

# Reseña bibliográfica

## APUNTES SOBRE LA FISIOLÓGÍA DE LAS PLANTAS CULTIVADAS BAJO ESTRÉS DE SALINIDAD

L. M. González<sup>✉</sup>

**ABSTRACT.** Some aspects about the physiology of plants cultivated under salinity stress, specifically the results that have been obtained at the national and international level related to growth and productivity, absorption and ion accumulation, water relations, photosynthesis, nitrogen and phosphorus metabolism, as well as plant respiration under such conditions are discussed in this paper. Two main research areas deserve more attention: how  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  in mature leaves affect growth of new leaves and what membrane properties control the transport of these ions across the plasmalemma and tonoplasts, as well as its implication in the future advances of knowledge on plant response to salt stress. It is recommended to continue the efforts guided to achieve more progress in the understanding of physiological processes of plants cultivated under saline conditions, with the purpose of completing the agronomic methods of evaluation and selection of salt-tolerant varieties, to contribute to a better crop management in the salt-affected areas and in fact to increase their yields up to economically viable levels.

**RESUMEN.** En el presente trabajo se recogen y discuten algunos aspectos sobre la fisiología de las plantas cultivadas bajo estrés de salinidad, específicamente los resultados que a nivel nacional e internacional se han obtenido sobre el crecimiento y la productividad, la absorción y acumulación de iones, las relaciones hídricas, la fotosíntesis, el metabolismo del nitrógeno y el fósforo, así como la respiración de las plantas en tales condiciones. Se recomiendan para el futuro profundizar en dos áreas de investigación: una, cómo los iones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  acumulados en las hojas viejas afectan la formación de las nuevas y otra, cómo las propiedades de la membrana controlan el transporte de dichos iones a través del plasmalema y los tonoplastos, así como su implicación en el futuro avance de los conocimientos sobre la respuesta de las plantas al estrés salino. Se concluye que se deberán continuar los esfuerzos encaminados a lograr mayores progresos en el entendimiento de los procesos fisiológicos de las plantas cultivadas en condiciones de estrés salino, con el propósito de completar los métodos agronómicos de evaluación y selección de variedades tolerantes al estrés, contribuir a un mejor manejo de los cultivos en las áreas afectadas y de hecho aumentar sus rendimientos hasta niveles económicamente viables.

*Key words:* plant physiology, salinity, stress

*Palabras clave:* fisiología vegetal, salinidad, estrés

### INTRODUCCIÓN

A pesar de que las características de nuestro clima en condiciones naturales favorecen el lavado de las sales, más que su acumulación en el suelo, la superficie agrícola de Cuba está afectada en un 14 % y otro 15 % más presenta peligros potenciales de salinización (1), con incidencia directa en la producción de alimento y la economía del agricultor que vive en dichas zonas (2).

La salinidad provoca diversos efectos perjudiciales que afectan tanto al suelo agrícola como a las plantas. Entre los primeros, es sabido que los cationes  $\text{Na}^+$  desplazan el  $\text{Ca}^{2+}$  del complejo arcillo-húmico y degradan la estructura del suelo (3), mientras que entre los efectos más obvios de la salinidad en las plantas se destacan la supresión del crecimiento, la aparición de daños en las hojas y la disminución del rendimiento y la calidad comercial de las cosechas (4, 5, 6), tanto por el efecto osmótico como por la acumulación de iones tóxicos en las células vegetales.

En tal sentido, la respuesta de las plantas al estrés salino es una de las disciplinas más investigadas

en el campo de la fisiología vegetal. A juzgar por el número de publicaciones en revistas científicas, es considerado el segundo aspecto en popularidad después de la fotosíntesis (7). Sin embargo, la gran diversidad en cuanto a las condiciones experimentales en que se han desarrollado las investigaciones, no permiten llegar a conclusiones definitivas en este sentido, pero se reconoce que una mejor comprensión de los procesos fisiológicos y los caracteres específicos que confieren tolerancia a la salinidad, deberán jugar un papel importante en las estrategias de selección.

Es objetivo del presente artículo reseñar algunos aspectos generales relacionados con la fisiología

Dr. C. L. M. González, Investigador Auxiliar del Laboratorio de Técnicas Nucleares, Instituto de Investigaciones Agropecuarias "Jorge Dimitrov", Gaveta Postal 2140, Bayamo 85100, Granma.

✉ dimitrov@granma.inf.cu

de las plantas en condiciones salinas y su relación con la tolerancia varietal.

## CRECIMIENTO Y PRODUCTIVIDAD DE LAS PLANTAS

La influencia negativa de las sales tóxicas sobre las plantas comienza a manifestarse desde la germinación de las semillas. Una prueba de ello lo constituye la retención, la no uniforme emergencia de las plántulas y la desolación que frecuentemente se observa en suelos salinizados. En estos, la movilidad del agua disminuye, por lo que su disponibilidad para las plantas se hace menor. Este fenómeno ha sido nombrado "sequía fisiológica", lo que queda claro que en los substratos salinizados disminuye la velocidad de imbibición de las semillas, como primer paso del proceso (8, 9).

La segunda etapa de la germinación conocida como "etapa de rompimiento de las glumelas", donde el papel fundamental lo juegan los procesos físico-químicos (a saber entre otros, la imbibición del epiblasto), se afecta a altas concentraciones de sales e incluso puede no ocurrir el proceso, a pesar de que las semillas han alcanzado el grado de humedad suficiente para que se efectúe. Los resultados obtenidos por varios autores (8, 10, 11, 12, 13) señalan que durante este período de la germinación intervienen algunos mecanismos fisiológicos (a veces llamados mecanismos de arranques), probablemente relacionados con los primeros ciclos de división celular en el embrión, los cuales parecen ser más resistentes al estrés salino que los procesos fisiológicos y bioquímicos que ocurren durante el crecimiento de las plántulas.

Es de señalar que las semillas que no logran germinar a altas concentraciones salinas en el substrato no pierden totalmente su viabilidad, o sea, es como si estas se conservaran. Aquellas imbibidas que se encuentran en tales condiciones

durante 10 días, si son lavadas en agua corriente y son transferidas a condiciones normales, más de la mitad logra germinar.

Luego de la fase de rompimiento de las glumelas, comienza el crecimiento de las plántulas, proceso mucho más afectado por el estrés salino y a menores concentraciones de sales en el substrato que los dos anteriores (13, 14). De acuerdo con estos resultados, la inhibición en la intensidad del crecimiento de las plántulas puede ser observada durante la germinación de las semillas en soluciones salinas, así como en el caso de que las semillas germinen en condiciones normales y luego sean transferidas a un medio salino. Esto último pudiera constituir una demostración de que el crecimiento de las plántulas a altas concentraciones de sales en el sustrato, no se retrasa y afecta por la existencia insuficiente del material de constitución, que se forma durante la hidrólisis de las sustancias de reservas en las semillas. A conclusiones similares, de que en el medio salino las plántulas no sufren déficit de los productos de la hidrólisis de las sustancias de reservas, arribaron otros investigadores (15, 16).

Al mismo tiempo en las semillas que germinaron en condiciones salinas se incrementa significativamente la acumulación de iones y especialmente la mayor acumulación se produce en las plántulas. Una confirmación de este fenómeno ha sido obtenida mediante la utilización de trazadores radiactivos, tales como  $\text{Na}^{23}$  y  $\text{Cl}^{36}$  (17).

