



Revisión bibliográfica

LA SALINIDAD COMO PROBLEMA EN LA AGRICULTURA: LA MEJORA VEGETAL UNA SOLUCIÓN INMEDIATA

Review

Salinity as a problem in agriculture: plant breeding an immediate solution

Alexis Lamz Piedra[✉] y María C. González Cepero

ABSTRACT. The soil salinity affects food production worldwide. This shows a tendency to increase in coming years worldwide, as well as Cuban territory, where this environmental phenomenon, regardless of weather conditions, has led to processes of soil degradation, affecting crop yields of major interest in the national economy. Salt stress, causes physiological and biochemical changes in plant metabolism that determine their survival and productivity in these conditions, so plants have evolved mechanisms of tolerance. Genetic improvement offers an increase in both the recovery of underutilized areas, and yields in areas where salinity is a limiting factor or for which you work in various ways. Given that the selection of salt tolerant plants, is a long process determinedly, working in the search for efficient indicators for early selection of genotypes with better agronomic performance. These aspects are addressed in this paper focusing on the improvement as an effective tool for the selection of genotypes of different crops with better performance under salt stress.

RESUMEN. La salinidad de los suelos afecta la producción de alimentos a escala mundial. Esta muestra una tendencia a aumentar en los próximos años a nivel mundial, así como para el territorio cubano, donde este fenómeno medioambiental, independientemente de las condiciones climáticas, ha acarreado procesos de degradación de los suelos, perjudicando los rendimientos de cultivos de gran interés en la economía nacional. El estrés salino provoca cambios fisiológicos y bioquímicos en el metabolismo de las plantas, que determinan su subsistencia, así como su productividad en estas condiciones, para lo cual las plantas han desarrollado mecanismos de tolerancia. El mejoramiento genético, ofrece un aumento, tanto en la recuperación de áreas subutilizadas, como en los rendimientos en aquellas zonas donde la salinidad es un factor limitante, lo cual se trabaja por diversas vías. Teniendo en cuenta que la selección de plantas tolerantes a la salinidad es un proceso determinadamente largo, se trabaja en la búsqueda de indicadores eficientes para la selección temprana de genotipos con mejor comportamiento agronómico. Estos aspectos son abordados en este trabajo enfocando el mejoramiento como una herramienta eficaz para la selección de genotipos de diferentes cultivos con mejor comportamiento ante el estrés salino.

Key words: salinity, tolerance, water stress, saline stress

Palabras clave: salinidad, tolerancia, estrés hídrico, estrés salino

INTRODUCCIÓN

La salinidad afecta a la humanidad desde el inicio de la agricultura. Existen registros históricos de migraciones provocadas por la salinización del suelo cultivable.

La actividad antrópica ha incrementado la extensión de áreas salinizadas al ampliarse las zonas de regadío con el desarrollo de grandes proyectos hidrológicos, los cuales han provocado cambios en la composición de sales en el suelo (1).

En la década del 90 se estimaba que la proporción de suelos afectados por salinidad estaba alrededor de un 10 % del total mundial y que entre un 25 y un 50 % de las zonas de regadío estaban

salinizadas (2). En la actualidad, no existe referencia alguna de los niveles de áreas afectadas por este factor, pero, sí está claro, que esta situación se agudiza cada día más en las áreas cultivadas a nivel mundial, producto de la falta de conciencia medioambiental y de la explotación de los recursos hídricos irracionalmente, además de otros factores edafoclimáticos que influyen directamente sobre la salinidad de los suelos.

Alexis Lamz Piedra, Aspirante a Investigador y Dra.C. María C. González Cepero, Investigador Titular del departamento de Genética y Mejoramiento de las Plantas, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, CP 32 700. Cuba
[✉] alamz@inca.edu.cu

Cuba tiene una superficie agrícola de alrededor 7.08 millones de hectáreas y presenta cerca de un millón de hectáreas afectadas, y alrededor de 1,5 millones presentan problemas potenciales de salinización (3). Las prácticas que se llevan a cabo en estas zonas, en ocasiones no son las más adecuadas, trayendo aparejado la poca expresión del potencial de rendimiento de las variedades cultivadas disminuyendo estos a valores que traen pérdidas en la producción. Es por ello, que en la política de recuperación y manejo de estos suelos, el uso de especies y variedades tolerantes al estrés se considera de primordial importancia y ha recibido especial atención por diferentes investigadores nacionales e internacionales (4, 5). A pesar de que esta temática ha sido objeto de múltiples investigaciones, particularmente en los últimos 30 años, aún no se cumplen todas las expectativas y se tendrá que seguir trabajando en la mejora genética para este carácter (6, 7).

La problemática de la salinización del suelo en las zonas de producción agrícola, impone a los investigadores, fitomejoradores de los cultivos, nuevos retos en los cuales tienen que desarrollarse, y es que estos ecosistemas difieren en cuanto a tipo y calidad del suelo, disponibilidad y calidad del agua y calidad nutricional. Para ello, la definición de los objetivos del programa de mejora genética¹, así como la identificación de los indicadores viables para la selección de genotipos con un comportamiento adecuado en estas condiciones desfavorables constituyen herramientas de gran importancia (8) además de contribuir a la utilización de zonas afectadas con esta problemática (9).

DEFINICIÓN DE SALINIDAD-SODICIDAD. ORIGEN DE LA SALINIDAD DEL SUELO. SALINIDAD EN CUBA

SALINIDAD-SODICIDAD

El término salinidad se refiere a la presencia en el suelo de una elevada concentración de sales que perjudican a las plantas por su efecto tóxico y la disminución del potencial osmótico del suelo. La situación más frecuente de salinidad en los suelos es por NaCl pero los suelos salinos suelen presentar distintas combinaciones de sales, siendo comunes los cloruros y los sulfatos de Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ (10).

La sodicidad o alcalinización se desarrolla cuando en la solución del suelo existe una concentración elevada de sales sódicas capaces de sufrir hidrólisis alcalina, de tipo carbonato y bicarbonato de sodio². Los suelos sódicos son aquellos que se originan cuando el ión monovalente sodio desplaza otras bases del complejo de adsorción y se fija a esta estructura superficial, en un nivel de concurrencia que sobrepasa el 15 % entre los cationes intercambiables (11). Las altas concentraciones de sodio en los suelos no sólo perjudican las plantas directamente, sino también degradan la estructura del suelo, disminuyendo la porosidad y la permeabilidad del agua (10). Estos suelos, que se caracterizan por presentar propiedades físicas y químicas desfavorables para el crecimiento y desarrollo de los cultivos que en ellos se desarrollan, necesitan prácticas especiales para su mejoramiento y manejo (12).

