme se incrementaron los niveles de Ca en la pared celular y disminuyó la concentración de inóculo. Conforme se disminuyó la concentración de inóculo, la efectividad relativa del incremento de Ca en la pared celular para reducir la pudrición, se incrementó (Conway y Gross, 1987).

Incrementos en la concentración de Ca en el tubérculo de papa, mejoraron significativamente la calidad y el período de almacenamiento al disminuir el daño causado por *Erwinia carotovora* pv. *Atroseptica*, y los desórdenes fisiológicos como los puntos café internos, el corazón ahuecado y el centro café (Conway y Gross, 1987).

Las paredes celulares de tejidos de frutos con una concentración baja de Ca infectados por el hongo presentaron un incremento en polisacáridos no celulósicos conteniendo galacturonosil, rhamnosil, arabinosil, xilosil y galactosil, se incrementó la celulosa, fenoles, proteínas y minerales.

En tejidos de fruto con concentración alta de Ca, los cambios en la composición de la pared celular fueron generalmente menores debido a la infección, en comparación con los observados en los frutos con un contenido bajo de Ca. Los resultados de esta investigación indicó que el efecto del Ca en reducir la pudrición está asociada con la estabilidad de la estructura de la pared celular (Tobias *et al.*, 1993).

La concentración de Ca en el fruto, firmeza y la reducción de la incidencia de daños mecánicos y de patógenos, estuvieron positivamente correlacionados con las concentraciones de CaCl_2 de 0.73, 1.46, 2.91 o 5.82% (Beavers *et al.*, 1994).

Las concentraciones de Ca en los extractos de hojas de canola estuvieron significativamente correlacionados con el grado de inhibición de la actividad de la enzima poligalacturonasa y la resistencia de los cultivares a *Leptosphaeria maculans*, agente causal de la pierna negra (Annis y Goodwin, 1997).

En calabaza (*Cucumis pepo* L.) se disminuyó el daño por cenicilla polvorienta (*Pseudoperonospora cubensis*) con 32 mg L^{-1} de Ca en la solución nutritiva (Tanaka *et al.*, 2001).

CONCLUSIONES

La concentración absoluta de calcio y la relación que guarde con otros iones en la solución nutritiva es fundamental para disminuir los desórdenes fisiológicos provocados por la mala distribución de este elemento en los órganos de las plantas.

El calcio incrementa la resistencia de las plantas a las enfermedades con base en la protección de la pared celular a la acción de las enzimas desintegradoras secretadas por los patógenos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento otorgado por el Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) a través del proyecto de investigación con número de folio UAEMOR-PTC-167.

LITERATURA CITADA

- Adams, P. and A. M. El-Gizawy. 1986. Effect of salinity and watering on the calcium content of tomato fruit. *Acta Hort.* 190: 253-259.
- Adams, P. and R. Holder. 1992. Effects of humidity, Ca and salinity on the accumulation of dry matter and Ca by the leaves and fruit of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *J. Hort. Sci.* 67: 137-142.
- Annis, S. L. and P. H. Goodwin. 1997. Inhibition of polygalacturonase activity produce by *Leptosphaeria maculans* by leaf extracts of canola and its relationship to calcium. *Can J. Plant. Pathol.* 19: 1-7.
- Bangerth, F. 1979. Calcium-related physiological disorders of plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 17: 97-122.
- Beavers, W. B., C. E. Sams, W. S. Conway, and G. A. Brown. 1994. Calcium source affects calcium content, firmness, and degree of injury of apples during storage. *HortScience* 29: 1520-1523.
- Belda, R. M. and L. C. Ho. 1993. Salinity effects on the network of vascular bundles during tomato fruit development. *J. Hort. Sci.* 68: 557-564.
- Cabanne, C. and B. Doneche. 2002. Purification and characterization of two isozymes of polygalacturonase from *Botrytis cinerea*. Effect of calcium ions on polygalacturonase activity. *Microbiol. Res.* 157: 183-189.
- Chardonnet, C. and B. Doneche. 1995. Influence of calcium pretreatment on pectic substance evolution in cucumber fruit (*Cucumis sativus*) during *Botrytis cinerea* infection. *Phytoparasitic* 23: 335-344.
- Conway, W.S. and K. C. Gross. 1987. Relationship of bound calcium and inoculum concentration to the effect of postharvest calcium treatment on decay of apples by *Penicillium expansum* *Plant Dis.* 71: 78-80.
- Cornide, M. T., H. Lima y J. Surlí. 1994. La resistencia genética de las plantas cultivadas. Científico-Técnica. La Habana, Cuba.
- Ehret, D. L. and L. C. Ho. 1986. Translocation of calcium in relation to tomato fruit growth. *Ann. Bot.* 58: 679-688.
- El-Gizawy, A. M., P. Adams, and M. H. Adatia. 1986. Accumulation of calcium by tomatoes in relation to fruit age. *Acta Hort.* 190: 261-266.
- Gerasopoulos, D. and B. Chebli. 1999. Effects of pre- and postharvest calcium applications on the vase life of cut gerberas. *J. Hort. Sci. Biotech.* 74: 78-81.
- Gislerød, H. R. 1999. The role of calcium on several aspects of plant and flower quality from a floricultural perspective. *Acta Hort.* 481: 345-351.
- Hao, X., A. P. Papadopoulos, M. Dorais, D. L. Ehret, G. Turcotte, and A. Gosselin. 2000. Improving tomato fruit quality by raising the EC of NFT nutrient solutions and calcium spraying: effect on growth, photosynthesis, yield and quality. *Acta Hort.* 511: 213-221.
- Ho, L. C. 1989. Environmental effects on the diurnal accumulation of ⁴⁵Ca by young fruit and leaves of tomato plants. *Ann. Bot.* 63: 281-288.

