

Reseña bibliográfica

ASPECTOS GENERALES SOBRE LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LAS PLANTAS CULTIVADAS

L. M. González[✉], María C. González y R. Ramírez

ABSTRACT. This paper discusses some general aspects about salinity tolerance in cultivated plants, and the national and international results obtained on the evaluation and selection methods, the agronomical ways to act in the plant under stress conditions and the genetical breeding for this character. The possible protocols to be followed to apply molecular markers in the genetic breeding for salinity stress is also recommended. It is concluded that if it is possible to deepen on the different levels of plant organism, it will be able to reach a better understanding of the salt-tolerance regulating mechanisms and to make more efficient the evaluation and selection works of more tolerant species and varieties, as well as to increase the genetic diversity through the development of new genetical programs by using advanced techniques, that undoubtedly will be shown by a higher food production in salt-affected areas.

RESUMEN. En el presente trabajo se recogen y se discuten algunos aspectos generales sobre la tolerancia a la salinidad en las plantas cultivadas, y los resultados que a nivel nacional e internacional se han obtenido sobre los métodos de evaluación y selección, las vías fitotécnicas para actuar sobre la planta en condiciones de estrés y la mejora genética para dicho carácter. Se recomiendan, además, los posibles protocolos a seguir para el empleo de los marcadores moleculares en la mejora genética para estrés salino. Se concluye que en la medida en que se logre profundizar en los diferentes niveles del organismo vegetal, se podrá alcanzar una mayor comprensión de los mecanismos que regulan la tolerancia a la salinidad y hacer más eficiente los trabajos de evaluación y selección de las especies y variedades de mayor grado de tolerancia, así como incrementar la diversidad genética a través del desarrollo de programas de mejora con el empleo de técnicas avanzadas, lo que sin duda se reflejará en una mayor producción de alimentos en áreas afectadas por salinidad.

Key words: salinity, salt tolerance, plant breeding, genetic markers

Palabras clave: salinidad, tolerancia a la sal, fitomejoramiento, marcadores genéticos

INTRODUCCIÓN

Existe una amplia distribución de los suelos salinos y salinizados a nivel mundial, destacándose que estos ocupan entre un 40-50 % de toda el área del planeta. Al respecto se ha planteado que su extensión crece a razón de 3 ha.min⁻¹ y que actualmente se contabilizan alrededor de 953 millones de ha en diferentes regiones del mundo (1). Cuba, que tiene una superficie agrícola de alrededor de 7.08 millones ha, pre-

senta cerca de un millón de hectáreas afectadas y cerca de 1.5 millones presentan problemas potenciales de salinización (2). Tal situación, unida a los estragos que causa a la agricultura mundial, han obligado a los investigadores a desarrollar métodos sostenibles para su uso y rehabilitación, dándole especial atención al uso de especies y variedades de plantas tolerantes a la salinidad, como una de las vías económicas para incrementar la productividad de los cultivos en dichas condiciones (1, 2, 3, 4).

En tal sentido, diversos autores (5, 6) sostienen que maximizar la tolerancia a la salinidad en especies cultivables es un componente importante en los sistemas integrados de cultivo en áreas afectadas por el estrés, y que a pesar de que esta temática ha sido objeto de múltiples investigaciones, particularmente en

los últimos 30 años, los resultados que se tienen no cumplen todas las expectativas y se tendrá que seguir trabajando en la mejora genética para dicho carácter.

Los grandes avances alcanzados en el campo de la biología molecular, particularmente con la introducción de la tecnología del ADN recombinante en diversos estudios de plantas, han posibilitado alcanzar una mayor comprensión de hechos tan relevantes como la organización del genoma vegetal y los mecanismos de regulación genética. Este último aspecto adquiere una connotación particular en la actualidad, por cuanto se ha planteado (7) que la respuesta de las plantas ante el estrés salino se encuentra más bien condicionada por cambios en los mecanismos de regulación genética y no tanto por la presencia o ausencia de determinados genes estructurales.

Dr.C. L. M. González, Investigador Auxiliar y R. Ramírez, Investigador del Laboratorio de Técnicas Nucleares, Instituto de Investigaciones Agropecuarias "Jorge Dimitrov", Gaveta Postal 2140, Bayamo 85100, Granma; Dr.C. María C. González, Investigador Titular del Departamento de Genética y Mejoramiento Vegetal, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, La Habana, CP 32 700.

✉ dimitrov@granma.inf.cu

Es objetivo del presente trabajo examinar algunos aspectos generales relacionados con la tolerancia a la salinidad en las plantas cultivadas y los principales avances obtenidos en la mejora genética para dicho carácter.

LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD EN LAS PLANTAS CULTIVADAS

La tolerancia es una propiedad desarrollada por las plantas durante el proceso evolutivo, para poder perpetuar la especie en condiciones donde se producen estrés climáticos o edáficos constantes, o que se repiten periódicamente. Los ejemplares que no se adaptan a esas condiciones adversas se eliminan de la población, mientras que se conservan y dan descendencia los que logran sobrevivir, hasta que aparecen organismos adaptados a la situación de estrés. Esa adaptación se fija genéticamente y se trasmite de generación en generación, asegurando la supervivencia de la especie que conforma una población más tolerante (8, 9, 10). Por esta causa, en las regiones con condiciones ecológicas difíciles han aparecido, por la acción de la selección natural, plantas con una elevada tolerancia a los factores característicos de cada región; por ejemplo, formas tolerantes a la salinidad han aparecido en los Valles del Cercano y Medio Oriente, donde los suelos salinos son más frecuentes (11, 12), lo que reafirma la notable flexibilidad que muestran las plantas ante la amplia diversidad de ambientes, incluidos aquellos realmente hostiles en que estas pueden llegar a crecer y perpetuarse.

Las características de tolerancia son potenciales; no es posible descubrirlas en condiciones óptimas de crecimiento y se evidencian sólo cuando actúan sobre la planta los factores adversos del medio. Al respecto, cabe recordar que la tolerancia a los diferentes agentes estresantes, se encuentra conferida por caracteres expresados en los

cuatro niveles de organización: desarrollo, estructural, fisiológico y metabólico. De este modo, mientras que algunas plantas presentan gran plasticidad fenotípica, en otras la tolerancia muestra una base genética, que parece depender de varios genes con caracteres aditivo y dominante (13).

En la biología, sobre la base de que en los suelos con diferentes grados de salinidad se pueden cultivar distintos tipos de plantas, hace varios años se maneja el concepto de tolerancia a la salinidad. Ello ha permitido que en los últimos años se hayan intensificado los estudios dirigidos a la selección para la tolerancia a la salinidad, así como a la búsqueda de nuevas especies y variedades tolerantes, que puedan ser utilizadas directamente en la producción o como progenitores en los programas de mejora genética (2).

Los planteamientos anteriores han llevado a los investigadores a trabajar, con el objetivo de establecer un concepto claro y exacto sobre la tolerancia a la salinidad y las vías para determinarlas. En este sentido, para definir el concepto de tolerancia a la salinidad, es necesario establecer dos aspectos fundamentales: uno biológico y otro agronómico.

Desde el punto de vista biológico, por tolerancia a la salinidad en determinada especie o variedad, se debe entender aquel nivel de salinidad, hasta el cual las plantas son capaces de completar su ciclo de desarrollo y producir semillas viables (14).

