

Revisión bibliográfica

Toxicidad del Cadmio en las plantas y estrategias para disminuir sus efectos. Estudio de caso: El tomate

Yenisei Hernández-Baranda^{1*}

Pedro Rodríguez-Hernández²

Mirella Peña-Icart³

Yanitza Meriño-Hernández⁴

Omar Cartaya-Rubio¹

¹Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700

²Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica), Centro De Investigación Obonuco. Kilómetro 5, Vía Pasto-Obonuco, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia

³Instituto de Ciencia y Tecnología de Materiales, Universidad de La Habana, La Habana, Cuba

⁴Departamento de Producción Agrícola, Universidad de Granma, Granma, Cuba

*Autor para correspondencia. yenisei@inca.edu.cu

RESUMEN

El cadmio (Cd) es uno de los metales pesados más tóxico. Su alta movilidad y poder bioacumulativo lo diferencian del resto de los de su grupo y motivan el interés de los científicos por conocer sus efectos e interacción con las plantas. En el presente trabajo, se realizó una revisión bibliográfica de los principales mecanismos de entrada y transporte del Cd en las plantas y sus efectos tóxicos en las mismas. También, se abordan temas como, los mecanismos de defensa de las plantas ante el estrés por Cd y las estrategias existentes para disminuir su toxicidad. Dentro de los diferentes cultivos, el tomate resulta de especial

interés, debido a que es la hortaliza más difundida en el mundo y ha mostrado ser una planta tolerante al Cd y con potencialidades para su acumulación.

Palabras clave: metales pesados, relación, hortalizas

Recibido: 12/11/2018

Aceptado: 25/07/2019

INTRODUCCIÓN

El cadmio es un metal de transición altamente tóxico a niveles de exposición muy bajos y tiene efectos agudos y crónicos sobre la salud de las plantas, animales, seres humanos y todos los seres vivos en general. Como consecuencia de la actividad industrial y la antropización, se estima que 30,000 toneladas de Cd son liberadas al medio ambiente cada año ⁽¹⁾. Por tanto, en diferentes lugares del planeta y en nuestro país se han detectado niveles de Cd en agua, suelo y plantas que superan los límites permisibles establecidos para diferentes usos ⁽²⁻⁷⁾.

El cadmio no es degradable en la naturaleza, por lo que una vez liberado al medio ambiente, permanecerá en circulación. Esta propiedad unida a su alta movilidad, poder bioacumulativo y toxicidad a concentraciones muy bajas lo convierten en uno de los metales pesados de mayor importancia. En la década de los años 60, la contaminación ambiental con este metal se puso de manifiesto cuando en Japón más de 100 personas murieron por una enfermedad que se nombró Itai-Itai, la cual estaba ocasionada por altas concentraciones de Cd en el río Jinzu, en el arroz ($4,2 \text{ mg L}^{-1}$) y consecuentemente en el cuerpo humano ⁽⁸⁾. Estos hechos motivaron el interés de la ciencia del suelo y las plantas por conocer y controlar los efectos que el metal producía en diferentes cultivos.

Se reconoce este metal como uno de los más tóxicos e inhibitorios de los procesos fisiológicos de las plantas. Estudios en varios cultivos han evidenciado que reduce el crecimiento, la actividad fotosintética, la transpiración y el contenido de clorofilas ⁽⁹⁻¹²⁾. También, provoca clorosis, estrés oxidativo, desequilibrios nutricionales y modifica la actividad de enzimas, involucradas en el metabolismo de los ácidos orgánicos y en el ciclo de Krebs ⁽¹³⁻¹⁶⁾. De manera general, las afectaciones provocadas en algunos procesos fisiológicos, pueden ser tan marcadas que las plantas no son capaces de evadirlas y se manifiestan en otros procesos. La toxicidad por Cd puede llevar a la muerte de la planta y

ello depende, entre otros factores, del tiempo de exposición, el contenido del metal y las adaptaciones específicas que desarrollan.

Las adaptaciones específicas de las plantas al estrés por Cd se basan en dos mecanismos principales; algunas evitan o regulan la entrada y transporte del mismo ^(2,17) y otras toleran determinados contenidos de Cd, a través de su detoxificación, mediante quelación en orgánulos intracelulares ⁽¹⁸⁾. Basándose en estos mecanismos de tolerancia, varios grupos de investigación han propuesto diferentes estrategias para aminorar los efectos del Cd en las plantas. La mayoría de las estrategias incluyen realizar modificaciones en el manejo de la nutrición ⁽¹⁹⁾. Pero otras prácticas también han mostrado resultados favorecedores, tales como, la inoculación con bacterias beneficiosas ^(3,20), injertos sobre patrones resistentes ^(21,22), adición de diferentes reguladores del crecimiento ^(23,24) y aplicación de enmienda en el suelo.

Conocer la interacción del Cd con las plantas, así como la búsqueda de alternativas para minimizar sus efectos ha atrapado el interés de la comunidad científica, producto del crecimiento acelerado de la contaminación con este metal y su alta toxicidad. El objetivo del presente estudio es hacer una revisión actualizada sobre resultados de investigaciones relacionadas con estos aspectos.

Dentro de los diferentes cultivos, el tomate resulta de especial interés, debido a que es la hortaliza más difundida en el mundo y de mayor valor económico. Se ha utilizado no solo como alimento, sino también como planta modelo en disímiles investigaciones. La planta de tomate tiene muchas características interesantes, como la fruta carnosa, un brote simpodial y hojas compuestas, que otras plantas modelo (por ejemplo, el arroz y la *Arabidopsis*) no tienen ⁽²⁵⁾. Además, algunas de sus variedades han mostrado ser una planta tolerante al Cd, con potencialidades para su acumulación ⁽²⁶⁾.