Por supuesto, la acumulación de iones salinos en el embrión de la semilla en germinación y luego en la plántula, constituye una de las causas fundamentales de las afectaciones del crecimiento. Por eso como se planteó anteriormente, la separación de las sales, mediante el lavado de las semillas con agua, permite recuperar el nivel normal de los procesos de crecimiento.

Una de las causas de las afectaciones del crecimiento de las plántulas a altas concentraciones de

sales, lo constituye el retraso que se produce en la división y la diferenciación celular, siendo la diferenciación celular la parte más afectada.

Como se señaló con anterioridad, el crecimiento de las plántulas en condiciones salinas no se ve limitado por los productos de la hidrólisis de las sustancias de reservas de la semilla, independientemente de que en estas condiciones se han observado disminuciones significativas en la actividad de las enzimas hidrolíticas (18); no obstante, debido a una alta inhibición de los procesos de crecimiento, el embrión y la plántula en condiciones salinas se saturan de estos hidrolizados, lo que permite deducir que la causa de las afectaciones del crecimiento de las plántulas, debe ser la disminución de los procesos de síntesis. Al respecto, diferentes autores han informado que en condiciones salinas en las plántulas disminuye la concentración de los productos de la síntesis de las proteínas, el ARN y el ADN (4).

Algunos experimentos con la utilización de sustancias marcadas con trazadores, han confirmado las afectaciones en los procesos de síntesis de las plantas a altas concentraciones de sales en el medio, así como la existencia de una correlación estrecha entre la intensidad de los procesos de crecimiento y la síntesis de biopolímeros, en primer lugar, las proteínas (4).

De esta forma se puede asegurar con alto grado de certeza, que la causa fundamental de las afectaciones del crecimiento de las plántulas en condiciones salinas, lo constituye la marcada inhibición de los procesos de síntesis que se producen en ellas, por la acumulación en las células de altas cantidades de iones salinos.

Las afectaciones en la germinación y el crecimiento de las plántulas en condiciones de salinidad, están en relación estrecha con la tolerancia varietal. Los datos obtenidos por diferentes autores en Cuba (8, 14, 19, 20) confirman tal afirmación.

El crecimiento lineal y la acumulación de biomasa de los órganos vegetativos depende, al igual que el crecimiento de las plántulas, de la intensidad de los procesos de división y diferenciación celular, por lo que queda claro que en condiciones de estrés salino, el crecimiento de las estructuras vegetativas disminuye significativamente y mucho más fuerte, a medida que aumenta la concentración de sales en el sustrato. En tal sentido, diversos autores (3, 4, 21) plantean que entre los efectos más frecuentes de la salinidad en las plantas se destacan la supresión del crecimiento y la aparición de distintos tipos de daño en las hojas, destacando que los daños en el crecimiento se relacionan con la cantidad de sales solubles y con el potencial osmótico del medio radical, mientras que las afectaciones en las hojas, succulencia, epinastia, clorosis y necrosis, se relacionan con la acumulación de iones tóxicos. En cítricos se ha señalado, además, que la salinidad reduce el tamaño de la hoja y la copa y aumenta la abscisión foliar (4).

A pesar del interés que entre los investigadores despierta la existencia o no de diferencias significativas en la tolerancia a la salinidad de los diferentes órganos en las plantas, las investigaciones en este sentido son aún escasas y contradictorias; por ejemplo, algunos autores han señalado que la raíz es mucho más sensible al estrés salino que el crecimiento de los órganos aéreos (22); otros plantean lo contrario (23), mientras que algunos no han encontrado diferencias en el comportamiento de la raíz, el tallo y las hojas en un amplio rango de salinidad (24). En nuestras observaciones durante el desarrollo de varios experimentos, no hemos encontrado grandes diferencias en la sensibilidad de los diferentes órganos a la salinidad; aunque en casos aislados hemos notado una mayor reacción de la raíz, en relación con los órganos aéreos (25, 26); sin embargo, estadísticamente estas diferencias no siempre resultan significativas, por lo que no

se puede aseverar la existencia de una respuesta diferenciada de los diferentes órganos al estrés por salinidad. Más recientemente, se ha comprobado (21) el importante papel que las relaciones morfológicas, y más concretamente la relación entre el vástago y la raíz, juegan en la tolerancia de las plantas a la salinidad.

Por otra parte, se han desarrollado diversos experimentos sobre el cultivo de tejido *in vitro* usando diferentes partes de las plantas (floema, xilema, etc), que han revelado la existencia de diferencias en su tolerancia a la salinidad (27); no obstante, a pesar de que en algunos casos las diferencias son significativas estadísticamente, los valores no son tan contrastantes. En caso contrario, en suelos salinizados debían aparecer de vez en cuando plantas morfológicamente deformadas, como consecuencia de la descoordinación del crecimiento de los diferentes órganos, lo cual no hemos observado en nuestras experiencias, ni en la bibliografía consultada.

Las afectaciones en el crecimiento y la acumulación de biomasa en las plantas en condiciones salinas se mantiene a través de todo su ciclo vegetativo. Esto ha sido tratado con gran amplitud en diferentes bibliografías (28); sin embargo, especial atención requiere el período inicial de crecimiento, luego de impuesto el estrés, el cual se caracteriza por las grandes variaciones que ocurren en muchos procesos del metabolismo de las plantas (18, 29, 30, 31). En este período ocurren en las plantas mecanismos adaptativos de defensa en el intercambio de sustancias, que conllevan al paro temporal del crecimiento por la falta de materiales de constitución o de reserva, que al normalizarse se restablece el funcionamiento del organismo (incluidos los procesos de crecimiento), pero a un nivel menos intenso.

Como se señaló con anterioridad, la intensidad de los procesos de crecimiento, determinada por la

velocidad de los procesos de división y diferenciación celular, depende en primer lugar de la síntesis de proteínas, los ácidos nucleicos y la cantidad de hormonas reguladoras del crecimiento de las células vegetales, aspectos que son fuertemente afectados en condiciones salinas (4).

Experimentos desarrollados por estos autores han revelado que en condiciones de estrés, en las plantas disminuye la concentración de las sustancias estimuladoras y aumentan las inhibidoras, como consecuencia de lo cual la relación estimuladoras/inhibidoras disminuye bruscamente y, como es conocido, las sustancias estimuladoras del tipo de las auxinas actúan sobre los mecanismos de la división celular y las del tipo giberélico sobre el alargamiento o la diferenciación, por lo que se deduce que las variaciones en una sustancia reguladora del crecimiento u otra conlleva a que se afecten ambas fases del crecimiento (división y diferenciación celular) en condiciones de estrés.

Otros autores (4, 25, 32) han señalado que la absorción y distribución del ácido indolacético aplicado de forma exógena no disminuye en condiciones salinas, lo cual puede ser considerado una medida indirecta de que, en tales condiciones, se inhibe precisamente la función de nuevas hormonas endógenas del crecimiento y no su distribución entre los órganos de las plantas.

De esta forma, se puede afirmar con seguridad que una de las causas fundamentales de las afectaciones del crecimiento de las plantas en condiciones de salinidad, lo constituyen las variaciones que se producen en la concentración y en la relación de las hormonas endógenas estimuladoras e inhibidoras del crecimiento. En tal sentido, se ha destacado que el balance hormonal endógeno juega un importante papel regulador de la respuesta de las plantas a la salinidad, controlando posiblemente la fotosíntesis y el crecimiento (33).