ORIGEN DE LA SALINIDAD DE LOS SUELOS

El origen de la salinidad puede ser explicado por dos vías: La primera es natural, ya sea por la cercanía y la altura sobre el nivel del mar, la intemperización y la existencia de sales también son causas primarias de salinidad que se agudizan en condiciones heterogéneas de microtopografía y las propiedades físico-químicas del perfil del suelo, como son: la textura, la estructura, la porosidad, la permeabilidad, la capacidad de retención de humedad y de intercambio catiónico juegan un papel importante. De ahí que en regiones áridas y semiáridas esta situación es predominante, incluso, en áreas con mejores promedios anuales de precipitación, como en los climas trópicos seco y templado seco, la presencia de períodos secos más largos, puede condicionar la ocurrencia de procesos de salinización (13). Además de las adversas condiciones climáticas, se deben considerar otros factores, en la ocurrencia de salinidad, como son: las aguas salinas subterráneas, las tierras bajas cercanas a las costas, los pantanos y las lagunas litorales, así como en las áreas cercanas a minas y bóvedas salinas³.

La segunda causa, es el resultado de las incorrectas prácticas agrícolas del suelo y el mal manejo del agua para el riego, lo cual permite la movilidad de las sales dentro del suelo y el transporte de las mismas a nuevos sitios. Esto es conocido como proceso de salinidad antrópica o secundaria (14, 15), convirtiéndose la salinización de los suelos en una consecuencia del desarrollo de la sociedad humana (13).

¹ II Arroz. Manejo de semillas y producción de semillas de arroz. En: Conferencias del curso pre-congreso IV Encuentro Internacional de Arroz. 2008, 2 de junio: Palacio de convenciones de La Habana, Cuba, p. 111.

² Pesqueira, J. Cambios bioquímicos, morfológicos y ecofisiológicos en plantas del género *Lotus* bajo estrés salino. [Tesis doctoral]. Universidad Politécnica de Valencia, Departamento de Biología Vegetal. 2008, p. 173.

³ Borroto, M.; Machado, J. y La Guardia, T. Impacto ambiental de la degradación paulatina de los suelos en la región sur de las provincias de La Habana y Pinar del Río. [En línea]. (Consultado: abril-2011). Disponible en: <http://www.cubasolar.cu/biblioteca/Ecosolar/Ecosolar03/HTML/articulo06.htm>.

SALINIDAD EN CUBA

En el año 2011, en Cuba se reportó que el 14,9 % de la superficie agrícola se encontraban afectadas por esta problemática, estando involucradas la mayoría de las áreas que se dedican a la producción de cultivos importantes para la alimentación humana y animal⁴.

En Cuba se ha observado que, independientemente de las condiciones climáticas existentes, el uso del riego sin tomar en consideración las características del suelo, su origen, régimen de lluvias, evapotranspiración, calidad del agua de riego, entre otras, puede acarrear procesos de degradación muy negativos⁵. Un ejemplo, lo constituye la utilización de riego en épocas de seca sin las medidas adecuadas de drenaje que afectó principalmente a las llanuras orientales del país, perjudicando los rendimientos de la caña de azúcar, arroz y otros cultivos⁶.

Hay pocos suelos con procesos de salinidad primaria en Cuba y los mismos están asociados según Álvarez *et al.* (13) con pantanos litorales y lagunas costeras. Los suelos salinos naturales son una consecuencia de las mareas altas, que ocurren frecuentemente durante los períodos de huracanes.

Otras causas, son los depósitos de turba y los sedimentos calcáreos, que se encuentran actualmente en los pantanos salinos litorales. La mayoría de los suelos afectados por

los procesos salinos en Cuba se originaron de salinidad secundaria y entre las principales causas de la salinidad de estos suelos se encuentran:

- ♦ La deforestación de tierras accidentadas, con el consecuente cambio en el régimen de agua, la ocurrencia de precipitaciones y la intensificación de la erosión.
- ♦ La pérdida de vegetación en las tierras bajas y los pantanos en las costas, por la tala indiscriminada de especies endémicas de árboles y arbustos.
- ♦ El uso de aguas salinas para la irrigación, provenientes de acuíferos calcícos subterráneos.
- ♦ Elevación de los niveles de agua salina subterránea, producto de excesiva irrigación y prácticas agronómicas incorrectas (fertilización química, labores de drenaje, aplicación de materia orgánica).

Al respecto, Morales *et al.* (16) en un estudio desarrollado en las aéreas productivas del CAI arrocero de la provincia de Granma en la región oriental de Cuba, encontraron que el grado de mineralización de las aguas subterráneas y su dinámica, durante las evaluaciones realizadas con una frecuencia quincenal entre los años 1986-1989, se encontraban altamente mineralizadas, con valores mínimos entre 500 y 1030 ppm, promedios entre 2200 y 4200 ppm, así como una máxima mineralización entre 5020 y 10000 ppm. Además, se detectó la existencia de un manto colgante que se encuentra situado relativamente cerca de la superficie.

En 1986 se reportó en Cuba más de un millón de hectáreas de suelos salinos y que esa misma cantidad de tierras agrícolas, podían convertirse en salinas en el futuro (17). La mayoría de estos suelos, están localizados al sur y al norte de las regiones central y oriental del país, en áreas con un promedio anual de precipitaciones entre 400 y 700 mm y un balance negativo de lluvias/evaporación (13).

La provincia Granma, es una región de gran importancia

económica para el país, puesto que en ella se cultivan la caña de azúcar, el arroz, los pastos y otras especies. A pesar de ocupar esta provincia un peso importante en la agricultura, su alto potencial productivo se ve afectado por fenómenos degradantes como salinidad, alcalinidad, mal drenaje; en muchos de los casos, inducidos por la propia actividad antrópica, que determina particularidades específicas en el intercambio catiónico de los mismos (18).

Por otra parte, en 1985 se reportó que la provincia de Pinar del Río tenía afectada por salinidad 5412.23 ha (19), lo que representaba en aquel entonces que un 9,30 % del área agrícola estaba en grave riesgo productivo. Entre estas, en los CAI arroceros «Los Palacios» y «Ramón López Peña» 6 300 ha y 1 634,95 ha respectivamente se encontraban afectadas por excesos de sales en suelos⁷.

Entre las regiones prominentes con este fenómeno, en la región Sur de las provincias La Habana y Pinar del Río las cuales se cultivan cada año con arroz, se ha ido evidenciando signos de afectaciones, los cuales han influido en los rendimientos de este cultivo y en la calidad de vida de los campesinos y obreros que sufren estos embates perdiendo fuente de trabajo e ingresos³.

EFFECTO DE LA SALINIDAD EN LAS PLANTAS

El estrés salino causa reducción en el crecimiento y en el desarrollo de las plantas porque estas pueden sufrir tres tipos de estrés. Asimismo, se plantea que como consecuencia de la combinación de estos estreses, un cuarto estrés se manifiesta en plantas expuestas a condiciones de salinidad. Estos son detallados a continuación:

⁷García, S. La Salinidad como factor limitante de los rendimientos arroceros y recomendaciones para el uso agrícola de los suelos afectados. [Tesis de Doctorado]. La Habana: ISCAH. 1992. 100 p.