Absorción y transporte del cadmio en las plantas

El Cd entra a la planta principalmente en forma de Cd^{2+} , ya que sus iones quelatos, generalmente, no están disponibles para la absorción por las raíces. La capa de células epidérmicas es el primer tejido para la captación de iones y dentro de ella, los pelos radicales son la zona más activa para absorber iones del suelo y es la estructura que facilita la absorción de Cd^{2+} ⁽²⁷⁾

Se han propuestos tres diferentes vías de entrada de Cd en la raíz ⁽²⁸⁾:

Primera vía: en la membrana plasmática de las células epidérmicas de la raíz, el CO₂ (ac) se disocia en H⁺ y HCO₃⁻, a través de la respiración de la planta. El H⁺ se intercambia con el Cd²⁺ del suelo y el metal se adsorbe en la superficie de las células epidérmicas de la raíz. Este proceso de adsorción es rápido y no requiere de energía y es la etapa precedente a la posterior absorción de Cd²⁺ en la epidermis a través de la vía del apoplasto.

Segunda vía: el Cd es un elemento no esencial y, por tanto, se asume que las plantas no disponen de mecanismos de entrada específicos para él. Ingresa a las células vegetales a través de los transportadores de metales esenciales Fe²⁺, Zn²⁺ y Ca²⁺, como es el caso de las proteínas IRT1 y LCT1. Después de combinado con las proteínas transportadoras, el Cd entra en la capa de epidermis de la raíz, a través de la vía del simplasto.

Tercera vía: para aumentar la disponibilidad de iones en el suelo de la rizosfera, las raíces de las plantas secretan compuestos de baja masa molecular, como los ácidos mugineicos (MA), que forman complejos con el Cd²⁺. Por tanto, el Cd²⁺ ingresa a la capa de la epidermis de la raíz a través de las proteínas tipo YSL en forma de quelatos.

El movimiento de Cd desde la raíz hacia el tallo se controla a través de tres procesos: el secuestro de metales dentro de las células de la raíz; el transporte hacia la estela y la liberación del metal al xilema ⁽²⁹⁾. La retención es producto de las barreras apoplásticas y la quelación en vacuolas, se demostró que las fitoquelatinas y otros tioles son los quelantes principales en el secuestro de Cd en la raíz ⁽³⁰⁾. Otro de los mecanismos propuestos de retención del Cd en raíces es a través de la impregnación de la suberina en la pared celular durante la maduración de exodermis y endodermis, lo cual afecta la plasticidad y restringe su movimiento a la estela ⁽³¹⁾.

La transferencia y removilización del Cd desde el xilema al floema es otro de los procesos cruciales en el transporte de este ion. Otros autores identificaron altas concentraciones de fitoquelatinas, glutatión y Cd en la savia del floema de *Brassic napus* y sugirieron que el floema también es un conducto para el transporte de los complejos Cd-fitoquelatina y Cd-glutatión ⁽³²⁾.

Efectos de la toxicidad por cadmio en las plantas

Los efectos tóxicos del Cd en las plantas han sido estudiados por numerosos autores. Los principales síntomas visibles que causa la toxicidad por Cd son la clorosis y el

enrollamiento en las hojas. La clorosis puede aparecer por intercambio del Cd con el Fe o el Mg⁽¹³⁾, afectándose en este último caso la estabilidad y biosíntesis de las clorofilas. Daños asociados también con la clorosis son la deficiencia de P y la reducción en el transporte de Mn⁽³³⁾

La reducción en el crecimiento y actividad fotosintética, el desbalance nutricional, el estrés oxidativo y las afectaciones en las actividades enzimáticas son los daños más acentuados que se expresan frecuentemente en los diferentes estudios de toxicidad con Cd (Tabla 1).

Tabla 1. Efectos del Cd en los procesos fisiológicos de diversos cultivos

		Efectos fisiológicos	Plantas	Referencia
Reducción en el crecimiento y desarrollo	en el y	Reducción de la longitud de la raíz, el área foliar y la biomasa fresca de raíz, tallo y hojas	Pimiento	(9,34)
		Reducción de la biomasa de raíz y hojas	Lechuga Rábano	(35,36)
		No mostró producción de frutos en 90 días.	Soya Tomate	(11)
Reducción de la actividad fotosintética	de la	Reducción en el contenido de clorofilas	Guisante Papa	(37-39)
		Disminuye la Tasa Fotosintética Neta	Soya	(39)
		Reducción en el contenido de clorofilas y carotenoides	Tomate	(11)
Interfiere en la entrada y transporte de nutrientes	en la	Reducción de la fijación de N y asimilación de NH ₄ ⁺ en nódulos	Soya	(40)
		Reducción de las concentraciones totales de K, P, Ca, Mn, Zn, S y B	Guisante	(41)
		Reducción de Mn y aumento de Fe y Zn	Soya	(42)
		Reducción de Zn, Mn, Ca y K en el tejido foliar	Tomate	(43)
		Reducción de Mn en raíz y hojas	Tomate	(44)
		Reducción de Mn, Zn, Cu, Fe y Ca en raíz, tallo y hojas	Papa Lechuga	(45)
		Incremento de P, K, Ca Mg, Fe y Zn en tallos y hojas (Cd -1; 2,5; y 5 mg·kg ⁻¹)	Cebolla	(15)
		Reducción en condiciones de estrés más severo		
Provoca estrés oxidativo	estrés	Incremento de las concentraciones de Malondialdehído (MDA) y H ₂ O ₂	Tomate	(46,47)
		Incremento de las concentraciones de MDA	Lechuga Guisante	(35-37)

En general, la presencia de Cd causa efectos variados en las actividades enzimáticas. Las enzimas que contienen grupos sulfhidrilos son las más propensas a la oxidación provocada por el Cd, el mismo destruye los puentes disulfuro, provocando la desnaturalización de las proteínas y sus consecuentes actividades enzimáticas ^(12,13). El Cd también causa inhibición en las actividades de las metaloenzimas, debido a la sustitución del mismo por metales con similar carga o tamaño como es el Zn y el Mg, este último presente en la enzima RuBisCo y su intercambio con el Cd resulta en la disociación de la enzima en subunidades ⁽¹³⁾.

Varios autores han sugerido que la toxicidad por Cd provoca estrés oxidativo en las plantas, ya sea por un incremento exagerado de la producción de especies reactivas de oxígeno, o por un déficit de la respuesta antioxidante ⁽⁴⁸⁾. Sin embargo, otros autores opinan que el Cd no actúa directamente en la producción de especies reactivas de oxígenos ⁽⁴⁹⁾.