En varias plantas cultivadas, el producto de utilidad que ofrecen lo

constituyen sus órganos vegetati-vos: raíz, tubérculos, hojas o toda la parte vegetativa aérea. El efecto que la salinidad ejerce en el rendimiento de estos cultivos no se diferencia en nada del observado en el crecimiento y la acumulación de biomasa anteriormente señalados. En otras plantas, que constituyen la mayoría, lo esencial que le brindan al hombre son los frutos o las semillas o, en algunos casos como las coles, una transformación de los órganos generativos.

En condiciones de estrés salino, el rendimiento y sus principales componentes en las plantas disminuye y de forma más marcada, con el aumento de los niveles de salinidad y en dependencia del grado de tolerancia de la variedad (34, 35). Así, en tomate (5) y en pimiento (6, 36, 37), se ha indicado que la salinidad redujo el rendimiento en fruto y lo que es más importante la producción de frutos comerciales y atribuyeron tal comportamiento a la aparición de una fisiopatía conocida como *blossom-end-rot* (BER), cuando se utilizan aguas de elevada conductividad eléctrica, que provocan enormes pérdidas en los frutos y los hace despreciables para el consumo. La aparición de esta fisiopatía pudiera ser atribuida a la deficiencia de calcio que se produce bajo estrés salino (38).

A diferencia del rendimiento y sus componentes, la calidad interna de los frutos se favorece en condiciones de estrés salino; así, algunos autores (5, 39) detectaron incrementos significativos en la concentración de azúcares, sólidos solubles y acidez, mientras que el pH disminuía y atribuían el incremento en los sólidos solubles a una disminución del contenido de agua de los frutos y al aumento de la concentración de azúcares solubles.

## ABSORCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LOS IONES

El hecho de que las altas concentraciones de sales en el suelo constituyen la causa primaria de los daños que ocurren en las plantas en

condiciones salinas, ha servido de fundamento para el desarrollo de diversas investigaciones encaminadas a conocer las regularidades de la acumulación de iones en el organismo vegetal, así como su translocación y localización en las células vegetales.

En este sentido, se ha señalado que la acumulación de iones en las plantas está regulada por dos mecanismos: uno activo, que ocurre a bajas concentraciones de sales (hasta 10 meq.L<sup>-1</sup>) y otro pasivo, a altas concentraciones. A 150 meq.L<sup>-1</sup> de sales en el sustrato, el 70-80 % de los iones que absorbe el sistema radical de las plantas lo hace de forma pasiva (40). Ahora bien, para convivir con la salinidad, las plantas han desarrollado algunos mecanismos que van desde la acumulación de iones en las vacuolas, hasta la activa exclusión de Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> por las células vegetales. En tal sentido, se ha señalado a nivel de especie una estrecha relación entre la tolerancia a la salinidad y la exclusión de sales, así como la habilidad para restringir la absorción de iones salinos y su transportación desde la raíz al tallo (41).

Como se sabe, la célula puede presentar numerosos lugares de acción primaria de los agentes estresantes. Las membranas y el núcleo constituyen sin duda puntos clave, aunque resultan de gran importancia las interacciones de estos sobre la estructura y las propiedades de la pared celular (42). Sobre este aspecto, en condiciones salinas, se ha observado un incremento marcado en la permeabilidad de las membranas y la penetrabilidad del protoplasma, con una marcada absorción de Na<sup>+</sup> y desprendimientos de Ca<sup>+</sup> y proteínas, por lo que se ha sugerido que los cationes salinos univalentes rompen el enlace del Ca<sup>+</sup> con las proteínas estructurales y solubles en las células, lo que se refleja en las propiedades del citoplasma (43).

De hecho, en el conocimiento actual, la estructura y función de las membranas (44) muestran una fina

ordenación molecular capaz de captar selectivamente unas sustancias respecto a otras, de recibir, traducir y amplificar señales, de regular vectorialmente el flujo y la concentración de las diversas sustancias, por medio de sistemas de bombas y transportadores, de disponer de canales iónicos específicos con "puertas" de regulación fisiológica de flujo y de poseer una compleja ordenación de potenciales de membranas, entre otras características.

Cabe significar dentro de este contexto, que muchos agentes estresantes ocasionan similares alteraciones estructurales, fisiológicas e incluso bioquímicas, que conllevan a fuertes implicaciones metabólicas y ocasionan una reducción del crecimiento. Dentro de estas se distinguen los efectos primarios que muchas de ellas producen sobre la pared celular, la integridad de las membranas, la cadena de transporte electrónico y la actividad enzimática.

En cuanto a la distribución de los iones en los diferentes órganos de las plantas, se ha indicado (45) en el cultivo de la soya una mayor acumulación de Cl<sup>-</sup> y K<sup>+</sup> en las hojas, seguido del tallo y luego en la raíz, mientras que el Na<sup>+</sup> se acumula más en el tallo, seguido de la raíz y luego en las hojas, lo que coincide con varios autores que plantean mayor acumulación de Na<sup>+</sup> en el tallo en relación con la raíz y las hojas (41). En tal sentido, se ha postulado una teoría conocida como la teoría de reabsorción de sodio (46), sobre el papel de las células del parénquima del tallo en la absorción de este elemento y su posterior exclusión desde las hojas. Vale señalar que la mayor acumulación de Na<sup>+</sup> se produce en las hojas más viejas y fundamentalmente en las vacuolas, lo que es considerado un mecanismo de tolerancia frente al estrés (3).

La gran diversidad de experimentos realizados con diferentes especies vegetales en Cuba (22, 25, 47), han demostrado que en condiciones de estrés salino aumenta la acumulación de Na<sup>+</sup>, disminuye la acumulación de K<sup>+</sup> y Ca<sup>+</sup> y la concentración

de  $Mg^{+}$  no varía en las hojas de las plantas. El antagonismo observado entre el  $Na^{+}$  y el  $K^{+}$ , y el  $Na^{+}$  y el  $Ca^{+}$  es asociado a competencias por un mismo sitio de acumulación en las células vegetales (48). De aquí que es lógico que un posible efecto específico del sodio sobre el contenido de potasio y calcio en los diferentes órganos de las plantas, debe ser considerado como la causa de mayor peso de los perjuicios del crecimiento y el rendimiento de los cultivos, máxime si se tiene presente que el  $K^{+}$  ejerce una función positiva en el metabolismo energético y en los hidratos de carbono e influye notablemente en la síntesis de las proteínas encargadas del crecimiento. Por otro lado, se ha planteado que la disminución del potasio foliar en las plantas cultivadas en condiciones salinas puede afectar la fotosíntesis a través de las reacciones de Hill, y la difusión y asimilación del  $CO_2$  en el mesófilo (49).

El  $Ca^{+}$  tiene la función de regular el metabolismo celular y proteger las membranas del daño inducido por el estrés (41). Al  $Ca^{+}$  se le atribuye además un papel fundamental como segundo mensajero, en la respuesta de las plantas a estrés abióticos (50), ya que puede unirse con algunos compuestos como las calmodulinas y desencadenar una cascada de eventos regulatorios.

Ahora bien, sobre la relación entre la absorción y acumulación de iones con la tolerancia varietal, los resultados son contradictorios (33). De aquí que algunos autores (4, 24, 40) han señalado que la tolerancia de las plantas depende más de la capacidad *buffer* de mantener a un nivel normal el metabolismo durante una alta acumulación de iones en las células, que de la posibilidad de regular su acumulación.

## RELACIONES HÍDRICAS

El hecho de que, en condiciones salinas, la disponibilidad de agua para las plantas disminuye y éstas se vean obligadas a vivir en condiciones de sequía fisiológica, ha

motivado el desarrollo de un número de investigaciones importantes encaminadas a dilucidar el efecto de la salinidad en sus relaciones hídricas.