⁴ONE. Anuario Estadístico Cuba. Edición 2011. En línea. [Consultado: 14-11-2012]. Disponible en: <<http://www.one.cu/PublicacionesDigitales/FichaPublicacion.asp?CodPublicacion=23&CodDireccion=2>>.

⁵Hernández, A. Los procesos de salinización secundaria de las llanuras del clima tropical relativamente seco de las provincias orientales de Cuba. En: Taller ABIOTIC 96. X Seminario Científico. 1996: INCA. p. 121.

⁶Hernández, A.; Ascanio, M. O.; Morales, M.; Bojórquez, J. I.; García, N. y García J. D. El suelo: fundamentos sobre su formación, los cambios globales y su manejo. Nayarit: Dirección Editorial de la Universidad Autónoma de Nayarit. 2006. 255 p.

1. Inducción de estrés hídrico.
2. Toxicidad ion específica, debido a la alta concentración de sodio y cloruro.
3. Desbalance nutricional, debido a los altos niveles de sodio y cloruro que reducen la captación de K^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} etc.
4. Incremento de la producción de especies reactivas de oxígeno que dañan las macromoléculas (5).

INDUCCIÓN DE ESTRÉS HÍDRICO

Se ha discutido ampliamente los efectos provocados por la salinidad en el potencial hídrico (ψ) de las plantas, llegando a la conclusión de que los componentes del ψ se afectan en condiciones de alta salinidad. La presencia en exceso de solutos en la solución del suelo produce una disminución del potencial osmótico (ψ_s) y, consecuentemente, del ψ . Por tanto, el balance hídrico de la planta en general se encuentra afectado, ya que para mantener un gradiente entre el suelo y las hojas, que permita continuar con la absorción de agua, se debe generar un potencial hídrico mucho más negativo que el de la solución del suelo. Este efecto que generan los solutos disueltos en agua es similar a una falta de agua en el suelo⁸.

Recapitulando el efecto que ocasiona el estrés osmótico en la célula y por tanto en el desarrollo de la planta, Munns (20) ha resumido la secuencia de respuestas fisiológicas de una planta que está expuesta a niveles altos de salinidad. El encogimiento primeramente de las células en los primeros segundos o minutos. Horas después, las células restauran su forma original pero se reduce la velocidad de la tasa de elongación. Días después, los cambios en la habilidad para la división y elongación celular entonces llevan a una disminución en la tasa de expansión y tamaño final; el

crecimiento de las hojas es generalmente más sensible que el de las raíces. Semanas después, las plantas que acumulan sales a una tasa alta pueden empezar a perder las hojas más viejas.

Los procesos metabólicos inducidos por estrés hídrico incluyen una disminución de la fotosíntesis, la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS por sus siglas en inglés) y la producción de hormonas vegetales como el ácido abscísico (ABA) (21). En consecuencia, el estrés osmótico provocado por el bajo ψ en el suelo, reduce los rendimientos de una amplia variedad de cultivos en el mundo (20, 22, 23).

Varios resultados pueden ejemplificar los efectos del estrés osmótico o lo que es consecuencia del mismo el estrés hídrico en plantas cultivadas. En este caso, algunos estudios han planteado que el efecto osmótico provocado por la salinidad, restringe la absorción de agua por las raíces, lo que repercute en el estado hídrico de toda la planta de arroz (24, 25). En plantas de *Pistacia vera* L. se ha planteado que la exposición a niveles altos de salinidad puede afectar el metabolismo de la planta por un efecto osmótico, causando un déficit hídrico, o por efecto de iones específico, causando reducciones en el crecimiento y desarrollo de la planta completa (26).

La inducción de estrés osmótico por los efectos causados por el estrés salino así como por los efectos del estrés hídrico influye directamente en el metabolismo de las plantas y por consiguiente en su crecimiento y desarrollo lo que tiene un costo desde el punto de vista del rendimiento agrícola.

TOXICIDAD IÓN ESPECÍFICA

La toxicidad por iones puede reducir la productividad de los cultivos y eventualmente causan el fracaso total de las cosechas (5).

La toxicidad ocurre como resultado de la captación y acumulación en las plantas de ciertos

iones tóxicos disueltos en el agua de riego. Estos iones tóxicos en el caso específico de la salinidad incluyen principalmente el sodio (Na^+), el cloruro (Cl^-) y el sulfato (SO_4^{2-}). Pero el sodio resulta ser un micronutriente esencial para un limitado número de plantas C4, no siendo así para la mayoría de las plantas C3⁹. Otros autores (27) han definido que ese sodio debe categorizarse como un nutriente funcional, definido como un requisito para el crecimiento máximo de la biomasa para todas las plantas.

La sal tomada por la planta se concentra en las hojas más viejas; el transporte continuado de sal hacia hojas transpirando un largo periodo de tiempo, en el futuro resulta en muy altas concentraciones de Na^+ y Cl^- . La causa de la lesión es probablemente debido a la carga de sales excediendo la habilidad de la célula de compartimentar sales en vacuola. Por esto, se asocian al efecto iónico, daños como disminución o inhibición de la actividad enzimática o alteraciones en la funcionalidad de la membrana (20), inhibición de la fotosíntesis (26), repercusión en los mecanismos de transporte y selectividad, y derivación de parte de la energía metabólica de la planta para su inversión en procesos distintos al crecimiento (28).

Generalmente se asume que Na^+ compete con la absorción de K^+ por las raíces de las plantas a través de un mecanismo que no diferencia el Na^+ del K^+ , de esta manera, el Na^+ puede inhibir la absorción de K^+ . Además, este mecanismo no requiere energía y se piensa que opera por fuerza de difusión, que involucra canales de iones (29). Otros autores señalan que la toxicidad metabólica del Na^+ es principalmente atribuida a la competencia de Na^+ con K^+ por los

⁸Taiz, L. y Zeiger, E. Plant physiology. 3^{ed}. Sunderland: Sinauer Associates, 2006. 623 p.

⁹Pei-Chun, The Use of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) and an Arbuscular Mycorrhizal Fungus (AMF) to Improve Plant Growth in Saline Soils for Phytoremediation. [Thesis of Master], University of Waterloo, 2007, p. 127.

sitios obligatorios esencial para la función celular incluyendo la activación de enzima y síntesis de la proteína (30).

Las concentración de Na^+ en el citosol de las células de la raíz está entre 10-30 mM (30), en el citosol de las hojas es desconocido pero se considera que es mucho menor a 100 mM (31).