Mecanismos de tolerancia al estrés por Cd

Las adaptaciones específicas de las plantas al estrés por Cd se basan en dos estrategias principales; algunas evitan o regulan la entrada y el transporte del mismo y otras toleran determinados contenidos de Cd, a través de su detoxificación, mediante quelación en orgánulos intracelulares ^(17,18). Otros mecanismos de tolerancia son, el aumento del sistema de defensa antioxidante, la homeostasis celular ⁽⁵⁰⁾, el aumento de la producción endógena de reguladores del crecimiento vegetal y la modificación del metabolismo en función de reparar la estructura celular dañada ^(51,52).

Las plantas evitan la entrada de Cd inmovilizándolo en la pared celular de las raíces a través de enlaces con exudados extracelulares, como ácidos poligalacturónidos y esto limita su transporte a la parte aérea ⁽⁵³⁾. Otras plantas han desarrollado tolerancia al estrés, acumulando los metales en las hojas, en forma de complejos metálicos estables no tóxicos, con diferentes quelantes: ácidos orgánicos, aminoácidos, ferritinas, fitoquelatinas y metalotioneínas. Estudios han mostrado que las vacuolas son el sitio de acumulación de metales pesados incluyendo el Zn y Cd ⁽⁵⁴⁾.

Dentro de los diferentes quelantes en plantas, las fitoquelatinas han mostrado mayor capacidad de formar complejos con el Cd, de ahí que han sido objeto de análisis en varios estudios de tolerancia. Las plantas que sobreexpresan la enzima fitoquelatina sintasa mostraron una mayor tolerancia frente al Cd ⁽⁵⁵⁾.

También se ha demostrado que la exposición de las plantas al Cd resulta en un incremento en la asimilación de sulfato ⁽⁵⁶⁾ y en la actividad de enzimas involucradas en la biosíntesis del GSH, sustrato de partida en la síntesis de fitoquelatinas ⁽⁵⁷⁾. Se han identificado dos líneas celulares de plantas de tomate tolerantes al Cd, y su capacidad de tolerancia depende de la potencialidad de las células de sintetizar fitoquelatinas, y formar complejos con el Cd ⁽⁵⁸⁾.

Sin embargo, otras evidencias indican que el incremento en la producción de fitoquelatinas no es el responsable de la tolerancia elevada al Cd en algunas plantas, ya que ambas poblaciones, sensibles y tolerantes producen cantidades equivalentes de fitoquelatinas cuando se exponen a iguales concentraciones de Cd ⁽⁵⁹⁾. Además de las fitoquelatinas, otros aminoácidos y vitaminas también han mostrado alteraciones frente al Cd, se observó un incremento de los contenidos de a-tocoferol, asparagina, tirosina y prolina en diferentes cultivares de tomate expuestos a estrés por este metal ^(49,60).

Un caso extremo de la estrategia de acumulación es el de las plantas hiperacumuladoras, que pueden superar en 100 o más veces los valores normales de metales encontrados en la parte aérea. Las plantas en su mayoría contienen niveles medibles de Cd principalmente en la raíces, pero cuando superan el umbral establecido de $10 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (0,01 % de masa seca) se consideran hiperacumuladoras de este metal ⁽⁶¹⁾. La hiperacumulación ocurre en familias no relacionadas. La mayoría de las especies y las de mayor capacidad de absorción se han encontrado en sitios de origen natural ricos en metales, entre las mismas se identifican *Arabidosisalleri*, *Thlaspirotundifolium* y *praecox*, *Sedumalfredii*, *Salsolakali* y *Viola baoshanensis*, pero también un gran número de ellas crecen en suelos limpios como son *Solanumnigrum* y *Rorippa globosa* ⁽⁶²⁾.

Se ha demostrado que en el cultivo del tomate la acumulación y tolerancia al estrés por Cd depende de la variedad. Las variedades más tolerantes, Río Grande y otra no referida, se evaluaron, respectivamente, en otras investigaciones para su posible utilización en la fitoremediación de suelos contaminados ^(63,64). En ambos estudios el tomate se comportó como una planta excluyente, con una mayor concentración de Cd en las raíces ($13,4 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ y $4,3 \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$). Según investigaciones, la variedad en estudio, solo puede acumular Cd en suelos con bajos niveles del metal porque su capacidad de acumulación disminuye con el aumento de la contaminación. También el cultivar Shenbaofen-2 es tolerante y se identificó

como hiperacumulador de Cd, acumuló cantidades de 144 y 130 mg·kg⁻¹ en raíces y tejidos aéreos respectivamente ⁽²⁶⁾.

Sin embargo, la variedad de tomate Tres Cantos, originaria de Tenerife, no se identificó como hiperacumuladora o con potencial en la fitoextracción, pero los resultados indicaron que desarrolló mecanismos de tolerancia en los procesos de absorción y distribución de nutrientes, y conservó su crecimiento sin afectar la producción de biomasa ⁽⁶⁵⁾.

Otras variedades mostraron menor tolerancia que las anteriores, ya que no mantuvieron su producción de biomasa sin afectación, pero a pesar de ello no se identificaron como variedades sensibles. Dentro de este grupo se encuentran las variedades 4641 y Yufen 109 que acumularon respectivamente 2,316 y 2,237 mg·kg⁻¹ de Cd en frutos ⁽⁶⁶⁾. Otro estudio en estos cultivares confirmó sus capacidades de traslocación, ya que el Cd se acumuló principalmente en hojas y tallos, y la variedad 4641 mostró mayor resistencia al estrés que la Yufen 109 ⁽⁶⁷⁾. La variedad Ibiza F1 también se incluye dentro de este grupo, con la diferencia que desarrolló la exclusión como mecanismo de tolerancia. La mayor concentración de Cd se encontró en las raíces, pero su acumulación en este órgano y en hojas aumentó con el aumento de los niveles de Cd en solución ⁽⁶⁸⁾.

Por otra parte, la variedad de tomate Rutgers se identificó como una especie no tolerante de Cd y Zn ⁽⁶⁹⁾. También, el cultivar Navodaya se identificó como sensible a altas dosis de Cd y la fase de floración mostró mayor sensibilidad que la de fructificación ⁽⁷⁰⁾.