Los resultados obtenidos en esta dirección indican que las plantas cultivadas en medio salino muestran un menor contenido total de agua, menor contenido relativo de agua en las hojas y menor transpiración que las cultivadas en condiciones normales (25), lo que señala que en tales condiciones las plantas no hacen una efectiva absorción del agua.

En relación con estas variables, se ha observado una mayor afectación en la transpiración con respecto al resto, lo cual pudiera ser interpretado como un mecanismo de defensa que usan las plantas para compensar las pérdidas del agua ya absorbida por las raíces, debido al incremento de la presión osmótica del medio (31).

Algunos autores (23, 41) han señalado disminuciones significativas en el contenido relativo de agua, los potenciales hídrico y osmótico, en la conductancia estomática y la transpiración de las hojas, así como en la conductividad hidráulica de las raíces de plantas de tomate cultivadas bajo estrés salino.

Conjuntamente con la disminución de la transpiración, se han observado disminuciones significativas en la productividad del proceso de transpiración y el uso eficiente del agua (29), lo que puede estar condicionado por una disminución en el nivel de los procesos de síntesis en el metabolismo y una menor efectividad del agua transpirada para la formación de nuevas sustancias orgánicas.

Por otra parte, las relaciones hídricas y sus variaciones en las plantas guardan estrecha relación con las propiedades osmóticas de las células. Al mismo tiempo, la osmorregulación es la propiedad que mantiene en un nivel metaestable el equilibrio en el medio interior celular, necesario para el metabolismo

y el normal funcionamiento del organismo.

Diversos autores en Cuba (7, 23) y en el extranjero (3) han señalado que la salinidad reduce el potencial hídrico, aunque la acumulación foliar de los distintos iones hace descender de forma paralela el potencial osmótico, produciéndose un reajuste osmótico que mantiene la turgencia foliar. En tal sentido, se ha sugerido (41, 51) que la salinidad provocó incrementos en la concentración de prolina y en los azúcares reductores y totales en plantas, lo que favoreció el ajuste osmótico y la estabilización celular, permitiéndole evitar la deshidratación y mantener un crecimiento adecuado.

## FOTOSÍNTESIS

El proceso fotosintético de las plantas es la principal y única fuente de transformación de las sustancias orgánicas a partir de los productos inorgánicos, y su estudio bajo estrés salino ha recibido una especial atención por diferentes investigadores en el mundo (4, 29, 52).

El área foliar y la tasa de asimilación neta, que constituyen los principales indicadores que determinan la productividad de los cultivos, por su protagonismo en la realización de la fotosíntesis se ven fuertemente afectados en las plantas cultivadas en presencia de salinidad y en estrecha relación con el grado de tolerancia de las especies y variedades (29). El primero como consecuencia de las afectaciones que se producen en el crecimiento de las plantas y el segundo debido a variaciones en la relación entre la intensidad de la fotosíntesis y la intensidad respiratoria en tales condiciones.

Ahora bien, los cambios que produce la salinidad en el mecanismo de apertura y cierre de los estomas es otra de las causas que pueden afectar la fotosíntesis en tales condiciones. Al respecto se ha señalado (53) en la especie *Phaseolus vulgaris*, que a pesar de mostrar una alta turgencia foliar, la fotosíntesis se redujo en un 30 % a

70 mol.m<sup>-3</sup> de NaCl, debido al cierre de los estomas.

Por otra parte, la fotosíntesis se realiza en las plantas a través del funcionamiento de la clorofila, que es el pigmento que forma un complejo lipo-proteínico con los estromas de los cloroplastos.

Varios autores (4, 49, 54) han planteado que una de las causas de la disminución de la intensidad de la fotosíntesis bajo estrés salino, lo constituye la disminución de la concentración de pigmentos en las hojas de las plantas. En un experimento en el cultivo del arroz se señalaron afectaciones marcadas en la concentración de pigmentos por efecto de la salinidad y atribuyeron tales afectaciones a la destrucción de la estructura de las membranas de los cloroplastos donde se localiza la clorofila, a variaciones en la actividad de la enzima clorofilasa y a perjuicios en la síntesis de las enzimas que intervienen en su biosíntesis (31).

Otra de las causas que pueden afectar la actividad fotosintética puede ser la inhibición de la movilización metabólica y el transporte de los productos primarios (ácidos orgánicos, azúcar y aminoácidos) de la fotosíntesis y relacionado con esto el suplemento a las células asimilativas de dichos productos. En condiciones salinas, se ha observado un incremento notable de la concentración de azúcares, conjuntamente con una disminución de la concentración de almidones y un aumento de los ácidos orgánicos (41, 49).

## METABOLISMO DEL NITRÓGENO

El metabolismo de los compuestos nitrogenados y, en primer lugar, de las proteínas juega un importante papel en el intercambio de sustancias y en gran medida determina la productividad de las plantas. Al mismo tiempo, sobre el carácter y la intensidad del metabolismo de este grupo de compuestos, los factores adversos del medio, in-

cluida la salinidad, ejercen una influencia marcada (15, 55, 56).

En condiciones salinas, en primer lugar, disminuye la absorción del nitrógeno en los estadios iniciales del desarrollo de las plantas, pero con el transcurso del ciclo, las diferencias con respecto a las plantas controles desaparecen y al final estas muestran los mayores contenidos del elemento (34, 57, 58). Así mismo, este autor señaló que la acumulación de nitrógeno aumenta más rápido en la raíz que en las hojas y que la relación en la concentración de nitrógeno hoja/raíz es menor bajo estrés salino. Este hecho, a nuestro criterio, puede ser una medida indirecta de la disminución del transporte del elemento absorbido desde la raíz a los órganos aéreos.

Así mismo, diversos autores han señalado que la salinidad frena la reducción del nitrato y aumenta su acumulación en las raíces, como consecuencia de la disminución que se produce en la actividad de la enzima nitrato-reductasa (15, 54, 59), a diferencia de otras enzimas involucradas en el metabolismo del nitrógeno, específicamente con la asimilación del amonio, como la glutamina sintetasa (GS) y la glutamata sintasa (GOGAT) que se incrementan. En tal sentido, se señaló (60) que la capacidad de incorporar amonio en tales condiciones, puede representar un mecanismo homeostático importante frente al estrés.

Sobre la acumulación de los compuestos nitrogenados, diversos autores (15, 55, 61) coinciden en afirmar que bajo estrés de salinidad aumenta la concentración de aminoácidos libres, específicamente la alanina, arginina, prolina y putrescina; los aminoácidos no proteicos (citrulina y ornitina), las amidas (glutamina y asparagina), diaminas (agmatina, putrescina y N-carbamoylputrescina) y poliaminas (espermidina y espermina) (54, 56, 60, 62).

Ahora bien, sobre las funciones de estos compuestos en las plantas cultivadas en condiciones salinas,

los conocimientos existentes son aún limitados, aunque existen evidencias del papel de la putrescina en el mantenimiento del balance iónico de las células de la prolina y la betaína en la osmorregulación del potencial hídrico celular, en la protección contra la desnaturalización de las enzimas, en el secuestro de los radicales libres y conjuntamente con la arginina y amidas, como reservas de carbono y nitrógeno para el crecimiento de las plantas en condiciones adversas (54, 56, 59, 60).