Una vez que el Na^+ está dentro de la planta puede ser translocado a la parte aérea en dependencia del tipo de especie vegetal, mientras que otras especies retienen el Na^+ en la raíz con una translocación a la parte aérea relativamente pequeña. Las plantas que translocan el Na^+ a la parte aérea, preferentemente usan la vía de rápido movimiento del torrente de transpiración en el xilema, aunque el Na^+ también puede retornar a la raíz vía floema. Como consecuencia, las hojas y brotes acumulan concentraciones más altas de Na^+ que las raíces (30).

Por otro lado, el incremento de Na^+ dentro de las plantas tiene un efecto tóxico en la germinación de las semillas, principalmente afecta las relaciones hídricas de la planta o a través del desplazamiento de Ca^{2+} por Na^+ de los sitios de ligamiento de la pared celular que podría romper la síntesis de la pared celular e inhibir el crecimiento de la planta (32).

Una evidencia del efecto que causan las altas concentraciones de Na^+ en las plantas, ha sido mostrado por Husain *et al.* (33) en trigo, quienes encontraron, en dos genotipos contrastantes en las tasas de transporte de Na^+ a las hojas, que las líneas de alto transporte de Na^+ perdieron la clorofila más rápidamente y murieron antes que las líneas de bajo transporte de Na^+ .

Para la mayoría de las plantas tolerar la salinidad, la captación de Na^+ y Cl^- debe restringirse mientras se mantiene la captación de macronutrientes como K^+ , NO_3^- y Ca^{2+} (29). Sin embargo, el Cl^- al igual que el Na^+ es considerado un micronutriente esencial que regula actividad enzimática en el citoplasma, es un cofactor esencial

en la fotosíntesis y se involucra en la regulación de la turgencia y regulación del pH (34, 35).

Tanto el Na^+ como el Cl^- son tóxicos para las plantas a altas concentraciones, pero algunas plantas pueden controlar el transporte de Na^+ mejor que el del Cl^- y viceversa (36)

Considerando que el NaCl es la sal predominante en los suelos salinos, y que claramente el $\text{NaCl} = \text{Na}^+$ y Cl^- , es muy sorprendente que la mayoría de las investigaciones sobre la tolerancia a la salinidad están enfocadas sobre el Na^+ y no sobre ambos Na^+ y Cl^- (36, 37)

Las plantas en condiciones salinas toman el Cl^- a través de canales de aniones. Aunque se plantea que la entrada de aniones a través de la membrana plasmática, normalmente requiere un proceso activo de co-transporte con H^+ , cuando la concentración externa de Cl^- es alta, existen evidencias del ingreso pasivo de Cl^- a las células e incluso al xilema (38).

En el parénquima xilemático se identificaron dos tipos de canales aniónicos: 1) de conductancia rápida QUAC (del inglés: *QUick Anion Conductance*) y 2) de conductancia lenta SLAC (del inglés: *SLOW Anion Conductance*) que fueron relacionados con el transporte de Cl^- hacia el xilema (39). El Cl^- una vez entra a la raíz por una vía simplástica para llegar al xilema, aumenta su concentración en las hojas más viejas. La concentración crítica de Cl^- en tejidos de las hojas para la toxicidad es aproximadamente de 4-7 y 15-50 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ del peso seco para plantas sensible y tolerantes respectivamente (35), aunque de acuerdo con Loreto *et al.* (40) concentraciones que sobrepasan 80 mM en tejido húmedo alteran la morfología de la planta.

Se puede resumir que, tanto el Na^+ como el Cl^- , son componentes tóxicos para las plantas, estos generalmente son tomados vía simplástica manejados por gradientes y flujo de respiración.

DESBALANCE NUTRICIONAL

En anteriores acápite se ha hecho referencia al estrés osmótico causado por exceso de sales solubles en la rizosfera, lo que trae aparejado un desbalance de las relaciones hídricas de la planta, en la captación y utilización de los nutrientes esenciales y en la acumulación de iones tóxicos. Como resultado de estos cambios, la actividad de varias enzimas y del metabolismo de las plantas en general se ven afectadas (41, 42).

Otra de las causas del exceso de iones tóxicos en la rizosfera está dada por su interacción con los nutrientes minerales. La interacción de las sales puede resultar en considerable déficit y desbalance nutricional. El desbalance iónico en condiciones de alta salinidad del suelo, se produce en las células debido a la acumulación excesiva de iones Na^+ y Cl^- que reduce la captación de otros nutrientes minerales tales como K^+ , Ca^{2+} , y Mn^{2+} (26).

La relación Na^+/K^+ alta debido a la acumulación de altas concentraciones de iones Na^+ inactiva enzimas y afecta procesos metabólicos en las plantas (43).

La toma de K^+ en estas condiciones de alta concentración de Na^+ y de Cl^- en medio de desarrollo de las plantas se inhibe, por lo que comienza la aparición de síntomas tales como los de déficit de K^+ en plantas (29). El Na^+ compite con la toma de K^+ a través de cotransportadores Na^+-K^+ y puede también bloquear transportadores específicos de K^+ de las células de las raíces en condiciones salinas (23). El déficit de K^+ inicialmente conduce a clorosis, la que al persistir el déficit, conduce a necrosis (44). El K^+ es necesario para la osmoregulación y la síntesis de proteínas, manteniendo la turgencia de la célula y estimulando la fotosíntesis (45, 46), por ello, es que el incremento de los niveles de Na^+ incide en cambios de la actividad enzimática resultando en cambios en el metabolismo de la

célula y a lo largo de toda la planta, disminuyendo así la habilidad de la planta para crecer.

Tanto el K^+ como el Ca^{2+} se requieren para mantener la integralidad del funcionamiento de la membrana de la célula (47). El estrés salino disminuye la relación calcio/sodio en la zona de la raíz, que afecta las propiedades de la membrana debido al desplazamiento del Ca^{2+} asociado a la membrana por el Na^+ llevando a la disolución de la integridad de la membrana y la selectividad (48, 49). Frecuentemente, encontramos que una de las estrategias usadas para mejorar el efecto adverso de la salinidad ha sido proporcionando Ca^+ , probablemente proporcionando una selectividad más alta de K^+/Na^+ (50).

Entre los nutrientes esenciales para el óptimo desarrollo de las plantas así como la calidad de las cosechas finales de Chile (*Capsicum annuum* L.), se ha encontrado una disminución en los frutos de Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Mn^{2+} con el aumento de las concentraciones salinas en el medio de desarrollo del cultivo lo que confirma la presencia de estrés salino (51).

Además de este clásico desequilibrio iónico, una disminución de la concentración de NO_3^- en la planta en condiciones salinas ha sido ampliamente documentada en distintas condiciones experimentales y con diferentes especies vegetales (52, 53, 54, 55); sin embargo, a pesar de la drástica reducción de la concentración de NO_3^- en la hoja como respuesta a la salinidad, aumentan (o al menos no disminuyen) diversas fracciones nitrogenadas como el contenido de prolina, betaínas y aminoácidos o proteínas solubles totales (56).