Otros autores evaluaron el grado de tolerancia al Cd de 10 variedades de tomate y en todos los casos observaron reducciones en los indicadores de crecimiento y desarrollo, pero cada cultivar mostró una capacidad inherente para tolerar el estrés por Cd. Las variedades K-25, K-21 y NTS-9 mostraron la máxima resistencia, las variedades Kaveri, NbR-Uday y Swarnodya fueron moderadamente afectadas, las variedades Sarvodya, NBR-Uttam y Malti experimentaron daños severos y la variedad S-22 no sobrevivió en presencia de Cd ⁽⁷¹⁾.

Un estudio similar al anterior se realizó en 100 genotipos de tomate. Los genotipos 9086, Roma, Sitara TS-01, pak0010990, CLN-2123A, PICDENEATO, 0.006231 y 7035 mostraron los mejores rendimientos mientras que los genotipos 42-07, 17883, BL-1176-Riostone-1-1, MARMANDE y 17882 mostraron rendimientos bajos. En ambos grupos la mayor concentración de Cd fue en los tejidos aéreos respecto a la raíz, los genotipos tolerantes lo acumularon principalmente en los brotes y los sensibles en el fruto. Ambos

resultados confirman que la tolerancia al estrés por Cd tiene respuesta varietal en cultivos como el del tomate ⁽⁷²⁾.

Estrategias para mitigar el estrés por cadmio

Debido a los daños que ocasionan la toxicidad por Cd en las plantas y el riesgo que provoca su acumulación en ellas, varios grupos de investigación han propuesto diferentes estrategias para aminorar sus efectos. La mayoría de las estrategias incluyen realizar modificaciones en el manejo de la nutrición. Pero otras prácticas también han mostrado resultados favorecedores, tales como, la inoculación con bacterias beneficiosas ⁽²⁰⁾, los injertos sobre patrones resistentes ^(21,22), la adición de diferentes reguladores del crecimiento ^(23,24) y la aplicación de enmienda en el suelo.

Son muchos los autores que sugieren la optimización en el manejo de nutrientes como una estrategia útil para atenuar la toxicidad por Cd, una revisión en el tema fue realizada por un colectivo de autores en el 2012 ⁽¹⁹⁾.

Investigaciones posteriores en otros cultivos y otros elementos, continuaron promoviendo la adecuada nutrición como vía para mitigar el estrés por Cd. Entre los diferentes nutrientes el P, K, S, Fe y Zn mostraron significativos efectos favorables. La aplicación de P en plantas de trigo incrementó la biomasa de los brotes, el área de las hojas, el contenido de pigmentos fotosintéticos y, a su vez, favoreció la asimilación de otros nutrientes, tales como K, Ca, Mg y Mn. También aumentó la actividad de enzimas antioxidantes y disminuyó el contenido de Cd y H₂O₂ en los brotes ⁽⁷³⁾.

Por otra parte, la adición de K redujo la absorción y traslocación de Cd en plantas de girasoles e inhibió el incremento en la permeabilidad de las membranas provocado por el estrés. Sin embargo, en este estudio no se observaron efectos en la biomasa por órganos, ni en el contenido de pigmentos fotosintéticos ⁽⁷⁴⁾, aun cuando en otra investigación se planteó que el K participa en la formación de pigmentos fotosintéticos y previene la descomposición de clorofilas ⁽⁷⁵⁾.

Del mismo modo, el suplemento de KCl en plantas de arroz cultivadas con altas concentraciones de CdCl₂ aumentó su crecimiento y disminuyó la actividad de la enzima NADPH oxidasa ⁽⁷⁶⁾. Sin embargo, otros resultados demostraron que la deficiencia de K protege a las plantas de arroz de un posterior estrés oxidativo provocado por el Cd, ya que

aumenta las actividades de enzimas antioxidantes (superóxido dismutasa, ascorbato peroxidasa, glutatión reductasa y catalasa).

A diferencia de la suficiencia de K, su deficiencia no inhibe la entrada de Cd a la planta ⁽⁷⁷⁾. Los resultados mostraron que tanto la suficiencia como la deficiencia de K tienen efectos positivos para mitigar el estrés por Cd, pero con diferentes consecuencias cada uno. De manera similar al K, la deficiencia de Mg, Ca y N permite la activación previa de la defensa antioxidante, pero no evita la absorción de Cd por las raíces ⁽⁷⁸⁻⁸⁰⁾.

En el caso del S, algunos autores plantean que está involucrado en la biosíntesis de agentes detoxificantes de metales pesados ⁽⁸¹⁾. En mostaza (*Brassicajuncea*) la aplicación de 30 μM y 300 μM de S aminó la afectación en el contenido de clorofila y aumentó las actividades de la enzimas antioxidantes, ascorbatoperoxidasa, glutatión reductasa y catalasa ⁽⁸²⁾.

Numerosos estudios han mostrado que una adecuada nutrición de Fe puede mitigar la toxicidad por Cd. La aplicación exógena de Fe disminuyó la concentración de Cd en plantas de tomate y arroz ^(67,76) y existen criterios de que una concentración adecuada de Fe puede promover la fotosíntesis y la transpiración, así como aumentar la masa seca de cada órgano en plantas de tomate ⁽⁶⁷⁾. Por otra parte, la aplicación foliar del complejo Zn-lys en trigo, aumentó la fotosíntesis, el rendimiento del grano, las actividades enzimáticas y redujo el estrés oxidativo y el contenido de Cd en los diferentes órganos de la planta ⁽⁸³⁾.

Además de los macro y micronutrientes analizados, existen otros elementos como el La, Se y Si, que han mostrado efectos favorables en la mitigación del estrés por Cd. Un estudio en dos variedades de tomate (var 4641 y Yufen109) enriquecidas con Cd, mostró que la aplicación de 10 y 20 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de LaCl_3 reduce la concentración de Cd en hojas, tallo, raíces y frutos, y como consecuencia también disminuye los daños ocasionados por el Cd en el crecimiento y rendimiento ⁽¹⁴⁾.