Ho, L. C., D. J. Hand and, M. Fussell. 1999. Improvement of tomato fruit quality by calcium nutrition. *Acta Hort.* 481: 463-468.

Ieperen, W. Van. 1996. Effects of different day and night salinity levels on vegetative growth, yield and quality of tomato. *J. Hort. Sci.* 71:99-111.

Kirkby, E. A. and D. J. Pilbeam. 1984. Calcium as a plant nutrient. *Plant Cell Environ.* 7: 397-405.

Marschner, H. 2002. Mineral nutrition of higher plants. 2nd. ed. Academic Press. London, England. 889 p.

Nederhoff, E. 1999. Effects of different day/night conductivities on blossom-end rot, quality and production of greenhouse tomatoes. *Acta Hort.* 481:495-502.

Paiva, E. A. S., R. A. Sampaio, and H.E.P. Martínez. 1998. Composition and quality of tomato fruit cultivated in nutrient solutions containing different calcium concentrations. *J. Plant Nutr.* 21: 2653-2661.

Pivot, A. D., J. Reist, M. Gillioz, and J. P. Ryser. 1998. Water quality, climatic environment and mineral nutrition of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in closed soilless cropping system. *Acta Hort.* 458: 207-213.

Resh, H. M. 2001. Cultivos hidropónicos. Nuevas técnicas de producción. Traducida

al español por C. de Juan. 5a. ed. Mundi-Prensa. Madrid, España.

Sandoval V., M. 1999. Nitrogen form, length of ammonium supply and solution strength effects on greenhouse tomato. Thesis of Doctor of Philosophy. Auburn, Alabama, USA.

Shear, C. B. 1975. Calcium-related disorders of fruits and vegetables. *HortScience* 10: 361-365.

Tanaka, S., T. Ito, Y. Ochi, Y. Someya, Y. Hirabayashi, E. Maloupa. 2001. The effect of calcium concentration and osmotic pressure of nutrient solution on cucumber downy mildew in a water culture system. *Acta Hort.* 548: 581-589.

Tello M., J. C. y J. del Moral de la V. 1995. Enfermedades no víricas del tomate. pp. 524-563. *In:* F. Nuez (ed.). El cultivo del tomate. Mundi-Prensa. Bilbao, España.

Tobias, R. B., W. S. Conway, C. E. Sams, K. C. Gross, and B. D. Whitaker. 1993. Cell wall composition of calcium-treated apples inoculated with *Botrytis cinerea*. *Phytochem.* 32: 35-39.

Tzoutzoukou, C. G. and D. L. Bouranis. 1997. Effect of preharvest application of calcium on the postharvest physiology of apricot fruit. *J. Plant Nutr.* 20: 295-309.