INCREMENTO DE LA PRODUCCIÓN DE ESPECIES REACTIVAS DE OXIGENO (ROS)

La toxicidad iónica, estrés osmótico y deficiencias nutricionales, ocasionan como resultado

desequilibrios metabólicos y como consecuencia un estrés oxidativo (57).

Se ha planteado por diversos autores la presencia de especies reactivas de oxígeno (ROS del Inglés reactive oxygen species) en condiciones salinas, tales como H_2O_2 (peróxido de hidrógeno), $O_2^{\cdot-}$ (superóxido) y $\cdot OH$ (radicales hidroxilo), lo que puede causar en las plantas reacciones fitotóxicas como la peroxidación de lípidos, degradación de proteínas y mutaciones en el ADN (58, 59, 60). Al respecto, Shalata *et al.* (61) han planteado que los daños en la membrana inducidos por estrés salino están asociados a una alta producción de ROS, lo que se ha podido comprobar con la producción de malondialdehído (MDA) como indicador de peroxidación de lípidos al someter las plántulas de tomate a condiciones de estrés salino.

En el estrés salino una alta producción de ROS es el resultado del cierre estomático, causando una disminución de la concentración de CO_2 dentro de los estomas. Esto a su vez, causa una disminución de la concentración de $NADP^+$ con la consiguiente producción de ROS (62).

Cuando las plantas están sometidas a estrés medioambiental, se rompe el balance entre la producción de las ROS y la actividad destructora de los sistemas antioxidante lo que se traduce en un daño oxidativo (61).

MECANISMOS EMPLEADOS PARA EVADIR LA SALINIDAD

AJUSTE OSMÓTICO

La osmorregulación o ajuste osmótico, que llevan a cabo las plantas al crecer, en condiciones de salinidad, confiere a estas la capacidad de tolerar condiciones de escasez de agua y salinidad elevada, con la expresión de mecanismos adaptativos, que consisten en disminuir su potencial osmótico interno para compensar el

potencial osmótico externo y, de esta manera, mantienen la actividad enzimática, evitan la disminución de la fotosíntesis, las alteraciones en la traslocación, la distribución de los fotoasimilados y las consecuentes pérdidas de rendimiento. (11)

Las plantas han desarrollado este mecanismo de ajuste osmótico que les permite mantener la absorción de agua y la presión de turgencia bajo condiciones de estrés. El ajuste osmótico está basado en la acumulación activa de solutos, utilizando tanto iones tales como Na^+ y K^+ y sintetizando solutos orgánicos compatibles, como por ejemplo prolina, colina, glicina-betaína, betaína, polioles y azúcares solubles (63). Sin embargo, la acumulación de iones no reviste gran importancia en la tolerancia por ajuste osmótico en algunos cultivos como es el caso del arroz, debido a que la tolerancia se asocia con la exclusión de Na^+ y a una mayor capacidad de absorción de K^+ (64).

El estudio de los niveles de prolina en arroz durante la respuesta a estrés salino, ha sido uno de los mecanismos de osmorregulación más estudiados (65). Existen suficientes referencias como para asegurar que la prolina libre se acumula en un rango bastante amplio de plantas expuestas a situaciones de estrés, tanto biótico como abiótico (66) atribuyéndole determinado grado de tolerancia a las plantas que tienen mayor capacidad de síntesis de prolina al estar sometidas a estrés salino (67).

En cuanto al papel que juega la prolina frente al estrés salino, se sugieren funciones que pueden estar mejorando el estado de la planta ante situaciones de esta índole. Este aminoácido parece estar vinculado a diversos procesos, como por ejemplo:

- 1) Es fuente de energía en la regulación de los potenciales redox.
- 2) Es protector de las funciones celulares mediante la captura de especies reactivas de oxígeno.

- 3) Es estabilizador de proteínas, membranas y estructuras subcelulares.
- 4) Actúa como compuesto de reserva y fuente de nitrógeno, importante para el crecimiento inmediato luego de un estrés.
- 5) Se observó que, bajo un sistema libre *in vitro*, cumple la función de aliviar los efectos del NaCl sobre la actividad enzimática de la RubisCO (36).

Aun cuando el ajuste osmótico por la adopción de cualquiera de los mecanismos facilita a las plantas la toma de agua en condiciones de estrés salino, la magnitud de las pérdidas de rendimiento inducida por la sal no puede atribuirse a un solo factor. Diferentes factores fisiológicos, bioquímicos en diferentes etapas de las plantas pueden ser involucrados (41)

HOMEOSTASIS IÓNICA

Siempre que en un ambiente salino el ingreso pasivo de Na⁺ aumente la concentración del mismo en el citoplasma por encima de un valor crítico, se inicia el proceso homeostático de exclusión de Na⁺ del citoplasma (11)

La homeostasis de las concentraciones iónicas intracelulares es fundamental para el normal desarrollo de las células. Se requiere una correcta regulación del flujo iónico para mantener una baja concentración de iones tóxicos y una óptima concentración de aquellos que son esenciales. Ante una situación de estrés salino, la regulación de la absorción de K⁺ y la prevención de entrada de Na⁺, el eflujo de Na⁺ de la célula y la utilización de Na⁺ para el ajuste osmótico, son estrategias comunes utilizadas por las plantas, lo cual permite mantener una óptima relación K⁺/Na⁺ en el citosol (36)

Para la homeostasis iónica se ha planteado la existencia de antiportadores Na⁺/H⁺ en el plasmalema (SOS) y en el tonoplasto (NHX) que utilizan gradientes de H⁺ creados por las H⁺-ATPasas, tanto

citoplasmáticas como vacuolares, y por la pirofosfatasa del tonoplasto, los cuales permiten intercambiar H⁺ por Na⁺. En estudios realizados en plantas de arroz sometidas a condiciones de salinidad, se ha planteado que el gen *nhx1* del antiportador Na⁺/H⁺ de tonoplasto, es inducido por salinidad y por incremento de ABA lo que relaciona a este transportador con la tolerancia al estrés ocasionado (68).