Desde el punto de vista agronómico, la tolerancia a la salinidad en determinada especie o variedad se define como la habilidad de las plantas de sobrevivir y producir rendimientos económicos en condiciones de estrés y se expresa como la relación entre el rendimiento de una variedad en condiciones salinas con respecto a su rendimiento en condiciones normales. Con diferentes niveles de sales en el suelo esta relación puede variar, por lo que al caracterizar el grado de tolerancia de las variedades se debe indicar el nivel de salinidad del sustrato (9, 14).

Referente a estos aspectos, es de destacar que muchas veces, al cultivar un grupo de especies o variedades de plantas en condiciones salinas, se establecen como más tolerantes aquellas que mayor rendimiento producen; sin embargo, en este caso en particular, sólo se presentan los resultados sobre su productividad en condiciones adversas, y aunque este indicador es de gran importancia para la práctica agrícola, no constituye un criterio de tolerancia del organismo a la salinidad, ya que no se conoce su productividad en condiciones óptimas, por lo que no se puede determinar en qué medida estas se afectan en condiciones adversas.

Entre las plantas cultivadas, no existen especies o formas con alta tolerancia a la salinidad; esta característica es propia de las plantas halófitas. Sin embargo, las glicófitas, pertenecientes a diferentes familias botánicas y géneros, se pueden diferenciar grandemente por su nivel de tolerancia, e incluso entre géneros y especies de una misma familia (2, 7, 15, 16, 17, 18). Tal comportamiento parece estar relacionado con las condiciones ecológicas (particularmente suelo y clima) del lugar de procedencia y el área de cultivo.

Un ejemplo de lo anterior pudiera ser el mayor grado de tolerancia a la salinidad que muestra la familia Poaceae en relación con la Leguminosae y que es explicado en gran medida, porque su centro de origen y formación de muchos de sus representantes (trigo, avena, sorgo, mijo y cebada) lo constituyen las zonas áridas de África del Sur y del Sureste de Asia, que se caracterizan por presentar grandes extensiones de suelos salinizados. Probablemente, el cultivo de estas plantas en tales condiciones durante varios siglos permitió su adaptación mediante la selección natural. Tan es así que los procesos evolutivos de la familia Poaceae dieron origen a la formación de algunas halófitas, pertenecientes a las tribus Festuceae, Frumentaceae y Paniceae; mientras que en la familia

Leguminosae (soya, frijol común, vinas, etc), el proceso histórico de adaptación al medio ocurrió en otras condiciones, frecuentemente en regiones con suficiente humedad y escasa distribución de suelos salinizados (regiones montañosas del noroeste y la parte central de Asia y las montañas del centro de Africa) (14).

MECANISMOS INVOLUCRADOS EN LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD

La tolerancia a la salinidad es un fenómeno complejo que envuelve cambios morfológicos y de desarrollo, en estrecha relación con los principales procesos fisiológicos y bioquímicos que operan en las plantas (19).

Entre los mecanismos que explican la capacidad de las especies vegetales para tolerar el estrés por sales se encuentran:

El ajuste osmótico. Las plantas al crecer en condiciones de salinidad pueden disminuir su potencial osmótico interno para compensar el potencial osmótico externo y mantener la actividad enzimática y el transporte del floema y de esta manera evitar la deshidratación y la muerte (4).

El ajuste osmótico está generalmente ligado a la síntesis de solutos orgánicos, como la betaína, colina, glicina-betaína, prolina y sacarosa y/o a la acumulación de iones inorgánicos. En tal sentido, se ha observado ajuste osmótico a través del incremento de los niveles de prolina en los tallos y raíces de la especie *Trifolium repens*; mientras que en la especie *Trifolium alexandrinum* los niveles de colina y betaína se incrementan en condiciones salinas y sódicas (20). La prolina-betaína está presente en *Medicago sativa* y en condiciones de salinidad se ha encontrado que las especies tolerantes acumulan más que las no tolerantes (21).

La exclusión de iones a nivel radicular y la retención de iones en las vacuolas de las raíces en crecimiento y en los diferentes órganos, que permiten que las plantas toleren concentraciones celulares o extracelulares muy elevadas. Muchas plantas responden al estrés salino mediante la exclusión del Na^+ y/o Cl^- de las hojas. En tal sentido, se han encontrado correlaciones positivas entre la exclusión del Na^+ y el Cl^- y la tolerancia a la salinidad en variedades de soya (22). Otras plantas a través de la succulencia han desarrollado habilidades para incrementar los compartimentos celulares de las hojas y retener altas concentraciones de sales en las vacuolas.

Las plantas tolerantes a la salinidad son usualmente más capaces de regular la toma y traslocación de iones, previendo de esta forma la alta acumulación de Na^+ y Cl^- en la hojas. Por ejemplo, *Trifolium alexandrinum* es más tolerante a la salinidad que *Trifolium pratense* y más capaz de controlar la distribución de Na^+ y Cl^- en los tallos y hojas, y su retraslocación a la raíz. Similar resultado ha sido encontrado para *Trifolium michelianum* comparado con *Trifolium subterraneum* (23).

La eliminación del exceso de sales, directamente a través de glándulas o estructuras especializadas como los cabellos vesiculares. Algunas especies de plantas han desarrollado estructuras especiales como glándulas y cabellos vesiculares que permiten la eliminación del exceso de sales y mantener el equilibrio iónico-osmótico del citoplasma y un buen funcionamiento en la permeabilidad de las membranas (24). *La pérdida de sales a través de la caída de las hojas y pérdida de los frutos.* Las plantas son capaces de tolerar el estrés salino a través de la eliminación de sales, mediante la regulación de la caída de sus hojas y en casos extremos de sus frutos (5).

De hecho, en la evolución de los mecanismos de tolerancia en las plantas al estrés, puede observarse

la existencia de grados de susceptibilidad y de tolerancia muy diferentes, tanto desde el punto de vista de los mecanismos como de la amplitud y distribución entre las diversas especies, e incluso variedades o ecotipos dentro de una misma especie. En general, puede decirse que la complejidad en el grado de tolerancia y en el modelo de comportamiento de las plantas ante el estrés salino, evidencian la diversidad de estrategias que han logrado desarrollar las plantas a través de su curso evolutivo.

En Cuba, diversos estudios desarrollados en el cultivo del tomate (25, 26), del arroz (27, 28) y en leguminosas forrajeras (2, 6) han permitido profundizar en los mecanismos de tolerancia a la salinidad, lo que ha permitido sugerir algunos indicadores para la evaluación y selección de especies y variedades tolerantes al estrés.

INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES DEL MEDIO SOBRE LA TOLERANCIA DE LAS PLANTAS A LA SALINIDAD

La tolerancia a la salinidad, además de la concentración de sales en la solución del suelo, depende de otros factores del medio, tales como la temperatura del aire, la disponibilidad de agua para las plantas, la intensidad luminosa y la nutrición mineral (22, 29, 30).

En este sentido algunos autores (14, 31) observaron un mayor daño por salinidad en las plantas de diferentes cultivos a temperaturas de 25-35°C, en relación con las cultivadas a temperaturas del aire de 15-20°C, mientras que se ha señalado similar comportamiento en *Prosopis argentina* y *Prosopis alpacato* (12).