Otro estudio, que se basa en el pre-tratamiento con diferentes formas de selenio (selenocisteína, selenito y selenato de sodio), indujo la biosíntesis de la melatonina. A su vez, la presencia de Se y la melatonina aumentaron la tolerancia al Cd, con reducciones en la disminución del crecimiento, la foto-inhibición y la pérdida de electrolitos ⁽⁸⁴⁾.

El Si no se considera un nutriente esencial, pero si un elemento beneficioso para mantener el crecimiento en ambientes de estrés. Frente a la toxicidad por Cd también ha aumentado la resistencia de diversos cultivos. En plantas de maní, tomate y pepino disminuyó la concentración de Cd en los brotes y hojas, pero los mecanismos implicados en ello fueron

diferentes para cada especie. En tomate y maní se redujo el transporte de Cd de la raíz a las hojas y en pepino disminuyó la absorción de Cd por las raíces ^(85,86).

Sin embargo, otros autores demostraron que en tomate la presencia de Si en el suelo (25, 50 y 75 mg·kg⁻¹) provocó la precipitación de Cd en el mismo y consecuentemente la reducción de su biodisponibilidad para la captación por las raíces ⁽⁸⁷⁾. Aplicaciones de CaSiO₃ en plantas ornamentales de amaranto (*Amaranthushypochondriacus*L) redujo la concentración de Cd en la raíz, tallo y hojas e incrementó la masa seca y el contenido de pigmentos fotosintéticos. El aumento del contenido de Cd en los cloroplastos y el cambio de iones libres a formas inactivas secuestradas en compartimentos celulares fueron otras ventajas asociados también con el CaSiO₃ ⁽⁸⁸⁾.

Otro estudio evidenció que la aplicación de Si en *Arabidopsisthaliana* redujo un 50 % el contenido de Cd absorbido por la planta y aumentó la actividad enzimática antioxidante. El análisis proteómico de este estudio permitió concluir que el Si tiene una participación activa en los mecanismos implicados en la tolerancia frente al Cd ⁽⁸⁹⁾. Por otra parte, el pre-tratamiento de plantas de trigo con ácido salicílico 50 μM contribuyó a mantener el crecimiento de las plantas a niveles cercanos al control. También este pre-tratamiento reguló la concentración de ácido absícico y ácido idolacético que son sustancias afectadas por el Cd ⁽⁹⁰⁾.

CONCLUSIONES

- La toxicidad por Cd reduce el crecimiento, la actividad fotosintética, el contenido de clorofilas y provoca clorosis principalmente en hojas jóvenes. También, interfiere en la entrada y transporte de nutrientes y ocasiona estrés oxidativo y afectaciones en las actividades enzimáticas.
- La formación de complejos entre el Cd y proteínas generalmente azufradas son el principal mecanismo de tolerancia de las plantas ante la toxicidad por este metal. A través de la formación de estos complejos las plantas evitan o regulan la entrada y transporte del Cd o detoxifican el metal y toleran determinados contenidos en orgánulos intracelulares.

- La respuesta a la toxicidad por Cd en plantas de tomate depende de la variedad, algunas variedades no sobreviven en presencia de Cd y otras, sin embargo, son tolerantes e incluso clasifican como hiper acumuladoras del metal.
- El manejo de nutrientes es una de las estrategias más eficientes para aminorar los efectos del Cd en las plantas. Los estudios realizados en este tema solo evalúan los efectos de determinados nutrientes independientes y no se evalúan los efectos simultáneos de la combinación de varios de ellos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Järup L, Åkesson A. Current status of cadmium as an environmental health problem. *Toxicology and Applied Pharmacology*. 2009;238(3):201–8. doi:10.1016/j.taap.2009.04.020
2. Duressa TF, Leta S. Determination of levels of As, Cd, Cr, Hg and Pb in soils and some vegetables taken from river mojo water irrigated farmland at Koka Village, Oromia State, East Ethiopia. *International Journal of Sciences: Basic and Applied Research*. 2015;21(2):352–72.
3. Gimba CE, Ndukwe GI, Paul ED, Habila JD, Madaki LA. Heavy metals (Cd, Cu, Fe, Mn and Zn,) assessment of groundwater, in Kaltungo LGA, Gombe State, Nigeria. *International Journal of Science and Technology*. 2015;4(2):49–56.
4. Abdel-Satar AM, Ali MH, Goher ME. Indices of water quality and metal pollution of Nile River, Egypt. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*. 2017;43(1):21–9.
5. Ahmad MK, Islam S, Rahman MS, Haque MR, Islam MM. Heavy metals in water, sediment and some fishes of Buriganga River, Bangladesh. *International Journal of Environmental Research*. 2010;4(2):321–32.
6. Mohod CV. A review on the concentration of the heavy metals in vegetable samples like spinach and tomato grown near the area of Amba Nalla of Amravati City. *International Journal of Innovative Research in Science, Engineering and Technology*. 2015;4(5):2788–92.
7. Olivares Rieumont S, García Céspedes D, Lima Cazorla L, Saborit Sánchez I, Llizo Casals A, Pérez Álvarez P. Niveles de cadmio, plomo, cobre y zinc en hortalizas cultivadas en una zona altamente urbanizada de la ciudad de la Habana, Cuba. *Revista internacional de contaminación ambiental*. 2013;29(4):285–94.
8. Ogawa T, Kobayashi E, Okubo Y, Suwazono Y, Kido T, Nogawa K. Relationship among prevalence of patients with Itai-itai disease, prevalence of abnormal urinary findings, and cadmium concentrations in rice of individual hamlets in the Jinzu River basin, Toyama prefecture of Japan. *International Journal of Environmental Health Research*. 2004;14(4):243–52. doi:10.1080/09603120410001725586