Entre los mecanismos descritos que confieren homeostasis iónica, se destaca la activación del antiportador Na⁺/H⁺ (SOS1), proteína involucrada en el eflujo de Na⁺ de la membrana plasmática de células vegetales. Ejemplo que evidencia esta realidad, lo constituyen los mutantes de *Arabidopsis thaliana* deficientes de SOS1, los cuales, son extremadamente sensibles a la salinidad y tienen defecto combinado en la exclusión de Na⁺ y su transporte a larga distancia desde la raíz a los brotes (69). La presencia del antiportador Na⁺/H⁺ (SOS1), puede ser una alternativa que indique respuesta a salinidad en las plantas, ya que autores como Shi *et al.* (68) y Munns y Tester (36) indican que, en la interfase suelo-raíz, SOS1 pudiera actuar extrayendo el exceso de iones Na⁺ de las células epidérmicas de la raíz. Los análisis de la distribución de Na⁺ entre la raíz y los meristemas en mutantes *sos1* de *Arabidopsis thaliana* en diferentes condiciones salinas, indican que SOS1 también participa en la redistribución de sodio entre las raíces y los meristemas por una vía compleja (20, 68). Según Shi *et al.* (68, 70) SOS1 juega un papel importante en la tolerancia de las células del meristemo, como en el crecimiento de la punta de las raíces y en el ápice de los brotes ya que estas células no presentan vacuolas grandes para la compartimentación del Na⁺.

Esta homeostasis intracelular es importante para la actividad de varias enzimas citosólicas, para mantener el potencial transmembrana y producir un apropiado contenido osmótico con el fin de regular el volumen celular (36, 71).

DESINTOXICACIÓN DE ROS

Las plantas emplean antioxidantes, tales como ascorbato peroxidasa (APX), glutathion reductasa (GR), carotenoides y enzimas detoxificantes, como por ejemplo superóxido dismutasa (SOD), catalasas (CAT) y enzimas del ciclo del glutathion-ascorbato, con el fin de combatir el estrés oxidativo causado en condiciones salinas. Diversas señales de estrés abiótico convergen en cascadas de MAPK (del inglés *Mitogen-Activated Protein Kinase*) regulando los sistemas de defensa antioxidantes (71).

Numerosos informes han demostrado el aumento de SOD, APX y GR en la respuesta al estrés salino (72). Al respecto, algunos resultados han sido observados en cítricos, donde una peroxidasa y sus correspondientes genes son sobreexpresados bajo condiciones de estrés salino (73), en el cultivo del arroz, donde se asocia una mayor expresión del sistema antioxidante en los cultivares tolerantes (74). De esta manera, estos sistemas antioxidantes confieren tolerancia a aquellos cultivares que en condiciones salinas tengan altos niveles en sus tejidos, tanto constitutivamente como inducidos por el estrés. Los resultados que aparecen en la bibliografía indican que el aumento de la resistencia al estrés salino parece estar asociado, al menos en parte, a la capacidad de las especies más tolerantes de supra-regular sistemas antioxidante y así aliviar el daño oxidativo asociado (75).

MEJORAMIENTO Y SELECCIÓN PARA SALINIDAD

La tolerancia a la salinidad es un atributo finito y del mejoramiento genético a través de la selección y recombinación para dicho carácter, depende de la disponibilidad y extensión de la variabilidad genética existente dentro de la especie en cuestión (76).

La mejora genética se convierte en una herramienta que, sin lugar a dudas, se ofrece a favorecer un aumento tanto en la recuperación de áreas subutilizadas, como en los rendimientos en aquellas zonas donde la salinidad sea un factor limitante de la producción agrícola. Para ello, por diversas vías se trabaja para la obtención de materiales que se ofrezcan en esta dirección. Entre estos cobra principal atención en nuestros días, la incorporación de genes procedentes de parentales silvestres tolerantes, la domesticación de plantas halófilas silvestres, la identificación de caracteres relacionados con tolerancia empleando marcadores moleculares, isoenzimáticos y morfoagronómicos que permiten la selección de genotipos tolerantes (64, 77, 78) o bien la incorporación de genes cuya expresión modifica mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en la tolerancia (50).

Desde etapas tempranas del cultivo de tejidos, la multiplicación *in vitro*, la selección o adaptación de suspensiones celulares o callos en condiciones de salinidad y el aprovechamiento de la variación somaclonal para posterior regeneración de plantas con mayor tolerancia, han sido uno de los métodos propuestos para la mejora de la tolerancia a la salinidad (79). En algunos casos, este método dio fruto a individuos más tolerantes pero sin interés agronómico (50) y en otros casos a cultivares que no han tenido una difusión comercial importante (80). Sin embargo, planteamientos como los de Adkins (81) sugieren que la variación somaclonal puede ser una vía de generar variabilidad genética, la que unida a la selección *in vitro* puede resultar una poderosa herramienta para la obtención de variedades tolerantes a diferente estrés abiótico en los diferentes cultivos.

Otro método muy usado en la búsqueda de variabilidad genética ha sido el uso de radiaciones ionizantes y los mutágenos químicos que

constituyen un instrumento de valiosa 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 (82). Ejemplo a destacar del uso de la inducción de mutaciones para la tolerancia a la salinidad han sido reportados en el cultivo del arroz por González *et al.*, (83) y en la mejora de otros caracteres en este mismo cultivo por Suárez *et al.* (84) dejando clara la utilización exitosa de la inducción de mutaciones en la mejora genética para la tolerancia a la salinidad.

USO DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA EXISTENTE EN ESPECIES SILVESTRES

El uso de la variabilidad genética es de vital importancia a la hora de mejorar para cualquier carácter en el fitomejoramiento, pero aun no se explotan del todo la variabilidad intraespecífica; interespecífica e intervarietal existente para el mejoramiento genético. Al respecto, existe el criterio de que en los programas de mejoramiento genético del cultivo arroz solo se están utilizando alrededor del 25 % de la variabilidad genética existente en esta especie¹⁰. En el cultivo del arroz el género *Oriza* tiene alrededor de 20

especies que pueden ser utilizadas en este sentido¹; sobre este hecho, otros autores agregaron que la variabilidad genética existente en las especies silvestres subrayan resultados de importancia en el mejoramiento de cultivares de arroz ya que proporcionan las bases para el desarrollo de nuevos cultivares mediante la selección asistida por marcadores moleculares y que el uso de estas especies salvajes, además, aportan genes de resistencia a factores bióticos y abióticos por la plasticidad de los ecosistemas donde estas se desarrollan siendo estos su hábitat natural. Resultados del programa de mejoramiento del CIAT refieren que, cruzamientos entre Caipo/*Oriza glaberrima*, Progreso/*Oriza barthii* permitieron la selección de líneas de arroz con buen comportamiento ante condiciones adversas de los agroecosistemas.