Se ha encontrado que incrementos en la temperatura de 15 hasta 26°C, disminuyen el porcentaje de germinación en *Salicornia bigelovii* cultivada en condiciones de estrés salino, en correspondencia con otros autores que han señalado que las

altas temperaturas son particularmente dañinas durante la germinación y los estadios tempranos de crecimiento de las plántulas; por ejemplo, la germinación de *Trifolium fragiferum*, *Melilotus* y *Medicago sativa* se redujo significativamente a 32°C en relación con 25°C (32). De forma similar, la emergencia de las plántulas en *Trifolium alexandrinum* fue más baja a temperaturas en el rango de 30 y 17 °C (día y noche) comparada con 20 y 7 °C a niveles de salinidad de 15 y 23 dS.m⁻¹ (33).

Realmente la literatura sobre este aspecto es aún muy limitada y las causas de este comportamiento no se han investigado con profundidad. Algunos autores (12, 29) han señalado que la mayor afectación por salinidad a altas temperaturas está determinada, en gran medida, por una mayor acumulación de iones salinos en las plantas.

La influencia de la disponibilidad de agua en el suelo sobre la tolerancia de las plantas a la salinidad, ha sido más discutida en la bibliografía que el efecto de la temperatura del aire. A pesar de que algunos autores (34) sostienen que, en los suelos salinizados, el incremento de las normas de riego aumenta la tolerancia de las plantas, otros (11) afirman lo contrario. En tales circunstancias, un riego abundante conlleva conjuntamente con un abastecimiento hídrico a una absorción intensiva de las sales, como consecuencia de una transpiración elevada. Probablemente con esto se relaciona el hecho observado por algunos autores (14, 35), que señalan que a niveles de sales similares, cuando la humedad del suelo fue menor, las plantas sufrieron menor daño, incluso a alta humedad del aire, donde la transpiración prácticamente cesa.

En trigo se encontró que a menores niveles de humedad en los suelos salinos, la tolerancia de las plantas fue mayor, en relación con la aplicación de riegos abundantes (14); incluso cuando los niveles de salinidad eran bajos y las normas de riego eran las menores, la productividad de las plantas superaron a

los controles. Otros autores (22, 36) han obtenido similares resultados, lo que puede estar relacionado con las particularidades del régimen hídrico de las plantas en tales condiciones.

Estos autores han observado, además, que a menores niveles de humedad en el suelo, la absorción de iones tóxicos, como el Na y el Cl, es menor. Sin embargo, ésta no debe ser la única causa de la mayor tolerancia de las plantas a la salinidad; se debe considerar además la disminución del efecto, por una acción combinada de ambos factores extremos (salinidad y sequía) en las plantas (11) y el carácter general de una serie de reacciones de defensa y adaptativas del organismo vegetal contra los daños producidos por las condiciones adversas del medio. De acuerdo con la existencia de posibles respuestas comunes a ambos tipos de estrés, este fenómeno pudiera ser explicado además por una inducción de la tolerancia a la sequía en las plantas.

Sobre el efecto de la intensidad de iluminación en la tolerancia a la salinidad existen algunas referencias (29), las cuales plantean una disminución de esta, con el incremento de la intensidad lumínica, asociada a un aumento de la acumulación de iones en tales condiciones. Esto probablemente ha servido de fundamento para sugerir el uso de cobertores para minimizar los daños que provoca la salinidad en las plantas.

Mucho más que los factores del medio anteriormente tratados, en la literatura se ha informado el efecto de la fertilidad del suelo, específicamente los niveles de nutrición mineral sobre la tolerancia de las plantas a la salinidad. Al mismo tiempo, los señalamientos al respecto son bastante coincidentes.

Existen evidencias de que en los suelos empobrecidos, la tolerancia de las plantas a la salinidad disminuye (11) y de que incrementos en la nutrición mineral por el contrario la aumentan (37, 38, 39, 40, 41). Para explicar las causas de tal comportamiento, en la bibliografía existen dos tendencias: la primera lo

hace partiendo del hecho de que en los suelos salinizados se frena la absorción de los elementos minerales y se afecta el régimen nutricional de las plantas, lo que puede ser superado con el incremento de los niveles de aplicación de los fertilizantes. La segunda plantea que los incrementos en los niveles de fertilización mineral disminuyen grandemente la acumulación de iones tóxicos como el Na y el Cl (11).

Entre los macroelementos se han señalado como los de mayor efecto positivo al nitrógeno y al fósforo, así como al Ca; mientras que entre los microelementos se señalan al S y al Zn (38, 41, 42).

De manera general, de la literatura consultada sobre el efecto de los factores del medio en la tolerancia de las plantas a la salinidad, se puede sacar una conclusión generalizadora y es que en todos los casos cuando una u otra condición del medio permite incrementar la tolerancia de las plantas a la salinidad, éstas disminuyen significativamente la acumulación de iones tóxicos en los tejidos.

MÉTODOS DE EVALUACIÓN Y SELECCIÓN PARA LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD

Debido al aumento constante de los suelos salinizados y a las diferencias sustanciales en la reducción de la productividad de las distintas especies y variedades que se cultivan en esas condiciones, es necesario establecer criterios y métodos objetivos y seguros para evaluar su tolerancia, lo que alcanza gran importancia práctica en los trabajos de mejoramiento genético, así como en las investigaciones científicas, para profundizar en el conocimiento de los mecanismos que regulan dicha tolerancia.

Un criterio para medir la tolerancia de las plantas a la salinidad lo constituye el grado de disminución de su productividad en condiciones salinas con respecto a la que se obtiene en condiciones norma-

les; sin embargo, realizar una evaluación en grandes grupos de cultivares por este método es bastante difícil y en la mayoría de los casos imposible de realizar. Esto ha motivado el desarrollo de métodos de laboratorio y laboratorio-vegetativos para la evaluación y el diagnóstico de la tolerancia de las plantas a la salinidad, con el fin de poder determinar de manera rápida y segura las formas vegetativas valiosas, dentro de una gran masa de otras formas.

Los métodos para la evaluación y selección de plantas tolerantes a la salinidad se basan en las distintas formas de valorar los cambios fisiológicos que ocurren en ellas en condiciones adversas extremas. La gran cantidad de cambios fisiológicos determina la gran diversidad de métodos, los cuales tienen distinto grado de confiabilidad, exigencias necesarias para valorar el grado de tolerancia, limitaciones y formas de interpretar los resultados, lo que influye sobre la selección de uno u otro en específico por el investigador para resolver un determinado problema.

Se han desarrollado varios métodos, sobre la base de las afectaciones de la germinación, el crecimiento de las plántulas, supervivencia y rendimiento, así como en base a diversos caracteres anatómicos y bioquímicos, usando soluciones de NaCl o mezclando NaCl y CaCl₂ en macetas con suelos de alta concentración salina y en suelos con alta salinidad (9, 15, 16, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50). En este sentido, los resultados obtenidos por el grupo de investigación sobre la evaluación del germoplasma para tolerancia a la salinidad de nuestra institución han indicado que los diferentes métodos de evaluación no ofrecen el mismo grado de exactitud y precisión, y que para realizar una evaluación más completa del grado de tolerancia a la salinidad de las especies y variedades de plantas se deben emplear de tres a cuatro métodos, dándole prioridad en una primera etapa a los de mayor simplicidad técnica y alta productividad, con el propósito de evaluar la mayor colección de indi-

viduos; posteriormente los de mejor comportamiento se evaluarán por otros métodos y finalmente se empleará el método de campo que, aunque es el más difícil, es el de mayor seguridad (18).