A pesar de que la concentración de proteínas solubles aumenta en condiciones de estrés salino (63, 64), su síntesis, como eslabón fundamental de la cadena de reacciones sintéticas en el metabolismo del nitrógeno, se debilita (65), siendo más inhibida la síntesis en la raíz en relación con el tallo. Dichos autores coinciden en afirmar que tal comportamiento puede ser atribuido a una disminución de la incorporación de los aminoácidos en las proteínas, o de los niveles polirribosomales en ellas. Otros autores han planteado lo contrario, de que la síntesis proteica en tales condiciones se incrementa (59, 64).

En tal sentido, se ha sugerido que las plantas (66) parecen expresar clases de proteínas específicas al tipo de estrés a que están sometidas. Así según estos autores, la aparente diferencia en la respuesta de las plantas a los distintos factores estresantes, puede reflejar la necesidad que estas tienen, como organismos no móviles, de mantener una respuesta altamente refinada ante cada una de la amplia gama de estrés, a las cuales estas se encuentran rutinariamente expuestas. Ahora bien, ya se cuenta con evidencias de la síntesis de este tipo de proteína por efecto del estrés salino en diversas especies vegetales y que son conocidas como "osmotinas"; estas parecen ser muy similares a las sintetizadas por choques térmicos (proteínas *heat shock*) (67). Así, algunos investigadores (66, 68), incluso más recientemente (69) se han encontrado pro-

teínas de 26 y 22 KDa, respectivamente asociadas a la respuesta al estrés por salinidad en células de cítricos, tomate y rábano.

Sin embargo, a pesar de la posible abundancia de las osmoproteínas de bajo peso molecular en las plantas, no se cuenta hasta el momento con un modelo suficientemente fuerte que explique la función biológica de ellas, aunque se presupone que ellas pueden tener una función estructural en las células estresadas. De hecho, se ha planteado por los autores ya citados, que estas se encuentran asociadas con algunos compartimentos celulares durante la respuesta al *shock* salino (núcleo, ribosoma, retículo endoplasmático, mitocondrias, etc.); así se le atribuyen además otras funciones, dentro de las cuales se ha indicado que estas pudieran estar implicadas en las interacciones proteicas que protegen a las proteínas precursoras y(o) mantienen las estructuras desplegadas en forma correcta, hasta que estas alcancen el sitio de inserción en la membrana, llamándosele a esta función general como "chaperonas", ya que asegura que se produzca correctamente el plegamiento de ciertas cadenas polipeptídicas y su reunión en estructuras oligoméricas.

Estudios detallados al respecto han indicado que estas proteínas forman agregados citoplasmáticos durante la respuesta al estrés salino, que se concentran en la región perinuclear y que están asociados a los ARN mensajeros, con lo cual estos ejercen una función protectora (70, 71).

De cualquier forma, tanto los procesos de inducción como de recuperación en la respuesta al estrés salino pueden ser en algunos casos rápidos y jugar un rol importante en la supervivencia de las plantas en tales condiciones. Es por ello que si (42, 71) la respuesta en la síntesis de estas proteínas en diversos organismos es homeostática y tiene como objetivo corregir o proteger de anomalías en los procesos celulares, muestran una alta esta-

bilidad como sistema genético en el curso evolutivo.

No obstante lo planteado, aún permanecen muchas cuestiones por dilucidar en torno a estas fosfoproteínas, por lo cual se impone continuar los esfuerzos encaminados a lograr mayores progresos en el entendimiento de estos fenómenos a nivel celular en particular y en general de la respuesta de las plantas a nivel de organismo, como una vía para la utilización de la ingeniería genética en la solución de los serios efectos que provoca la salinidad en la producción alimentaria.

Ahora bien, se han observado además variaciones en las fracciones proteicas en las células, observándose una mayor abundancia de las fracciones solubles en agua y alcohol, a las cuales se les atribuyen importantes funciones en la protección de las células. Así, se ha indicado que las fracciones proteicas solubles en agua incrementan la resistencia del protoplasma y la capacidad de retención de agua por la célula (72) y que las solubles en alcohol protegen al ADN (69).

Una de las propiedades fundamentales de muchas de las proteínas es su actividad enzimática. En tal sentido, en condiciones de estrés salino, se ha observado que al debilitarse la actividad de algunas enzimas, frecuentemente las reacciones son catalizadas por otras derivadas, lo que sugiere que muchos de estos cambios de la actividad enzimática constituyen respuestas adaptativas, que favorecen una protección inespecífica de los daños celulares causados por la toxicidad de los iones (18, 73).

## **METABOLISMO DEL FÓSFORO**

Al estudio del metabolismo del fósforo en plantas cultivadas en condiciones de salinidad, se le atribuye una importancia capital, dado que constituye el centro de intercambio metabólico del organismo, por su participación en la transformación de

todas las sustancias orgánicas y en el intercambio energético.

Así, se ha señalado que en condiciones de estrés salino, su absorción por las plantas varía a través del ciclo de cultivo, de forma similar al nitrógeno. Al inicio del desarrollo de las plantas disminuye, luego las diferencias con respecto a las plantas controles desaparecen y al final la concentración es mayor en las plantas cultivadas bajo estrés (58,74). Tal comportamiento dinámico pudiera estar relacionado con las afectaciones que ocurren en el crecimiento y desarrollo de las plantas, en la restructuración del metabolismo y en su capacidad de adaptación al estrés.

En relación con los compuestos organofosforados, existen evidencias que en condiciones salinas disminuye la concentración de hexofosfatos y la intensidad de utilización del fósforo en la formación de tales compuestos (64, 75); de forma similar se ha observado una disminución marcada en la concentración de los lípidos y la existencia de interacciones hidrofóbicas en la estructura celular de las membranas, con asociaciones marcadas entre estos y las proteínas (76).

Así mismo, este autor ha planteado que no se han observado variaciones sustanciales en tales condiciones, en la concentración de nucleótidos libres, que son los principales acumuladores de energía química en el organismo vegetal; aunque la relación ATP/ADP varía a favor de la disminución de la cantidad de trifosfato e incremento del di- y el monofosfato. Al mismo tiempo, se incrementa la actividad de la enzima ATP-asa, encargada de la hidrólisis de estos compuestos y del fosfato libre.

Además, en tal sentido se ha señalado (61) que la salinidad afectó la actividad de las enzimas: fosfatasa ácida y alcalina, pirofosfatasa y fitasa, disminuyendo la disponibilidad de fosfato y energía para la respiración.

Dado que el funcionamiento de los ácidos nucleicos facilita el con-

trol genético y la regulación de los procesos metabólicos en las plantas, su estudio en condiciones de estrés salino ha llamado la atención a diversos investigadores en el mundo. La mayoría de las referencias consultadas señalan que en tales condiciones disminuye la concentración y la actividad funcional del ARN y el ADN (77). De acuerdo con este y otros autores (64, 76), la disminución del ADN pudiera ser una consecuencia de su estabilización por las proteínas. De hecho, existen evidencias del fortalecimiento de los enlaces entre los histones y el ADN nuclear y un incremento en la cantidad de proteínas de los histones en las células, que actúan como un termómetro celular, regulando su estabilidad y síntesis.

Las variaciones anteriormente mencionadas que ocurren en el complejo cromatídico del núcleo de la célula, por una parte, incrementan la resistencia estructural del ADN frente al estrés y, por otra, disminuyen su actividad funcional, como regulador del metabolismo (64, 71, 76, 77). Conjuntamente con esto, se ha observado una disminución de la inclusión de la adenina marcada con  $^{14}\text{C}$  en el ARN y en la relación ARN/ADN (77), lo que indica una disminución de la actividad funcional del ADN en la síntesis matricial del ARN.