INDICADORES PARA LA SELECCIÓN

La tolerancia a la salinidad se ha evaluado tradicionalmente por la disminución del rendimiento a un nivel dado de salinidad respecto al rendimiento en condiciones no salinas. Sin embargo, este es un proceso de determinación considerablemente largo ya que es necesario esperar a la cosecha, además de presentar limitaciones en cuanto al número de genotipos que pueden ser evaluados y al alto costo del manejo (85, 86). Durante el desarrollo de las plantas existen distintas fenofases que por su importancia y comportamiento en condiciones de salinidad pueden dar una información bastante precisa de una posible tolerancia, por ello, es que se habla de tolerancia relativa, la cual puede contribuir considerablemente a la tolerancia final del cultivo a esta condición estresante (85). Al respecto, se ha señalado, que la fase de germinación-emergencia en condiciones de laboratorio permite una rápida evaluación de la tolerancia del germoplasma, lo cual, dado que es una etapa crítica en los cultivos; la

¹⁰Martínez, C.; Borrero, J.; Carabalí, S. J. y Correa, F. Contribución de las especies silvestres en el mejoramiento del arroz cultivado en América Latina. III Encuentro Internacional del Arroz del 2 al 6 de junio, 2008. Palacio de Convenciones de la Habana, Cuba

información obtenida en esas evaluaciones puede ser útil para incrementar posteriormente la tolerancia en esta fase con independencia de la correlación que pueda existir en las restantes fases del cultivo (87). Al unísono, los resultados de varios autores (9, 88) señalan que durante este periodo de la germinación intervienen algunos mecanismos fisiológicos (a veces llamados mecanismos de arranque), probablemente relacionados con los primeros periodos 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. Algunas evidencias pueden ser señaladas en algunos trabajos, donde indicadores sencillos como la imbibición de la semilla en condiciones salinas, han sido útiles para la evaluación de la tolerancia a la salinidad en genotipos de arroz (89); trigo (90) y otros cultivos de interés agrícola (85, 87).

A menudo, se ha planteado la necesidad de acortar el tiempo para la selección de nuevos genotipos. Sin embargo, este sigue siendo uno de los trabajos más engorrosos para los fitomejoradores debido a que la definición de los objetivos y los marcadores o indicadores para la selección temprana se convierten en una limitante de este proceso¹. Dentro de los programas de mejoramiento genético para la tolerancia a estrés medioambiental resulta de vital importancia el establecimiento de marcadores que permitan incrementar la eficiencia en la selección temprana de genotipos con mayor tolerancia al estrés y la variabilidad genética (91). Por esta razón, ha sido objeto de estudio tanto la variación de sistemas isoenzimáticos como de la actividad de algunas enzimas ya que, en alguna medida se conocen las bases bioquímicas de la tolerancia y cuáles de estas pudieran constituir mecanismos adaptativos que se inducen en las plantas y que a su

vez, presenten una estrecha vinculación con el estrés (92).

En Cuba, se ha trabajado en la búsqueda de posibles marcadores bioquímicos para la selección en condiciones de sequía y salinidad de variedades de arroz (91, 93, 94), así como, se ha informado el estudio de algunos sistemas para la tolerancia a altas temperaturas en tomate (95). Sin embargo, los avances en la liberación de variedades adaptadas o de buen comportamiento productivo en condiciones de campo con problemas de salinidad no han sido fructíferos, dejando claro hacia donde debe de encaminarse las estrategias de búsquedas científicas para la mejora de esta situación.

REFERENCIAS

1. Leidi, E. O. y Pardo, J. M. Tolerancia de los cultivos al estrés salino: Qué hay de nuevo. *Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 2002, no. 2, p. 1-12.
2. Rhoades, J.; Kandiah, A y Mashali, A. The use of saline waters for crop production. FAO Irrigation and Drainage paper. 1992, p. 48.
3. Gonzalez, L. M. 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 proteínas. *Cultivos Tropicales*, 2000, vol. 21, no. 1, p. 47-52.
4. Argentel, L.; López, R. D.; González, L. M.; López, R. C.; Gómez, E. y Fonseca, I. Evaluación de la tolerancia a la salinidad en estadios tempranos y finales del desarrollo en triticales (*X Triticum secale*). *Cultivos Tropicales*, 2010, vol. 31, no. 1, p. 48-53.
5. Nawaz, K.; Hussain, K.; Majeed, A.; Khan, F.; Afghan S. y Ali, K. Fatality of salt stress to plants: Morphological, physiological and biochemical aspects. *African Journal of Biotechnology*. 2010, vol. 9, no. 34, p. 5475-5480.
6. Acevedo, E. Resistance to abiotic stresses. En: *Plant Breeding: Principles and Prospect*. London:Chapman & Hall, 2003, p. 406-418.
7. González, L. M.; Argentel, L.; Zaldivar, N. y Ramírez, R. Efecto de la sequía simulada con PEG-6000 sobre la germinación y el crecimiento de las plántulas de dos variedades de trigo. *Cultivos Tropicales*, 2005, vol. 26, no. 4, p. 45-49.
8. Cristo, E.; González, M. C.; Cárdenas, R. M. y Pérez, N. Evaluación de la tolerancia a la salinidad en el estado juvenil de tres nuevas líneas de arroz (*Oryza sativa* L.) utilizando marcadores morfoagronómicos. *Cultivos Tropicales*, 2001, vol. 22, no. 2, p. 43-45.
9. González, L. M. y Ramírez, R. La absorción en 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.
10. Jenks, M. A. y Hasegawa, P. M. *Plant Abiotic Stress*. India. Blackwell Publishing Ltd, 2005, p. 270.
11. Szabolcs, I. Salt affected soils as the ecosystem for halophytes. En: V.R. Squires, *et al.* (Editors): *Halophytes as a resource for livestock and for rehabilitation of degraded lands*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 1994, p. 19-24.
12. Mashali, A. Overview of FAO Global Net Work on Soil management for sustainable use of salt affected soil, in 3th International work shop on Integrated Soil Management for sustainable Use of Salt Affected Soil. 1999: Bureau of soils and Water Management. Soil Research and Development Center Deliman Quezoncity, Filipinas. p. 1-36.
13. Álvarez, A.; Baños, R. y Otero, L. Salinidad y uso de aguas salinas para la irrigación de cultivos y forrajes en Cuba. *Ciencia y Tecnología Ganadera*, 2008, vol. 2, no. 1, p. 1-12.
14. Summer, E. M. Sodio soils: New perspectives. *Australian Journal of Soil Research*. 1993, vol. 31, p. 683-750.