Finalmente, la bibliografía consultada apunta a considerar que los métodos de evaluación o diagnóstico aceleran significativamente el proceso de selección, reducen el material a trabajar y aumentan la productividad del trabajo de los mejoradores. Estos métodos son muy importantes en el trabajo de introducción de nuevos materiales genéticos, para acelerar su adaptación e incrementar la colección de formas tolerantes a la salinidad, así como son efectivos en la evaluación y selección de nuevos genotipos, a partir de la variabilidad genética originada en los programas de mejora por técnicas convencionales y de avanzadas.

VIAS FITOTÉCNICAS PARA ELEVAR LA TOLERANCIA DE LAS PLANTAS A LA SALINIDAD

Una de las causas del abatimiento de las plantas en los suelos salinizados, es la absorción y acumulación de un exceso de iones hidrofílicos osmóticamente activos en las células vegetales, entre los que se destacan el Na y Cl; esto provoca un cambio apreciable en la homeostasis iónico-osmótica y en el régimen acuoso del citoplasma, lo que a su vez induce una serie de desarreglos en el metabolismo de la planta, que inevitablemente debilita la intensidad de todas las reacciones de síntesis, y que se manifiestan en la reducción del crecimiento, la formación de biomasa y el rendimiento (4, 51, 52, 53).

Estos cambios, provocados en el metabolismo de la planta por la acción del estrés salino, no tienen el mismo grado en las distintas especies e incluso variedades de planta y cuando una variedad se cultiva en diferentes condiciones (nutrición mineral, temperatura, régimen de riego, etc) en un suelo salinizado, pue-

de dar cosechas que se diferencian en dos o tres veces, en dependencia de las condiciones donde se cultiva. Por esta causa, con un mismo grado de salinidad del suelo, la productividad de las plantas cultivadas en él puede reducirse de forma diferente, o sea, pueden mostrar un grado de tolerancia a la salinidad diferente.

La búsqueda de las vías para aumentar la productividad de las plantas en los suelos salinizados se basa en la posibilidad de modificar la tolerancia de las plantas al estrés. La experiencia mundial demuestra que los éxitos se logran en dos direcciones: por vía de la fitotecnia, y por la introducción y selección de variedades (9, 18).

En el aspecto fitotécnico, se elaboran distintas formas de actuar sobre la planta durante su crecimiento, para elevar su tolerancia fisiológica ante el estrés salino. Estas labores se dirigen a influir sobre los sistemas del organismo vegetal que, bien frenen la absorción de sales inútiles por las raíces, intensifiquen las reacciones de síntesis debilitadas por la salinidad, o normalicen el régimen osmótico del citoplasma en condiciones de estrés.

Uno de los métodos ampliamente utilizado lo constituye la imbibición de las semillas en soluciones salinas a bajas concentraciones (54). En las plantas procedentes de semillas tratadas por este método, disminuye la penetrabilidad del citoplasma, lo que permite que estas acumulen una menor cantidad de iones salinos en sus tejidos. Al mismo tiempo se incrementa la viscosidad del protoplasma, la cantidad de agua ligada y disminuye la intensidad de respiración.

A pesar de que en la literatura existen informes que señalan que la imbibición de las semillas en soluciones salinas sólo incrementa la tolerancia de las plantas en las etapas iniciales del crecimiento y que en etapas avanzadas de su desarrollo el efecto desaparece, se considera de gran utilidad su uso en diversos cultivos que son altamente sensibles en sus fases iniciales de desarrollo.

Se ha constatado el efecto positivo de muchos macro y micronutrientes en la elevación de la productividad de muchos cultivos en condiciones salinas, sobre todo cuando las plantas no sufren déficit hídrico y los suelos están débilmente salinizados. Tal como se señaló con anterioridad, los fertilizantes más efectivos son los nitrogenados, principalmente cuando se emplean en grandes dosis; el fósforo da efectos positivos inferiores al nitrógeno y sólo con pequeñas aplicaciones (55, 56, 57, 58, 59, 60).

En relación con los microelementos, se ha obtenido éxito con el empleo de Zn, Cu, B, Mn y Al, entre otros al aplicar tanto al suelo como utilizando el procedimiento de imbibir las semillas en soluciones que contengan dichos elementos (11). En los suelos sódicos, el aluminio y el hierro influyen positivamente sobre la planta, lo cual está probablemente relacionado con la acción de éstos en la zona radical del suelo, donde logran reducir el efecto de la alcalinidad sobre las raíces de las plantas. Diversos autores (11, 61) sostienen que la aplicación de los microelementos provocan una disminución en la penetrabilidad del protoplasma y frenan la acumulación de iones tóxicos en las plantas, lo que conlleva a un incremento de la tolerancia al estrés. Sin embargo, es necesario destacar que estos funcionan solamente en suelos débilmente salinizados y que cuando los niveles de sales son elevados, el efecto puede revertirse y ser perjudicial para las plantas.

En una serie de experimentos se han informado resultados alentadores con la aplicación de estimuladores del crecimiento (auxinas, giberelinas, citoquininas), así como compuestos retardadores, como el clorhólin clorido, el CBBP, el 3,5 dicloro-4ácido hidroxibenzoico (DCHB) y el N-triacontanol obtenido de cera de abejas (62, 63, 64). En sentido general, estos compuestos favorecen el proceso de osmoregulación en las plantas y en algunos casos interfieren en la acumulación de iones tóxicos como el Na y el Cl, favoreciendo la relación K/Na.

Deben destacarse también los datos informados sobre el efecto positivo que ejerce el tratamiento de semillas con prolina en el crecimiento de las plantas en condiciones de estrés salino (65, 66), y más recientemente el uso de los brasinoesteroides y sus análogos para incrementar la tolerancia de las plantas a la salinidad (40). Sobre este aspecto, se ha informado la utilización práctica de los brasinoesteroides y sus análogos para incrementar la tolerancia de las plantas a diferentes tipos de estrés, incluida la salinidad (67).

El tratamiento de semillas con métodos físicos, a saber radiaciones ionizantes, rayos láser y campos magnéticos en el rango de las bajas dosis, han sido utilizados con éxito para elevar la tolerancia de las plantas a la salinidad (68, 69). Sin embargo, estas experiencias aún no han salido totalmente del marco de los laboratorios de investigación.

A pesar de lo hasta aquí planteado y las perspectivas que ofrecen estos métodos, se obtienen los mejores resultados por la vía de la introducción y selección de plantas, que por métodos fitotécnicos (9). Estos métodos se basan en escoger, dentro de toda la diversidad genética de formas y especies vegetales, aquellas más tolerantes a la salinidad, para su cultivo en esas condiciones, así como en la selección dirigida a obtener nuevas variedades de plantas con un alto nivel de tolerancia a partir del desarrollo de programas de mejora genética.

MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA LA TOLERANCIA A LA SALINIDAD

A pesar de que las investigaciones encaminadas a conocer la base genética de la tolerancia a la salinidad son aún escasas, se ha logrado definir que es un carácter de origen poligénico, o sea, es regulado por varios genes localizados en varios locis de diferentes grupos

de cromosomas (7). Este tipo de herencia compleja es posiblemente una de las causas de los avances limitados que se han alcanzado en la mejora genética para este carácter.