9. Huang B, Xin J, Dai H, Liu A, Zhou W, Yi Y, et al. Root morphological responses of three hot pepper cultivars to Cd exposure and their correlations with Cd accumulation. *Environmental Science and Pollution Research*. 2015;22(2):1151–9.
10. Jinadasa N, Collins D, Holford P, Milham PJ, Conroy JP. Reactions to cadmium stress in a cadmium-tolerant variety of cabbage (*Brassica oleracea* L.): is cadmium tolerance necessarily desirable in food crops? *Environmental Science and Pollution Research*. 2016;23(6):5296–306.
11. Hédiji H, Djebali W, Belkadhi A, Cabasson C, Moing A, Rolin D, et al. Impact of long-term cadmium exposure on mineral content of *Solanum lycopersicum* plants: consequences on fruit production. *South African Journal of Botany*. 2015;97:176–81.
12. Lösch R. Plant mitochondrial respiration under the influence of heavy metals. In: *Heavy Metal Stress in Plants*. Springer; 2004. p. 182–200.
13. Myśliwa-Kurdziel B, Prasad MNV, Strzałka K. Photosynthesis in Heavy Metal Stressed Plants. In: Prasad MNV, editor. *Heavy Metal Stress in Plants: From Biomolecules to Ecosystems* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer; 2004 [cited 2019 Nov 18]. p. 146–81. doi:10.1007/978-3-662-07743-6_6
14. Nogueirol RC, Monteiro FA, Gratão PL, da Silva BK de A, Azevedo RA. Cadmium application in tomato: nutritional imbalance and oxidative stress. *Water, Air, & Soil Pollution*. 2016;227(6):210.
15. Li X, Zhou Q, Sun X, Ren W. Effects of cadmium on uptake and translocation of nutrient elements in different welsh onion (*Allium fistulosum* L.) cultivars. *Food chemistry*. 2016;194:101–10.
16. Shaw BP, Sahu SK, Mishra RK. Heavy metal induced oxidative damage in terrestrial plants. In: *Heavy metal stress in plants*. Springer; 2004. p. 84–126.
17. Clemens S, Palmgren MG, Krämer U. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation. *Trends in plant science*. 2002;7(7):309–15.
18. Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie*. 2006;88(11):1707–19.
19. Nazar R, Iqbal N, Masood A, Khan MIR, Syeed S, Khan NA. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation. *American Journal of Plant Sciences*. 2012;3(10):1476.
20. Aloui A, Recorbet G, Robert F, Schoefs B, Bertrand M, Henry C, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis elicits shoot proteome changes that are modified during cadmium stress alleviation in *Medicago truncatula*. *BMC plant biology*. 2011;11(1):75.

21. Savvas D, Ntatsi G, Barouchas P. Impact of grafting and rootstock genotype on cation uptake by cucumber (*Cucumis sativus* L.) exposed to Cd or Ni stress. *Scientia Horticulturae*. 2013;149:86–96. doi:10.1016/j.scienta.2012.06.030
22. Gratão PL, Monteiro CC, Tezotto T, Carvalho RF, Alves LR, Peters LP, et al. Cadmium stress antioxidant responses and root-to-shoot communication in grafted tomato plants. *BioMetals*. 2015;28(5):803–16. doi:10.1007/s10534-015-9867-3
23. Pompeu GB, Vilhena MB, Gratão PL, Carvalho RF, Rossi ML, Martinelli AP, et al. Abscisic acid-deficient sit tomato mutant responses to cadmium-induced stress. *Protoplasma*. 2017;254(2):771–83.
24. Farooq MA, Ali S, Hameed A, Bharwana SA, Rizwan M, Ishaque W, et al. Cadmium stress in cotton seedlings: physiological, photosynthesis and oxidative damages alleviated by glycinebetaine. *South African Journal of Botany*. 2016;104:61–8.
25. Kimura S, Sinha N. Tomato *Solanum lycopersicum*: a model fruit-bearing crop. *Cold Spring Harbor Protocols*. 2008;(11):pdb.emo105.
26. He L-Y, Chen Z-J, Ren G-D, Zhang Y-F, Qian M, Sheng X-F. Increased cadmium and lead uptake of a cadmium hyperaccumulator tomato by cadmium-resistant bacteria. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2009;72(5):1343–8.
27. Seregin IV, Ivanov VB. Is the endodermal barrier the only factor preventing the inhibition of root branching by heavy metal salts? *Russian Journal of Plant Physiology*. 1997;44(6):797–800.
28. Song Y, Jin L, Wang X. Cadmium absorption and transportation pathways in plants. *International journal of phytoremediation*. 2017;19(2):133–41.
29. Mendoza-Cózatl DG, Jobe TO, Hauser F, Schroeder JI. Long-distance transport, vacuolar sequestration, tolerance, and transcriptional responses induced by cadmium and arsenic. *Current Opinion in Plant Biology*. 2011;14(5):554–62. doi:10.1016/j.pbi.2011.07.004
30. Nocito FF, Lancilli C, Dendena B, Lucchini G, Sacchi GA. Cadmium retention in rice roots is influenced by cadmium availability, chelation and translocation. *Plant, cell & environment*. 2011;34(6):994–1008.
31. Lux A, Martinka M, Vaculík M, White PJ. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of experimental botany*. 2010;62(1):21–37.
32. Mendoza-Cózatl DG, Butko E, Springer F, Torpey JW, Komives EA, Kehr J, et al. Identification of high levels of phytochelatins, glutathione and cadmium in the phloem sap of *Brassica napus*. A role for thiol-peptides in the long-distance transport of cadmium and the effect of cadmium on iron translocation. *The Plant Journal*. 2008;54(2):249–59. doi:10.1111/j.1365-313X.2008.03410.x
33. Godbold DL, Hüttermann A. Effect of zinc, cadmium and mercury on root elongation of *Picea abies* (Karst.) seedlings, and the significance of these metals to forest die-