Finalmente, la salinidad inhibe la actividad proteolítica del ARN, en estrecha relación con un incremento en la actividad de la enzima ARNasa (55).

## RESPIRACIÓN

La energía de los enlaces químicos necesaria para que las plantas realicen todas sus reacciones de síntesis, se realiza en las plantas a través del proceso de fosforilación. El peso fundamental dentro de este proceso le corresponde a la oxidación de los sustratos orgánicos, o sea, a la respiración. Es por ello que para caracterizar el balance energético de las plantas, es importante considerar la intensidad respiratoria y su efectividad energética.

Sobre este aspecto la bibliografía es abundante y prácticamente coincidente en afirmar que la salinidad inhibe la respiración y su efectividad energética en las plantas (31), debido fundamentalmente a una alta concentración de radicales libres en las células y a daños en el transporte de electrones por una alta concentración de iones tóxicos en ellas. La disminución observada en la efectividad energética de la respiración, pudiera ser otra de las causas de la baja intensidad de los procesos de síntesis del metabolismo y las afectaciones que ocurren en la acumulación de sustancias orgánicas. Un papel fundamental en esto último lo juega la mayor utilización de estas sustancias en calidad de sustrato, para la oxidación durante la respiración de las plantas en condiciones de estrés salino.

En relación con el comportamiento varietal, es necesario destacar que en condiciones salinas las variedades susceptibles se caracterizan por mantener una mayor absorción de oxígeno que las tolerantes, dado por la velocidad con que estas degradan sus compuestos de reserva en el proceso de aclimatación a las condiciones adversas, utilizando toda su energía en el mantenimiento de su metabolismo (31, 78).

## CONSIDERACIONES FINALES

En general, la bibliografía consultada señala que la salinidad puede provocar en las plantas perturbaciones metabólicas y lesiones bioquímicas, que conllevan a la acumulación de compuestos tóxicos y deficiencias de metabolitos esenciales, cambios en la permeabilidad de las membranas, afectar la fotosíntesis y respiración, así como necrosis parciales, defoliaciones e incluso causar su muerte.

En resumen, de lo consultado se deduce que la respuesta de las plantas a la salinidad parece presentar dos fases: una respuesta inicial, relativamente intensa y transitoria, que debe ser atribuida principalmen-

te al componente osmótico y una segunda fase, probablemente solapada por la anterior, que depende en mayor medida de la acumulación de iones tóxicos. La exposición de las plantas a condiciones adversas provoca en primer lugar la inhibición del crecimiento vegetal, como consecuencia del descenso en el potencial hídrico del suelo. Durante este período el estrés originado se debe fundamentalmente a la presencia de sal en el exterior de las plantas y no en su interior. En esta primera fase, la reducción del crecimiento parece estar regulada por señales inhibitorias, como la acumulación rápida de hormonas vegetales que se originarían principalmente en las raíces. En estas condiciones, las distintas señales podrían transportarse hasta las hojas, induciendo respuestas generales de adaptación al estrés, como son el cierre estomático o la acumulación de osmolitos compatibles como la prolina. Estas respuestas frenan el metabolismo pero permiten a la planta seguir creciendo. Cuando la concentración de iones tóxicos alcanza niveles elevados en las hojas se producen respuestas drásticas, como la abscisión de hojas que parecen relacionarse en mayor medida con los efectos específicos de la acumulación de sal en el interior de las hojas. La regulación hormonal de estas respuestas fisiológicas está siendo objeto de estudio en la actualidad por diferentes grupos de investigación en el mundo.

A nuestro criterio, unido al de varios autores (64, 71), para el futuro existen dos áreas de investigación, en las que se deberá trabajar con mayor atención: cómo los iones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  acumulados en las hojas viejas afectan la formación de las nuevas y cómo las propiedades de la membrana controlan el transporte de dichos iones a través del plasmalema y los tonoplastos. La primera podría hacer avanzar en el conocimiento básico de los mecanismos que controlan la división y expansión celular, y guiar a los genetistas y mejoradores en desa-

rollar técnicas rápidas de *screening*, que pueden ser particularmente útiles en especies perennes, donde la respuesta en crecimiento no es fácil de medir en períodos cortos de tiempo. La segunda área de investigación abriría las posibilidades a la aplicación de la ingeniería genética, para incrementar la tolerancia de las plantas al estrés. La biología molecular será más productiva si se dirige a las proteínas de las membranas que afectan el transporte de sales hacia la raíz, al mismo tiempo hacia las células que discriminan entre las moléculas de agua o iónicas en la solución del suelo, o a las células que modifican la composición de la savia xilemática que fluye a través de las hojas. Los próximos avances en los estudios de la respuesta de las plantas al estrés salino (71, 79), se lograrán cuando se pueda manipular a nivel molecular la expresión y estructura de dichas proteínas, más que en el control del transporte de sales a través de las membranas.

En base a todo lo planteado, se impone continuar los esfuerzos encaminados a lograr mayores progresos en el entendimiento de los procesos fisiológicos de las plantas cultivadas en condiciones de estrés salino, con el propósito de completar los métodos agronómicos de evaluación y selección de variedades tolerantes al estrés, contribuir a un mejor manejo de los cultivos en las áreas afectadas y de hecho aumentar sus rendimientos hasta niveles económicamente viables.