Pese a lo anteriormente planteado, un punto favorable en el mejoramiento genético para la tolerancia a la salinidad, lo constituye el hecho de que no se ha identificado un antagonismo marcado con el alto rendimiento (70).

Numerosos autores en el mundo han indicado que una de las formas más simples de vencer los efectos moderados de la salinidad en las plantas, lo constituye el uso de especies y variedades a dicho estrés (71), lo que enfatiza la importancia del desarrollo de los programas de mejora genética en este sentido.

A pesar de que las especies y variedades tolerantes no son sustitutas de las buenas prácticas agrotécnicas, que evitan la acumulación de sales en el suelo, pueden ser valiosas para cultivar suelos salinos en proceso gradual de rehabilitación, para su cultivo en aquellas zonas, donde no se cuenta con agua de buena calidad para el riego o para aumentar la productividad de tierras marginales. Todo esto señala que el principal papel de las especies y variedades tolerantes a las sales podría ser mejorar el rendimiento y la uniformidad de los cultivos que hoy se producen en áreas salinas; aumentar el número de ellos que pueda sembrar el agricultor de una región afectada por sales o suministrar los adecuados para áreas marginales con recursos limitados.

Al desarrollar plantas tolerantes a la salinidad, el mejorador debe tener en cuenta que la calidad del cultivo puede ser tan importante como el rendimiento, por lo que los esfuerzos deben dirigirse a combinar en una planta las buenas características agronómicas y de calidad de las variedades cultivadas con la tolerancia a la sal de las introducciones no adaptadas o generar variabilidad genética que reúna los atributos necesarios (9).

El uso de la variabilidad genética disponible. Un prerequisite indispensable para la realización de los programas de mejoramiento genético, lo constituye la existencia de variabilidad genética para el carácter objeto de mejora, lo cual es aplicado también para la tolerancia a la salinidad. En este sentido, se han informado diferencias intra e interespecíficas y varietales en diferentes cultivos (7, 41, 47, 70).

En Cuba se ha desarrollado un fuerte trabajo en este sentido, que ha permitido sugerir los materiales de mayor grado de tolerancia a la salinidad en diversos cultivos. Tal es el caso del desarrollado en el arroz (71, 72), en *Vigna unguiculata* L. (48, 73), en tomate (18), en *Centrosema* (43) en *Leucaena* (54) y en otras especies de leguminosas forrajeras (6, 74).

El papel de las especies silvestres. La introducción de genes de materiales silvestres parece tener un futuro prometedor a corto plazo, en cuanto a la mejora de la tolerancia a la salinidad en las plantas cultivadas. Desde distintos grupos, se está tratando de incrementar la tolerancia del trigo y la cebada, mediante la introgresión de algunos genes que controlan la exclusión iónica y una mayor discriminación K/Na, que supuestamente confieren tolerancia a especies silvestres emparentadas, como son el *Thinopyrum bessarabicum* (75), *Hordeum jubatum* (76) y *Hordeum chilense* (77). Más reciente, algunos autores (78, 79) propusieron la introducción de genes del genoma J procedentes del género *Thinopyrum* como donantes de una alta selectividad K/Na, la cual parece tener un gran interés, según evidencian las investigaciones realizadas con híbridos obtenidos de cruces interespecíficos entre variedades comerciales de trigo y especies silvestres del género mencionado; mientras que otros autores (8) han destacado su utilidad en la mejora genética del chícharo (*Pigeon pea*), señalando a las especies *Atylosia platycarpa* y *Atylosia albicans* como las más promisorias, e indicando

que el alto nivel de tolerancia de esta última especie puede ser expresado como un factor dominante en los híbridos F₁ de cruces recíprocos entre esta especie y el genotipo cultivado de *Pigeon pea* ICP 3783. Los atributos fisiológicos que le confieren tolerancia a la salinidad en *Atylosia albicans* y sus híbridos F₁ incluyen la retención de Na y Cl en la raíz y su traslocación limitada hacia los tallos, una alta selectividad al potasio y el mantenimiento de una tasa de transpiración moderada en condiciones de estrés. La expresión de estos caracteres fisiológicos de la especie silvestre y sus híbridos F₁ indica que estos son heredables y controlados por genes dominantes.

Por otra parte, es necesario señalar que la totalidad de estos estudios ha sido llevada a cabo en soluciones nutritivas, tratando de controlar al máximo las condiciones ambientales, sin considerar que la respuesta de la planta al estrés está determinada en gran parte por el resto de los factores ambientales.

La inducción de mutaciones. Las radiaciones ionizantes y los mutágenos químicos constituyen un instrumento valioso de utilidad en el mejoramiento genético de las especies vegetales, ya que permiten mediante la inducción de mutaciones crear variabilidad genética que no existe en la naturaleza o que existe, pero no está al alcance del mejorador.

Las mutaciones que afectan a caracteres poligénicos, como la tolerancia a la salinidad, se manifiestan fenotípicamente en forma casi imperceptible y algunos autores sostienen que su importancia es grande en los programas de mejora por mutagénesis artificial, por el doble motivo apriorístico de producirse con mayor frecuencia que las macromutaciones y porque el desequilibrio genético que producen es menor.

Existen varios ejemplos del uso de la inducción de mutaciones en la mejora genética para la tolerancia a la salinidad (9, 80, 81, 82). En este sentido, se encontró en cebada que la línea mutante "Golden Promise" acumuló un 50 % de Na en el tallo

pe" (80), lo que unido a que este carácter está correlacionado con la tolerancia a la salinidad en el género *Triticum*, permitió considerar que las diferencias mutacionales fueron las responsables del incremento en la tolerancia.

La utilización exitosa de la inducción de mutaciones en la mejora genética para la tolerancia a la salinidad ha sido informada en Cuba en el cultivo del arroz (9, 17, 82, 83) y en trigo (84).

El uso de los métodos biotecnológicos. El cultivo de tejidos o células se ha convertido en el eje sobre el cual giran las nuevas tecnologías del mejoramiento genético de las plantas, cuyo uso se ha generalizado gracias a la aparición de mutaciones a partir de la variación somaclonal, que pueden ser muy importantes cuando existe interés en una variación genética adicional, cuando se quieren producir plantas transgénicas portadoras de genes con interés agronómico, para la producción de híbridos y cíbridos somáticos y el desarrollo de nuevos cultivares mediante el cultivo de anteras (72, 97).

En cuanto a la selección *in vitro* para la tolerancia a la salinidad, se han desarrollado trabajos en diferentes cultivos, a través de los cuales se ha logrado la selección de líneas tolerantes a la salinidad. Así, se informan resultados relevantes en papa (85, 86), en arroz (87, 88), en diferentes cultivos hortícolas (89), en cítricos (90), mediante variación somaclonal; mientras que se han señalado la obtención de líneas celulares a partir del cultivo de antera.

Las variedades de arroz tolerantes a la salinidad IACUBA-25, liberada a la producción en 1996 e INCA LP-7 aprobada para liberarse a partir del 2002, fueron obtenidas en Cuba por variación somaclonal y constituyen un ejemplo certero del uso de los métodos biotecnológicos con tal propósito (88).