- back. Environmental Pollution Series A, Ecological and Biological. 1985;38(4):375–81.
34. Xin J, Huang B, Dai H, Liu A, Zhou W, Liao K. Characterization of cadmium uptake, translocation, and distribution in young seedlings of two hot pepper cultivars that differ in fruit cadmium concentration. *Environmental Science and Pollution Research*. 2014;21(12):7449–56.
 35. Monteiro MS, Santos C, Soares A, Mann RM. Assessment of biomarkers of cadmium stress in lettuce. *Ecotoxicology and Environmental safety*. 2009;72(3):811–8.
 36. Wang P, Deng X, Huang Y, Fang X, Zhang J, Wan H, et al. Root morphological responses of five soybean *Glycine max* (L.) Merr] cultivars to cadmium stress at young seedlings. *Environmental Science and Pollution Research*. 2016;23(2):1860–72.
 37. Agrawal SB, Mishra S. Effects of supplemental ultraviolet-B and cadmium on growth, antioxidants and yield of *Pisum sativum* L. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2009;72(2):610–8.
 38. Hassan W, Bano R, Bashir S, Aslam Z. Cadmium toxicity and soil biological index under potato *Solanum tuberosum* L.) cultivation. *Soil Research*. 2016;54(4):460–8.
 39. Xue Z, Gao H, Zhao S. Effects of cadmium on the photosynthetic activity in mature and young leaves of soybean plants. *Environmental Science and Pollution Research*. 2014;21(6):4656–64.
 40. Balestrasse KB, Benavides MP, Gallego SM, Tomaro ML. Effect of cadmium stress on nitrogen metabolism in nodules and roots of soybean plants. *Functional plant biology*. 2003;30(1):57–64.
 41. Metwally A, Safronova VI, Belimov AA, Dietz K-J. Genotypic variation of the response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. *Journal of Experimental Botany*. 2004;56(409):167–78.
 42. Zhi Y, He K, Sun T, Zhu Y, Zhou Q. Assessment of potential soybean cadmium excluder cultivars at different concentrations of Cd in soils. *Journal of Environmental Sciences*. 2015;35:108–14.
 43. Bertoli AC, Cannata MG, Carvalho R, Bastos ARR, Freitas MP, dos Santos Augusto A. *Lycopersicon esculentum* submitted to Cd-stressful conditions in nutrition solution: nutrient contents and translocation. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2012;86:176–81.
 44. Dong J, Wu F, Zhang G. Influence of cadmium on antioxidant capacity and four microelement concentrations in tomato seedlings *Lycopersicon esculentum*. *Chemosphere*. 2006;64(10):1659–66. doi:10.1016/j.chemosphere.2006.01.030

45. Khan A, Khan S, Alam M, Khan MA, Aamir M, Qamar Z, et al. Toxic metal interactions affect the bioaccumulation and dietary intake of macro-and micro-nutrients. *Chemosphere*. 2016;146:121–8.
46. Nogueirol RC, Monteiro FA, Gratão PL, da Silva BK de A, Azevedo RA. Cadmium application in tomato: nutritional imbalance and oxidative stress. *Water, Air, & Soil Pollution*. 2016;227(6):210.
47. Zhao S, Ma Q, Xu X, Li G, Hao L. Tomato Jasmonic Acid-Deficient Mutant spr2 Seedling Response to Cadmium Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2016;35(3):603–10. doi:10.1007/s00344-015-9563-0
48. Sandalio LM, Dalurzo HC, Gómez M, Romero-Puertas MC, del Río LA. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *Journal of Experimental Botany*. 2001;52(364):2115–26. doi:10.1093/jexbot/52.364.2115
49. Salin ML. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast. *Physiologia Plantarum*. 1988;72(3):681–9. doi:10.1111/j.1399-3054.1988.tb09182.x
50. Florijn PJ, Van Beusichem ML. Uptake and distribution of cadmium in maize inbred lines. *Plant and soil*. 1993;150(1):25–32.
51. Verkleij J, Shaw J. *Heavy Metal Tolerance in Plants: Evolutionary Aspects*. CRC Press; 179AD. 372 p.
52. Wang X, Song Y, Ma Y, Zhuo R, Jin L. Screening of Cd tolerant genotypes and isolation of metallothionein genes in alfalfa *Medicago sativa* L.). *Environmental pollution*. 2011;159(12):3627–33.
53. Wang P, Deng X, Huang Y, Fang X, Zhang J, Wan H, et al. Comparison of subcellular distribution and chemical forms of cadmium among four soybean cultivars at young seedlings. *Environmental Science and Pollution Research*. 2015;22(24):19584–95.
54. Hall JL. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(366):1–11. doi:10.1093/jexbot/53.366.1
55. Pomponi M, Censi V, Di Girolamo V, De Paolis A, Di Toppi LS, Aromolo R, et al. Overexpression of Arabidopsis phytochelatin synthase in tobacco plants enhances Cd²⁺ tolerance and accumulation but not translocation to the shoot. *Planta*. 2006;223(2):180–90.
56. Nussbaum S, Schmutz D, Brunold C. Regulation of assimilatory sulfate reduction by cadmium in *Zea mays* L. *Plant Physiology*. 1988;88(4):1407–10.
57. Rügsegger A, Brunold C. Effect of Cadmium on γ -Glutamylcysteine Synthesis in Maize Seedlings. *Plant Physiology*. 1992;99(2):428–33. doi:10.1104/pp.99.2.428

58. Chen J, Goldsbrough PB. Increased activity of [gamma]-glutamylcysteine synthetase in tomato cells selected for cadmium tolerance. *Plant physiology*. 1994;106(1):233–9.
59. de Knecht JA, Koevoets PL, Verkleij JA, Ernst WH. Evidence against a role for phytochelatins in naturally selected increased cadmium tolerance in *Silene vulgaris* (Moench) Garcke. *New Phytologist*. 1992;122(4):681–8.
60. Hediji H, Djebali W, Cabasson C, Maucourt M, Baldet P, Bertrand A, et al. Effects of long-term cadmium exposure on growth and metabolomic profile of tomato plants. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2010;73(8):1965–74.
61. Baker AJM, McGrath S, Reeves D, Smith J, Terry N, Banuelos G. Metal hyperaccumulator plants: a review of the ecology and physiology of a biological resource for phytoremediation of metal-polluted soils. *Phytoremediation of contaminated soil and water*. 2000;171–88.
62. He S, He Z, Yang X, Stoffella PJ, Baligar VC. Chapter Four-Soil Biogeochemistry, Plant Physiology, and Phytoremediation of Cadmium-Contaminated Soils (DL Sparks, Ed.). 2015;135–225.
63. Andal FA. Assessment of the possible utilization of tomato as a phytoremediant in soils artificially contaminated with heavy metals. *International Journal of Applied Environmental Sciences*. 2016;11(1):193–209.
64. Sbartai H, Sbartai I, Djebbar MR, Berrebbah H. Phytoremediation of contaminated soils by heavy metals - “Case Tomato” | *International Society for Horticultural Science. Acta Horticulturae*. 2017;95–100.
65. López-Millán A-F, Sagardoy R, Solanas M, Abadía A, Abadía J. Cadmium toxicity in tomato *Lycopersicon esculentum* plants grown in hydroponics. *Environmental and Experimental Botany*. 2009;65(2–3):376–85.
66. Xie W, Xiong S, Xu W, Chen R, Zhang J, Xiong Z. Effect of exogenous lanthanum on accumulation of cadmium and its chemical form in tomatoes. *Wuhan University Journal of Natural Sciences*. 2014;19(3):221–8.
67. Yang Y, Zhou K, Xu WH, Jian L, Wang CL, Xiong SJ, et al. Effect of exogenous iron on photosynthesis, quality, and accumulation of cadmium in different varieties of tomato. *J Plant Nutr Fertil*. 2015;21(4):1006–15.
68. Mediouni C, Benzarti O, Tray B, Ghorbel MH, Jemal F. Cadmium and copper toxicity for tomato seedlings. 2006;227–32.
69. Brown SL, Angle JS, Chaney RL, Baker AJM. Zinc and cadmium uptake by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* grown in nutrient solution. *Soil Science Society of America Journal*. 1995;59(1):125–33.