## REFERENCIAS

- Rivero, L.; Galvez, V.; Navarro, N.; Sánchez, I.; Ortiz, C.; Otero, L. y Hernández, A. Sistema de información y monitoreo para la toma de decisiones en la lucha contra la salinización de los suelos y el deterioro del medio ambiente en cuencas hidrográficas. Taller Nacional ABIOTIC-(2001:dic.13-14: Bayamo), 2001.p.10-11
- González, L. M. Extent, cause and management of salt affected soils in Cuba. FAO. *Newsletter on Sustainable Productive Use of Salt Affected Habitats*, 2000, vol. 4, p. 8-11.
- Gómez-Cadena, A. /et al./ Alteraciones en la fisiología de los cítricos inducidas por salinidad. *Levante Agrícola*, 2001, vol. 356, p. 187-193.
- Storey, R. y Walker, R. Citrus and salinity. *Scientia Horticulturae*, 1999, vol. 78, p. 39-81.
- Amor, F. M. del, Martínez, V. y Cerdá, A. Optimización del manejo de aguas salinas en el cultivo del tomate en invernadero. *Agrícola Vergel*, 2001, vol. 239, p. 588-592.
- Garrido, C. J. /et al./ Efecto de la salinidad en el rendimiento y calidad del fruto de pimiento California. *Agrícola Vergel*, 2001, vol. 238, p. 533-539.
- Dell'Amico, J. /et al./ Efecto de la salinidad sobre las relaciones hídricas del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) cultivar INCA9-1. *Cultivos Tropicales*, 1996, vol. 17, no. 3, p.22-25.
- González, L. M. y Ramírez, R. La absorción de agua por las semillas de arroz a altas concentraciones salinas, como posible indicador de la tolerancia varietal. *Cultivos Tropicales*, 1999, vol. 20, no. 1, p. 31-34.
- Murillo, A. /et al./ Salt-tolerance of cowpea genotypes in the emergence stage. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 2001, vol. 41, p. 1-8.
- Cherpenia, L. P. y Leonova, T. G. Influencia de altas concentraciones de NaCl y Na SO durante la imbibición de las semillas sobre el posterior crecimiento y rendimiento de la cebada. *Fisiologuia Rasteniii*, 1988, vol. 35, no. 2, p. 355-360.
- Ray, N. y Kaddar, V. K. A study on the effects of soil salinity, sodicity and their combinations on early seedling growth in wheat. *Journal of Environmental Biology*, 1995, vol. 16, no. 3, p. 193-199.
- Marín, E. /et al./ Influencia de la salinidad sobre la absorción de agua por las semillas de arroz. *Centro Agrícola*, 1994, vol. 2, p. 40-45.
- Murillo, A. /et al./ Screening and classification of cowpea genotypes for salt-tolerance during germination. *PHYTON, International Journal of Experimental Botany*, 2000, vol. 67, p. 71-84.
- González, L. M. /et al./ Variabilidad intervarietal del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) durante la germinación y el crecimiento de las plántulas en condiciones salinas. *Cultivos Tropicales*, 1999, vol. 20, no. 1, p. 47-50.
- Echevarría, I.; Reynaldo, I. y Mainardi, S. Some aspects of nitrogen metabolism in rice seeds germinating at two NaCl concentrations. II. Pokkaly variety. *Cultivos Tropicales*, 1996, vol. 17, no.1, p. 20-23.
- Murillo, A. /et al./ Path analysis of cowpea early seedling growth under saline conditions. *PHYTON, International Journal of Experimental Botany*, 2000, vol. 67, p. 85-92.
- González, M. C. Comportamiento in vivo e in vitro de dos variedades de arroz frente al estrés salino. Taller Nacional ABIOTIC-(2001 dic.13-14 : Bayamo), 2001.
- Milanés, I. y González, L. M. Cambios en la actividad de las enzimas peroxidasa, catalasa y alfa-amilasa en semillas de arroz durante la germinación en condiciones salinas. *Centro Agrícola*. 1999, vol. 262, p. 73-76.
- González, M. C. y García, A. Determinación de posibles marcadores morfológicos para la selección temprana de genotipos de arroz tolerantes a la salinidad. *Cultivos Tropicales*, 1997, vol. 18, no. 3, p. 87-90.
- González, L. M.; Zamora, A. y Céspedes, N. Tolerancia a la salinidad en cultivares de *Vigna unguiculata* (L.) Walp durante las etapas iniciales del crecimiento de las plantas. *Alimentaria*, 2000, vol. 314, p. 105-108.
- Moya, J. L.; Primo-Millo, E. y Talon, M. Morphological factors determining salt-tolerance in citrus seedlings: the shoot to root ratio modulates passive root uptake of chloride ions and their accumulation in leaves. *Plant Cell and Environment*, 1999, vol. 22, p. 1425-1433.
- López, R.; González, L. M. y García, D. Influencia de diferentes niveles de salinidad sobre la inhibición del crecimiento en plántulas de *Phaseolus vulgaris*, L. *Cultivos Tropicales*, 1999, vol. 20, no. 1, p. 27-29.

23. Morales, D. /et al./ Relaciones hídricas en dos especies de tomate sometidas a estrés salino. *Cultivos Tropicales*, 1997, vol. 18. no. 3, p. 36-39.
24. Udovenko, G. V. Resistencia de las plantas cultivadas a la salinidad. Leningrado : Editorial Kolos, 1997. 215 p.
25. González, L. M. y Ramírez, R. Variation in salt-tolerance among rice mutants and varieties based on yield attributes. *IRRI Notes*. 1997, vol. 22, no. 3, p. 18-19.
26. Ramírez, R.; González, L. M. y López, R. Afectaciones por salinidad en plántulas de *Centrosema pubescens* y *Stylosanthes guianensis*. *Pastos y Forrajes*, 1999, vol. 22, p. 115-121.
27. Saborit, G. /et al./ Influencia de la salinidad del medio de cultivo sobre la micropropagación de especies vegetales. Informe final de Resultado. IIA "Jorge Dimitrov", 1998. 27 p.
28. Chartzoulakis, K. y Klapaki, G. Response of two greenhouse pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stage. *Scientia Horticulturae* 2000, vol. 86, p. 247-260.
29. Torres, W. Gas exchange in rice (*Oryza sativa* L.) plants under NaCl stress conditions. *Cultivos Tropicales*, 1996, vol. 17, no. 1, p. 24-26.
30. Dell'Amico, J. /et al./ Variaciones en el contenido de solutos orgánicos en hojas y raíces de plantas de tomate cultivadas en condiciones de salinidad. *Cultivos Tropicales*, 1998, vol. 19, no.3, p. 15-18.
31. González, L. M. y Ramírez, R. Respiración, relaciones hídricas y concentración de pigmentos en plántulas de arroz cultivadas en condiciones salinas. *Cultivos Tropicales*, 1999, vol. 20, no. 1, p. 35-37.
32. García, A. B. /et al./ Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. *Plant Physiology*, 1997, vol. 115, p. 159-169.
33. Poljakoff-Mayber, A. y Lerner, H. Plants in saline environments. En: *Handbook of Plant Crops Stress*. Marcel Dekker, 1993. p. 65-96.
34. Cornillón, P. y Pailloix, A. Influence of sodium chloride on the growth and mineral nutrition of pepper cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, 1997, vol. 20, p. 1085-1094.
35. González, L. M.; Zamora, A. y Céspedes, N. Análisis de la tolerancia a la salinidad en variedades de *Vigna unguiculata* (L.) sobre la base de caracteres agronómicos, la acumulación de iones y el contenido de proteína. *Cultivos Tropicales*, 2000, vol. 21, no. 1, p. 47-52.
36. Kreij, C. de. Production, blossom end rot and cation uptake of sweet peppers as affected by sodium, cation rate and EC of the nutrient solution. *Gaterbauwissenschaft*, 1999, vol. 64, p. 158-164.
37. Taddese, T.; Nichols, M. A. y Fisher, K. J. Nutrient conductivity effects on sweet pepper plants grown using nutrient film technique.1. Yield and fruit quality. New Zealand. *Journal of Crop and Horticultural Science*, 1999, vol. 1, p. 27-32.
38. Amor, F. M del. Respuesta a la salinidad en los cultivos sin suelo de melón (*Cucumis melo* L.) y tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill). [Tesis de grado]; Universidad de Murcia, 1999. 150 p.
39. Petersen, K. K.; Willumsen, J. y Kaack, K. Composition and taste of tomatoes as affected by increased salinity at different salinity sources. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 1998, vol. 73, p. 205-215.
40. González, L. M. Uso de la radioinducción de mutaciones en la obtención de genotipos de arroz tolerantes a la salinidad. [Tesis de grado] ; IIA "Jorge Dimitrov", Bayamo, 1996. 100 p.
41. Dell'Amico, J. /et al./ Inorganic solute content in tomato plants cultivated under salinity conditions. *Cultivos Tropicales*, 1997, vol. 18, no. 2, p. 11-15.
42. Iglesias, L. Revisión sobre diversos aspectos relacionados con la tolerancia al estrés de calor en plantas. *Cultivos Tropicales*, 1994, vol. 15, no. 2, p. 99-107.
43. Ding Lei y Zhu, J. K. Uptake in the NaCl-hypersensitive sos1 mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 1997, vol. 113, p. 795-799.
44. Jacoby, B. Mechanism involved in Salt tolerance by plants. En: *Handbook Of Plant Crops Stress*. Marcel Dekker, 1993, p. 97-123.
45. Velagaleti, R. y Schweitzer, S. General effect of salt-stress on growth and symbiotic nitrogen fixation in soybean. En: *Handbook of Plant Crops Stress*. Marcel Dekker, 1993. p. 461-472.
46. Lauchli, A. Salt exclusion: An adaptation of legumes for crops and pastures under salinity conditions. En: *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for crop improvement* New York : Wiley and Sons, 1984. p. 171-187.
47. González, L. M. /et al./ Crecimiento, frecuencia estomática, rendimiento de materia seca y acumulación de iones en nueve especies de leguminosas pratenses cultivadas en condiciones salinas. *Pastos y Forrajes*, 2000, vol. 23, p. 299-308.
48. López, R. Selección y evaluación de combinaciones rizobio-leguminosa pratense en suelos afectados por salinidad. [Tesis de grado] ; Universidad de Granma, 2001. 100 p.
49. Morinaga, K. y Sykes, S. R. Effect of salt and water stress on fruit quality, physiological responses, macro and micro- element content in leaves of satsuma mandarin trees under greenhouse conditions. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2001, vol. 35, no. 1, p. 53-58.
50. Franco, L. O. /et al./ Effects of CaCl on growth and osmoregulator accumulation in NaCl stressed cowpea seedlings. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 1999, vol. 11, no. 3, p. 145-151.
51. González, L. M. y Labrada, J. Proline content on rice seedlings grown under saline conditions. *IRRI Notes*. 1995, vol. 20, no. 4, p. 14-15.
52. Cho, D. H.; Sasaki, H. e Isli, R. Studies on the salt tolerance in Korean rice cultivars. I. Mechanism of salt tolerance in dry matter production and leaf photosynthesis. *Japan J. of Crop Science*, 1995, vol. 64, no. 3, p. 475-482.
53. Beugnoli, E. y Lauteri, M. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity and carbon isotope discrimination of salt tolerant (*Gosypium hirsutum* L.) and sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) nonhalophytes. *Plant Physiology*, 1986, vol. 95, p. 628-635.
54. Viegas, R. A. y Gomes da Silveira, J. A. Ammonia assimilation and proline accumulation in young cashew plants during long term exposure to NaCl-salinity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1999, vol. 11, no. 3, p. 153-159.