El uso de los marcadores genéticos en la mejora. Los recientes avances en genética celular y molecular han aportado un conjunto de herramientas, que pueden incrementar la eficacia de los métodos de mejora-

miento y permitir vías de mejora no convencionales (91). En este sentido, se considera que los marcadores moleculares serán el enlace vital entre nacientes tecnologías tributarias y la corriente principal de la mejora vegetal (92). Entre las principales ventajas que aportarán se encuentran: el desarrollo de mapas genéticos saturados; el aislamiento, clonación y secuenciación de genes; el marcado o etiquetado de genes cualitativos y cuantitativos, la identificación de rutas bioquímicas completa, la selección asistida por marcadores y la transferencia de genes a través de barreras de cruzabilidad desde especies silvestres (97), lo que sin duda permitirá obtener avances notables en la mejora genética para la tolerancia a la salinidad en las especies cultivadas (71).

No obstante lo anteriormente planteado, el uso de los marcadores moleculares en la mejora para la tolerancia a la salinidad es bastante limitado y los éxitos alcanzados son aún muy incipientes (93, 94), probablemente debido a lo costoso que resulta aún disponer de tecnologías para la aplicación de estos y a la propia naturaleza poligénica del carácter. Con relación a esto último, cabe recordar que la tolerancia a la salinidad se encuentra conferida por caracteres expresados en los cuatro niveles de organización y que los caracteres expresados en los niveles superiores se encuentran, por lo regular, controlados por muchos genes y se conocen solamente muy pocos casos en las plantas, de simples genes que condicionan tolerancia o susceptibilidad a un estrés ambiental dado (13, 94). Un ejemplo de ello es la estrategia utilizada para localizar (13, 95), mediante marcadores moleculares, como el polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (RFLP), los genes que confieren tolerancia a la salinidad en arroz, que se encuentra determinada por una herencia poligénica dominante.

De este modo, de existir un estrecho ligamiento entre los genes deseados con los marcadores moleculares, será posible, por la técnica de *Chromosome walking*, "caminar" a lo largo del cromosoma, desde

el marcador a los genes que confieren la tolerancia, vía fragmentos solapantes. Sin embargo, a pesar de la utilidad potencial que reviste el empleo de los marcadores moleculares en esta dirección, la efectividad de esta estrategia puede llegar a afectarse por la presencia de bloques de secuencias de ADN repetitivo, que pueden encontrarse separando los genes deseados del marcador molecular.

Es por ello que a pesar de los estudios llevados a cabo para dilucidar los mecanismos moleculares que regulan la respuesta de las plantas al estrés salino, hasta la fecha no se dispone de suficientes casos, donde se hayan podido trazar completamente los eventos fundamentales implicados en este tipo de respuesta, que contemple desde la acción de los genes inductores hasta los implicados. Por lo regular, la mayoría de los estudios realizados se han concentrado en la identificación y caracterización de aquellos genes inducidos por varios estímulos, más que en la vía de traducción de las señales complejas, a través de los cuales estos fueron marcados.

En Cuba, los trabajos en este sentido continúan desarrollándose en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.) y los protocolos a realizar (71) contemplan entre otros aspectos los siguientes:

- ⇒ Mediante el uso de marcadores moleculares perfeccionar los métodos de evaluación y selección para la tolerancia al estrés y continuar la identificación de nuevas fuentes genéticas al respecto.
- ⇒ Trabajar en la clonación de genes de tolerancia a partir de microorganismos benéficos.
- ⇒ Aplicar el análisis de ADN recombinante para la estructuración de los genes que regulan la tolerancia a la salinidad.
- ⇒ Desarrollar vectores de genes vegetales para la aplicación de la ingeniería genética en la obtención de plantas tolerantes.
- ⇒ Transferir los caracteres genéticos que gobiernan la tolerancia a la salinidad hacia un grupo de variedades de interés para la producción.

Para un futuro se espera que, a través de la biología molecular, con la identificación de los genes correspondientes, así como con el estudio de su regulación y expresión, se avance en el análisis de las características de tolerancia a la salinidad en las plantas cultivadas, posibilitando la comprensión, identificación y evaluación de la regulación de genes de interés para la agricultura, a nivel celular y de la planta completa. Sin duda, el uso de la ingeniería genética se deberá convertir en un instrumento analítico para explorar aspectos únicos de la regulación y el desarrollo de los genes y el potencial para producir nuevas variedades tolerantes al estrés, dado que dicha regulación es la base fundamental para la manipulación del metabolismo celular y sus nuevas herramientas de investigación ofrecerán la posibilidad de extender las observaciones fisiológicas y genéticas a niveles mecanísticos y con ello avanzar en los procesos básicos de las plantas (96).

Finalmente, en la medida en que se logre profundizar en los diferentes niveles del organismo vegetal, se podrá alcanzar una mayor comprensión de los mecanismos que regulan la tolerancia al estrés salino y hacer más eficiente los trabajos de evaluación y selección de las especies y variedades de mayor grado de tolerancia, así como incrementar la diversidad genética para dicho carácter a través del desarrollo de programas de mejora con el empleo de técnicas avanzadas, lo que sin duda se reflejará en una mayor producción de alimento en áreas afectadas por salinidad.

REFERENCIAS

1. Mashali, A. M. Overview of FAO Global Network on soil management for sustainable use of salt affected soils. Activities of Project TCP/PHI/6712: Integrated Management of salt affected coastal soils in the Philippines. 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. 1-36.