70. Rehman F, Khan FA, Varshney D, Naushin F, Rastogi J. Effect of cadmium on the growth of tomato. *Biol Med*. 2011;3(2):187–90.
71. Hasan SA, Hayat S, Ahmad A. Screening of tomato *Lycopersicon esculentum* cultivars against cadmium through shotgun approach. *Journal of Plant Interactions*. 2009;4(3):187–201. doi:10.1080/17429140802474412
72. Hussain MM, Saeed A, Khan AA, Javid S, Fatima B. Differential responses of one hundred tomato genotypes grown under cadmium stress. *Genetics and Molecular Research*. 2015;14(4):13162–71.
73. Arshad M, Ali S, Noman A, Ali Q, Rizwan M, Farid M, et al. Phosphorus amendment decreased cadmium (Cd) uptake and ameliorates chlorophyll contents, gas exchange attributes, antioxidants, and mineral nutrients in wheat *Triticum aestivum* L. under Cd stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 2016;62(4):533–46.
74. Samet H, Çikili Y, Atikmen NÇ. Role of Potassium in Alleviation of Cadmium Toxicity in Sunflower *Helianthus annuus* L. *Journal of Agricultural Faculty of Gaziosmanpaşa University (JAFAG)*. 2017;34(1):179–88.
75. Cakmak I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2005;168(4):521–30.
76. Kao CH. Cadmium stress in rice plants: influence of essential elements. *Crop Environ. Bioinform*. 2014;11:113–8.
77. Liu C-H, Chao Y-Y, Kao CH. Effect of potassium deficiency on antioxidant status and cadmium toxicity in rice seedlings. *Botanical studies*. 2013;54(1):2.
78. Chou T-S, Chao Y-Y, Huang W-D, Hong C-Y, Kao CH. Effect of magnesium deficiency on antioxidant status and cadmium toxicity in rice seedlings. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(10):1021–30.
79. Cho S-C, Chao Y-Y, Kao CH. Calcium deficiency increases Cd toxicity and Ca is required for heat-shock induced Cd tolerance in rice seedlings. *Journal of plant physiology*. 2012;169(9):892–8.
80. Lin Y-L, Chao Y-Y, Huang W-D, Kao CH. Effect of nitrogen deficiency on antioxidant status and Cd toxicity in rice seedlings. *Plant Growth Regulation*. 2011;64(3):263–73.
81. Anjum NA, Umar S, Ahmad A, Iqbal M, Khan NA. Sulphur protects mustard *Brassica campestris* L. from cadmium toxicity by improving leaf ascorbate and glutathione. *Plant Growth Regulation*. 2008;54(3):271–9.
82. Bashir H, Ibrahim MM, Bagheri R, Ahmad J, Arif IA, Baig MA, et al. Influence of sulfur and cadmium on antioxidants, phytochelatin and growth in Indian mustard. *AoB Plants*. 2015;7.

83. Rizwan M, Ali S, Hussain A, Ali Q, Shakoor MB, Zia-ur-Rehman M, et al. Effect of zinc-lysine on growth, yield and cadmium uptake in wheat *Triticum aestivum* L.) and health risk assessment. *Chemosphere*. 2017;187:35–42.
84. Li M-Q, Hasan MK, Li C-X, Ahammed GJ, Xia X-J, Shi K, et al. Melatonin mediates selenium-induced tolerance to cadmium stress in tomato plants. *Journal of Pineal Research*. 2016;61(3):291–302.
85. Wu J, Guo J, Hu Y, Gong H. Distinct physiological responses of tomato and cucumber plants in silicon-mediated alleviation of cadmium stress. *Frontiers in plant science*. 2015;6:453.
86. Shi G, Cai Q, Liu C, Wu L. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*. 2010;61(1):45–52.
87. Ashraf M, Imtiaz M, Abid M, Afzal M, Shahzad SM. Reuse of wastewater for irrigating tomato plants *Lycopersicon esculentum* L.) through silicon supplementation. *Journal of Water Reuse and Desalination*. 2013;3(2):128–39.
88. Lu H, Li Z, Wu J, Shen Y, Li Y, Zou B, et al. Influences of calcium silicate on chemical forms and subcellular distribution of cadmium in *Amaranthus hypochondriacus* L. *Scientific reports*. 2017;7:40583.
89. Carneiro JM, Chacón-Madrid K, Galazzi RM, Campos BK, Arruda SC, Azevedo RA, et al. Evaluation of silicon influence on the mitigation of cadmium-stress in the development of *Arabidopsis thaliana* through total metal content, proteomic and enzymatic approaches. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 2017;44:50–8.
90. Shakirova FM, Allagulova CR, Maslennikova DR, Klyuchnikova EO, Avalbaev AM, Bezrukova MV. Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants. *Environmental and experimental botany*. 2016;122:19–28.