55. Dubey, R. S. Protein synthesis by plants under stressful conditions. En: Handbook of Plant Crop Stress. *Marcel Dekker*, 1993. p. 277-301.
56. Rabe, E. Altered nitrogen metabolism under environmental stress conditions. En: Handbook of Plant Crops Stress. *Marcel Dekker*, 1993. p. 261-276.
57. Gomez da Silveira, J. A. /et al./ Salt-induced decrease in nitrate uptake and assimilation in cowpea plants. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1999, vol. 11, no. 2, p. 77-82.
58. Mariña, C. Efecto de la fertilización nitrogenada sobre algunos aspectos fisiológicos del arroz (*Oryza sativa* L.) en suelos salinizados. [Tesis de Maestría]; Universidad de La Habana, 2001. 80 p.
59. Viegas, R. A.; Melo, A. R. y Silveira, J. A. Nitrate reductase activity and proline accumulation in cashew in response to salt (NaCl) shock. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1999, vol. 11, no. 1, p. 21-28.
60. Roosens, N. H. /et al./ Isolation of the ornithidine-alfa-aminotransferase cDNA and effect of salt stress on ornithidine expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 1998, vol. 117, p. 263-271.
61. Dubey, R. S. y Sharma, K. N. Behaviour of phosphatases in germinating rice in relation to salt-tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1990, vol. 28, p. 17-26.
62. Rangel, C. T. /et al./ Efeito do estresse salino e da prolina exógena em calos de Milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 2000, vol. 12, no. 2, p. 146-1555.
63. Niu, D. K.; Wang, M. G y Wang, Y. F. Plant cellular osmótica. *Acta Biotheoretica* 1997, vol. 45, p. 161-169.
64. Zhu, J. K.; Hasegawa, B. y Bressan, R. A. Molecular aspects of osmotic stress in plant. *Critical reviews in Plant Science*, 1997, vol. 16, p. 253-277.
65. Pesarakli, M. Response of green beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to salt stress. En: Handbook of Plant Crops Stress. *Marcel Dekker*, 1993, p.415-430.
66. Nagao, R. T.; Kimpel, J. A. y Key, J. L. Molecular and celular biology of the heat shock response. *Advance in Genetics*, 1990, vol. 28, p. 235-274.
67. Gaxiola, R. /et al./ A novel and conserved salt-induced protein as an important determinant of salt tolerance in yeast. *EMBO Journal*, 1992, vol. 11. p. 3157-3164.
68. Ben Hayyim, G.; Vaadia, Y. y Williams, B. G. Proteins associated with salt adaptation in citrus and tomato cells. Involvement of 26 Kda polypeptides. *Physiologia Plantarum*, 1989, vol. 77, p. 332-349.
69. López, F. /et al./ Accumulation of a 22 KDa protein and its mRNA in the leaves of *Raphanus sativa* in response to salt stress or water deficit. *Physiologia Plantarum*, 1994, vol. 91, p. 605-614.
70. Lin, C. Y. y Key, J. L. Cell elongation in the soybean root in saline media. The influence of inhibitors of RNA and protein biosynthesis. *Plant and Cell*, 1997, vol. 9, no. 3, p. 553-560.
71. Winicov, I. New molecular approaches to improving salt-tolerance in crop plants. *Annals of Botany*, 1998, vol. 82, p. 703-710.
72. Pavlov, A. P. Intercambio de proteínas en el cultivo del maíz bajo diferentes condiciones de siembra (en ruso). *Boletín del Instituto Superior Agrícola de Boronesh*, 1999, vol. 30, p. 71-80.
73. Lima, G. P. P.; Rossi, C. y Hakvoort, D. M. R. Actividades de peroxidases (EC-1.11.1.7) e tenor de prolina na embriao e cotiledones de feijoleiro (*Phaseolus vulgaris* L.) em condicoes de salinidade. *Scientia Agrícola*, 1999, vol. 26, no. 2, p. 73-76.
74. Khan, M. G.; Silberbush, M. y Lips, S. H. Responses of alfalfa to potassium, calcium, and nitrogen under stress induced by sodium chloride. *Plant Biology*, 1998, vol. 40, no. 2, p. 251-259.
75. Petrosian, G. P. y Saakian, R. G. Sobre la influencia de la salinidad del suelo en la concentración de los compuestos organofosforados en plantas de uva. *Revista Armeniana de Biología*, 1997, vol. 20, no. 1, p. 84-89.
76. Jasova, G. V. Estudio del efecto de la salinidad sobre el metabolismo nitrogenado, fosfórico y energético en plantas con diferentes grados de resistencia. [Tesis de grado]; Universidad Lomonosov, 1998. 232 p.
77. Avilova, L. D. El uso de métodos citoquímicos y de microscopía electrónica en el estudio de los ácidos nucleicos en las raíces de plantas cultivadas en condiciones salinas (en ruso). [Tesis de grado]; Universidad Estatal de Rostov, 1997. 256 p.
78. Bal, A. R. y Dutt, S. K. Screening and physiology for evaluation of different crops in coastal saline soils. *Annual Report. Central Soil Salinity Research Institute*, 1992-1993-1994, p. 108-109.
79. Bonilla, P. S. /et al./ Increasing productivity of saline prone areas using salt tolerant rice varieties. En: Proceedings of the International Workshop on Integrated Soil Management for Sustainable Use of Salt Affected Soils. Bureau of Soils and Water Management. (3: 1999 jul. 26-30 : Quezon), 1999. p. 300-316.

Recibido: 28 de enero del 2002

Aceptado: 16 de julio del 2002