2. 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.
3. González, L. M. /et al./ Integrated management of salt-affected soils in Cuba. En: Proceeding of the International Workshop on management of problem and degraded soils (2001:May. 7-11:Valencia), 2001. p. 11-22.
4. Gomez-Cadena, A. /et al./ Alteraciones en la fisiología de los cítricos inducidas por salinidad. *Levante Agrícola*, 2001, vol. 356, p. 187-193.
5. Amor, F. M.; Martínez, V. y Cerdá, A. Optimización del manejo de aguas salinas en el cultivo del tomate en invernadero. *Agrícola Verge*, 2001, vol. 239, p. 588-592.
6. López, R. Selección y evaluación de combinaciones rizobio-leguminosa pratense en suelos afectados por salinidad. [Tesis de grado]. Universidad de Granma, 2001, 100 p.
7. 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 (3:1999:Jul. 26-30:Quezon), 1999. p. 316.
8. Subbarao, G. V. y Johansen, C. Potential for genetic improvement in salinity tolerance in legumes: Pigeon pea. En: Salinity tolerance in Plants. New York : Basel-Hong Kong, 1994. p. 581-595.
9. 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", 1996, 100 p.
10. Fujh, S. /et al./ Differences in salt-tolerance among varieties and/or lines of watermelon. *Sand Dune Research*, 1997, vol. 44, no. 1, p. 7-14.
11. Udovenko, G. V. Vías para la elevación de la productividad de las plantas cultivadas en suelos salinizados. *Ciencias de la Agricultura*, 1985, vol. 25, p. 77-84.
12. Villagra, P. E. Germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seeds under saline conditions. *Journal of Arid Environment*, 1997, vol. 37, p. 261-267.
13. 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.
14. Udovenko, G. V. Resistencia de las plantas cultivadas a la salinidad (en ruso). Editorial Kolos, Leningrado, 1977. 215 p.
15. González, L. M. y Medina, R. Nota técnica sobre la resistencia varietal del arroz a la salinidad. *Centro Agrícola*, 1993, vol. 1, p. 64-67.
16. González, L. M. /et al./ Diferenciación de la tolerancia varietal del arroz frente a la salinidad del agua de riego. *Agroindustria*, 1993, vol. 1, p. 23-28.
17. González, L. M. /et al./ Mejoramiento genético para la tolerancia a la salinidad en arroz a través de la radioinducción de mutaciones. *Nucleus*, 1997, vol. 23, p. 2-7.
18. 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.
19. Irekti, A., T.J. Drevon y B. Jaillad. Salt effect on the symbiotic nitrogen fixation of bean. Relation with nodule conductance to oxygen diffusion. En: Mediterranean Conference of Rhizobiology (2000:Jul. 9-13:Montpellier), 2000. p. 27-32.
20. Vasshney, K. A. /et al./ Choline and betaine accumulation in *Trifolium alexandrinum* L. during salt stress. *Egyptian Journal of Botany*, 1988, vol. 31, p. 81-86.
21. Wyn Jones, R. G. y Storey, R. Betaines. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. New York : Academic Press , 1981, 204 p.
22. Bhuiyan, M. M. /et al./ Irrigation of secondary sewage effluent: salinity and nitrogen effects on growth and nitrogen fixation of nodulated and non-nodulated soybeans. *Journal of Faculty of Agriculture*, 1998, vol. 42, no. (3-4), p. 273-280.
23. Rogers, M. E. y Nobles, C. L. The effect of NaCl on the establishment and growth of balance clover (*Trifolium michelianum* savi var *Balansae* Buis). *Australian Journal of Agricultural Research*, 1991, vol. 42, p. 847-857.
24. Jacoby, B. Mechanism involved in salt tolerance by plants. In Handbook of Plant Crops Stress. Marcel Dekker, 1993. 123 p.
25. Dell'Amico, J. M. /et al./ Efecto de la salinidad sobre las relaciones hídricas del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) cultivar INCA 9-1. *Cultivos Tropicales*, 1996, vol. 17, no. 3, p. 22-25.
26. Dell'Amico, J. M. /et al./ Inorganic solute content in tomato plants cultivated under salinity conditions. *Cultivos Tropicales*, 1997, vol. 18, no. 2, p. 11-15.
27. 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.
28. 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.
29. De Villiers, A. J. /et al./ Germination of three Namaqualand pioneer species as influenced by salinity, temperature, and light. *Seed Science and Technology*, 1994, vol. 22, p. 427-433.
30. Petersen, K. K.; Willumsen, J. Y. y Kaack, K. Composition and taste of tomatoes as affected by increased salinity and different salinity sources. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 1998, vol. 73, p. 205-215.
31. Martínez, M. L.; Valverdes, T. y Moreno-Casado, P. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical species. *Oecologia*, 1996, vol. 92, p. 343-353.
32. Ahí, S. M. y Power, W. L. Salt tolerance of plants at various temperatures. *Plant Physiology*, 1983, vol. 13, p. 767-789.
33. El Fawal, M. A. y El Nakhlawy, F. S. Responses of five forage crops to temperature and salt stress and germination. *Acta Agronómica*, 1989, vol. 38, p. 305-312.
34. Abdurasakov, K. Tolerancia a la salinidad en las plantas de pradera. *Seltskojosiavitvo Uzbekistana*, 1992, vol. 10, p. 43-45.

35. Gale, J. /et al./ Growth of *Atriplex halimus* L. in sodium chloride salinated culture solutions as affected by the relative humidity of the air. *Australian Journal of Biological Science*, 1990, vol. 23, no. 5, p. 947-952.
36. Legenchenko, B.I. Influencia de los cloruros sobre algunos indicadores del régimen hídrico de la papa bajo diferentes suministros de agua. En Investigaciones fisiológico-bioquímicas en las plantas. Minsk : Editorial Nauka, 1990, p. 161-167.
37. Cornillon, P. y A. Palloix. Influence of sodium chloride on the growth and mineral nutrition of pepper cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, 1997, vol. 20, p. 1085-1094.
38. Aguilera, R. /et al./ Nutrición del arroz en condiciones de estrés salino. Seminario Científico del INCA (11:1998:Nov. 17-20:La Habana), 1998. p. 164.
39. 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.
40. Mariña, C. /et al./ Efecto de cuatro biorreguladores sobre la productividad de plantas de arroz bajo estrés salino. EN. Seminario Científico del INCA (11:1998:Nov. 17-20: La Habana), 1998. p. 17-20.
41. Romero-Aranda, R. /et al./ Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: beneficial and detrimental effects of the cations. *Plant Cell Environment*, 1999, vol. 21, p. 1243-1253.
42. Navarro, J. M. /et al./ Yield and fruit quality of melon plants grown under saline conditions in relation to phosphate and calcium nutrition. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 1999, vol. 74, p. 573-578.
43. González, L. M.; López, R. y Ramírez, R. Variación intraespecífica en la tolerancia a la salinidad de *Centrosema pubescens* Benth sobre la base del crecimiento de las plántulas. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 1999, vol. 33, p. 445-450.
44. 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.
45. 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.
46. Moya, J. L.; Primo-Millo, E. y Talón, 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.
47. Story, R. y Walker, R. R. Citrus and salinity. *Scientia Horticulturae*, 1999, vol. 78, p. 39-81.
48. González, L. M. /et al./ 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.
49. 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.
50. Garrido, C. /et al./ Efecto de la salinidad en el rendimiento y calidad de los frutos de pimiento californiano. *Agrícola Vergel*, 2001, vol. 238, p. 533-539.
51. González, L. M. Influencia de diferentes tipos de sales sobre el crecimiento de las plántulas de arroz durante la germinación. *Ciencias biológicas*, 1992, vol. 25, p. 137-139.
52. González, L. M. y Prieto, F. Efecto de la salinidad en el cultivo del arroz y su relación con la tolerancia varietal. *Fondo Nacional de Manuscrito*, 1993, 26 p.
53. Gomez Filho, E.; Filho, J. E. y Tarquinio, J. Effect of osmotic stress on growth and ribonuclease activity in *Vigna unguiculata* (L.) Walp seedlings differing in stress tolerance. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1996, vol. 8, no. 1, p. 51-57.
54. González, L. M.; Ramírez, R. y López, R. Efecto de diferentes niveles de salinidad en el crecimiento y la acumulación de biomasa de plántulas de *Leucaena leucocephala*. *Pastos y Forrajes*, 1999, vol. 22, p. 39-42.
55. Colmer, T. D. /et al./ Interactive effects of Ca²⁺ and NaCl salinity on the ionic relations and proline accumulation in the primary root tip of *Sorghum bicolor*. *Physiologia Plantarum*, 1996, vol. 97, p. 421-424.
56. Qing Song, J. y Fujiyama, H. Differences in response of rice and tomato subjected to sodium salinization to the addition of calcium. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1996, vol. 42, p. 503-510.
57. Almeida, R. /et al./ Nitrate reductase activity and proline accumulation in cashew in response to NaCl salt shock. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1999, vol. 11, no. 1, p. 21-28.
58. Franco, O. L. /et al./ Effects of CaCl on growth and osmorregulator accumulation in NaCl stressed cowpea seedlings. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1999, vol. 11, no. 3, p. 145-151.
59. Melo, A. Utilización de nitrato y ajuste osmótico en plantas de Feijão-de-corda sometidas a diferentes niveles de salinidad. [Tesis de grado]; Universidade Federal do Ceará, 1999- 164 p.
60. 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.
61. Morales, O. /et al./ Generalización de una tecnología para el manejo y explotación de los suelos afectados por salinidad y/o sodicidad en el cultivo del arroz. Estación Territorial de Investigaciones del Arroz "Jucarito", 1999, 15 p.
62. García, J. La salinidad como factor limitante de los rendimientos arroceros y recomendaciones para el uso agrícola de los suelos afectados. [Tesis de grado], UNAH, 1997. 100 p.
63. García, A. B. /et al./ Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. *Plant Physiology*, 1997, vol. 115, p. 159-169.
64. Belakbir, A.; Ruiz, J. M. y Romero, L. Yield and fruit quality of pepper (*Capsicum annum* L.) in response to bioregulators. *HortScience*, 1998, vol. 33, p. 85-87.

65. Kuznetsov, V. V. y Shevyakova, N. I. Stress response of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides. *Physiologia Plantarum*, 1997, vol. 100, p. 320-326.
66. Rangel, T. /et al./ Effect of saline stress and exogenous proline in maize callus. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 2000, vol. 12, no. 2, p. 146-155.
67. Núñez, M. Aplicaciones práctica de los brasinoesteroides y sus análogos en la Agricultura. *Cultivos Tropicales*, 1999, vol. 20, no. 3, p. 63-72.
68. Ramírez, R.; González, L. M. y Pérez-Talavera, S. Efecto de las bajas dosis de rayos X sobre la tolerancia a la salinidad en plántulas de *Lactuca sativa*. *Nucleus*, 1998, vol. 25, p. 44-47.
69. Ramírez, R. y González, L. M. La radioestimulación y su aplicación en la agricultura. *Nucleus*, 2000, vol. 28, p. 10-25.
70. CSSRI. Visión 2020. Perspective plan. Karnal : Central Soil Salinity Research Institute, 1999. 95 p.
71. González, L. M. /et al./ Avances en las investigaciones sobre la tolerancia del arroz (*Oryza sativa* L.) a la salinidad y/o sodicidad en Cuba. *Alimentaria*, 2000, vol. 314, p. 119-123.
72. González, M. C. Uso de la variación somaclonal en el mejoramiento genético para la tolerancia a la salinidad en el cultivo del arroz (*Oryza sativa* L.). Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Agrícolas. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas, La Habana, 1993, 100 p.
73. González, L. M. /et al./ 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.
74. 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.
75. Wyn Jones, R. G. y Gorhan, J. The potential for enhancing the salt tolerance of wheat and other important crop plants. *Outlook of Agriculture*, 1986, vol. 15, no. 1, p. 33-39.
76. Suhaida, C. G. /et al./ Comparative response of cultivated and wild barley species to salinity stress and calcium supply. *Crop Science*, 1992, vol. 32, p. 154-163.
77. Forster, B. P.; Miller, T. E. y Law, C. N. Salt tolerance of two wheat *Agropyrum junceum* disomic addition lines. *Genome*, 1988, vol. 30, p. 559-564.
78. Gorham, J. Genetics and physiology of enhanced K/Na discrimination. *Genetics aspects of Plant Nutrition*, 1993, p. 151-158.
79. Gorham, J. y Wyn Jones, R. G. Utilization of Triticeae for improving salt tolerance in wheat. En: Towards the rational use of high salinity tolerant plants. Londres : Kluwer Academic Publishers, 1993. t. 2, p. 27-33.
80. Forster, B. P. Salt tolerance of the barley mutant "Golden Promise". *Mutation Breeding Newsletter*, 1994, vol. 41, p. 4-5.
81. González, L. M.; López, R. y Ramírez, R. Variation in salt-tolerance among rice mutants and varieties based on yield attributes. *International Rice Research Notes*, 1997, vol. 22, no. 3, p. 18-19.
82. González, L. M. /et al./ Tolerancia a la salinidad y caracterización morfoagronómica de mutantes de arroz obtenidos por inducción de mutaciones. *Nucleus*, 1998, vol. 24, p. 6-11.
83. Deus, J. E. /et al./ Resultados del programa de mejoramiento genético del arroz en Cuba. En: Proceedings of the International Symposium on Nuclear and Related Techniques in Agriculture, Industry, Health and Environment (1:1997:Oct. 28-30:La Habana), 1997. p. 5-6.
84. Pérez-Talavera, S. /et al./ Variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.) para cuba, obtenidas por inducción de mutaciones. En: Proceedings of the International Symposium on Nuclear and Related Techniques in Agriculture, Industry, Health and Environment (1:1997:Oct. 28-30:La Habana), 1997, p. 46-47.
85. Sabbah, S. y Tal, M. Development of callus and suspension cultures of potato resistant to NaCl and mannitol and their response to stress. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 1990, vol. 21, p. 119-128.
86. Ahloowalia, B. S. *In vitro* techniques and mutagenesis for the improvement of vegetatively propagated plants. En: Somaclonal variation and induced mutations crop improvement. Londres: Kluwer Academic Publishers, 1998. p. 293-309.
87. Labrada, M. selección *in vitro* en condiciones salinas de líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) obtenidas a través del uso combinado de técnicas biotecnológicas y nucleares. [Tesis de Maestría]; Universidad Central de Las Villas, 1999. 87 p.
88. González, M. C. INCA LP-7 nueva variedad de arroz tolerante al estrés hídrico y salino. En: ABIOTIC-2001, (2001:Dic. 13-14:Bayamo), 2001. 2001.
89. He, D. y Yu, S. W. *In vitro* selection to plant improvement. *Acta Horticulturae*, 1995, vol. 355, p. 213-218.
90. Ashraf, M. Breeding for salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 1994, vol. 13, p. 17-42.
91. Kush, G. S. Biotechnology approaches to rice improvement. En: Proceeding of International Symposium on the Use of induced mutations and molecular techniques for crop improvement. (1995:Vienna), 1995. p. 455-475.
92. Lee, M. DNA markers and plant breeding programs. *Advances in Agronomy*, 1995, vol. 55, p. 265-344.
93. Liu, J. y Zhu, J. K. Proline accumulation and salt stress induced gene expression in a salt hypersensitive mutant of arabidopsis. *Plant Physiology*, 1997, vol. 114, p. 591-596.
94. Zhu, J. K.; Hasegawa, B. y Bressan, R. Molecular aspects of osmotic stress in plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 1997, vol. 16, p. 253-277.
95. Iglesias, L. y R. Rojas. Utilización del polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción en el mejoramiento de plantas. *Cultivos Tropicales*, 1992, vol. 14, no. 2, p. 74-89.
96. Cuba, Marely. Aspectos generales sobre la transformación genética de las plantas. *Cultivos Tropicales*, 1997, vol. 19, no. 1, p. 36-46.
97. Pérez de la Vega, M. El uso de marcadores moleculares en genética vegetal y mejora. *Investigación Agraria (Producción y Protección Vegetales)*, 1997, vol. 12, no. 1,2,3, p. 33-60.

Recibido: 19 de noviembre del 2001

Aceptado: 11 de enero del 2002