15. Rozema, J. Biology of halophytes. In *Halophytes and Biosaline Agriculture* (R. Choukr-Allah, C.V. Malcolm, A. Handy, eds.). Marcel Dekker Inc. New York. 1996, p. 17-30.
16. Morales, O.; Hernández, A.; Labaut, M.; Ortíz, A. y Pérez, D. Medidas para contrarrestar la salinidad en suelos arroceros en Cuba: Parte I. «Caracterización de la salinidad en la zona norte del Valle del Cauto (CAI arroceros de Holguin y las Tunas)». *Revista Cubana del Arroz*, 2000, vol. 2, no. 1, p. 62-88.
17. Ortega, S.F.; Peña, F. y Castillo, N. La salinidad de los suelos de Cuba. Aspectos económicos globales. *Revista Ciencias de la Agricultura*, 1986, vol. 27, p. 137-144.
18. Otero, L.; Ortega, F. y Morales, M. Participación de la arcilla y la materia orgánica en la capacidad de intercambio catiónico de vertisoles de la provincia Granma. *Terra*, 1998, vol. 16, no. 3, p. 16.
19. Vázquez, H.; Obregón, A. y Pena, J. Regiones salinas y salinizadas de Cuba. La Habana: Coloquio Cuba-Francia, Academia de Ciencias de Cuba, 1985.
20. Munns, R. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 2005, vol. 167, p. 645-663.
21. Bartels, D. y Sunkar, R. Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005, vol. 24, p. 23-58.
22. Willadino, L. y Camara, T. Origen y naturaleza de los ambientes salinos. En: *La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis*. Ediciones Paraninfo, 2003, p. 318-327.
23. Zhu, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, vol. 6, p. 441-445.
24. Morales, D.; Rodríguez, P.; Sánchez-Blanco, M. de J. y Torrecillas, A. Efecto del estrés por NaCl en el crecimiento y las relaciones hídricas de diferentes variedades de arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales*, 2004, vol. 25, no. 4, p. 11-16.
25. Morales, D.; Bolarín, María del C. y Cayuela, E. Respuesta de plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) a la aplicación de diferentes niveles de NaCl. I. Crecimiento y relaciones hídricas. *Cultivos Tropicales*, 2006, vol. 27, no. 4, p. 27-32.
26. Karimi, S.; Rahemi, M.; Maftoun, M. E. y Tavallali, V. Effects of Long-term Salinity on Growth and Performance of Two Pistachio (*Pistacia* L.) Rootstocks. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 2009, vol. 3, no. 3, p. 1630-1639.
27. Subbarao, G. V.; Ito, O.; Berry, W. L. y Wheeler, R. M. Sodium - A functional plant nutrient. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, vol. 22, p. 391-416.
28. Yuen, G.; Luo, Y.; Sun, X. y Tang, D. Evaluation of a crop water stress index for detecting water stress in water wheat in the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 2004, vol. 64, no. 1, p. 29-40.
29. Apse, M. P. y Blumwald, E. Na⁺ transport in plants. *FEBS Letters*, 2007, vol. 581, no. 12, p. 2247-2254.
30. Tester, M. y Davenport, R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.*, 2003, vol. 91, p. 503-507.
31. Wyn, J. y Gorham, J. Intra and inter-cellular compartmentation of ions. Läuchli, A. y Lüttge, U. *Salinity: Environment-Plants-Molecules*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer. 2002, p. 159-180.
32. Xue, Z. Y.; Zhi, D. Y.; Xue, G. P.; Zhang, H.; Zhao, Y. X. y Xia, G. M. Enhanced salt tolerance of transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) expressing a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene with improved grain yields in saline soils in the field and a reduced level of leaf Na⁺. *Plant Sci.*, 2004, vol. 167, p. 849-859.
33. Husain, S.; Munns, R. y Condon, A. G. Effect of sodium exclusion trait on chlorophyll retention and growth of durum wheat in saline soil. *Aust. J. Agric. Res.*, 2003, vol. 54, p. 589-597.
34. Tyerman S. D. Anion channels in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, vol. 43, p. 351-373.
35. White, P. J. y Broadley, M. R. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: a review. *Annals of Botany*, 2001, vol. 88, no. 967-988.
36. Munns R. y Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, no. 651-681.
37. Flowers T. J. y Colmer T. D. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 2008, vol. 179, p. 945-963.
38. Tyerman, S. D. y Skerrett, I. M. Root ion channels and salinity. *Scientia Horticulturae*, 1999, vol. 78, p. 175-235.
39. Gilliham, M. y Tester, M. The regulation of anion loading to the root xylem. *Plant Physiol.*, 2005, vol. 137, p. 819-828.
40. Loreto, F.; Centritto, M. y Chartzoulakis, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. *Plant Cell Environ.*, 2003, vol. 26, p. 595-601.
41. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.*, 2002, vol. 20, p. 239-250.
42. Lacerda, C. F.; Cambraia, J.; Cano, M.A.O.; Ruiz, H.A. y Prisco, J.T. Solutetwo sorghum genotypes under salt stress. *Environ. Exp. Bot.*, 2003, vol. 49, p. 107-120.
43. Evelin, H.; Kapoor, R. y Giri, B. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany*, 2009, vol. 104, p. 1263-1280.
44. Gopa, R. y Dube, B. K. Influence of variable potassium on barley metabolism. *Ann. Agric. Res.*, 2003, vol. 24, p. 73-77.
45. Freitas, J. B. S.; Chagas, R. M.; Almeida, I. M. R.; Cavalcanti, F. R. y Silveira, J. A. G. Expression of physiological traits related to salt tolerance in two contrasting cowpea cultivars. *Documentos Embrapa MeioNorte*, 2001, vol. 56, p. 115-118.
46. Ashraf, M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora*, 2004, vol. 199, p. 361-376.

47. Wenxue, W.; Bilborrow, P. E.; Hooley, P.; Fincham, D. A.; Lombi, E. y Forster, B. P. Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley in between the cultivars Maythroe and its derived mutant Golden Promise. *Plant Soil*, 2003, vol. 250, p. 183-191.
48. Cramer, G. R.; Lauchli, A. y Polito, V. S. Displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the plasma membrane of root cells. *Plant Physiol.*, 1995, vol. 79, p. 207-211.
49. Kinraide, T. B. Three mechanisms for the calcium alleviations of mineral toxicity. *Plant Physiol.*, 1998, vol. 118, p. 513-520.
50. Hasegawa, P. M.; Bressan R. A.; Zhu, J. K. y Bohnert, J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2000, vol. 51, p. 463-499.
51. Ramírez, R.; Larrinaga, J. A.; Murillo, B.; Hernández, N. Y. y Fujiyama H. Respuesta antioxidante enzimática en frutos de chile ancho (*Capsicum annuum* L.) bajo condiciones de estrés salino. *Interciencia*, 2008, vol. 33, no. 5, p. 377-383.
52. Torres, B. y Bingham, F. Salt tolerance of Mexican wheat: 1. Effects of NO_3 and NaCl on mineral nutrition, growth and production of four wheats. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1973, vol. 37, p. 711-715.
53. Helal, M.; Koch, K. y Mengel, K. Effect of salinity and potassium on the uptake of nitrogen and on nitrogen metabolism in young barley plants. *Physiol. Plant*, 1975, vol. 35, p. 310-313.
54. Aslam, M.; Huffaker, R. y William, D. Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. *Plant Physiology*, 1984, vol. 76, p. 321-325.
55. Martínez, V. y Cerdá, A. Influence of N source on rate of Cl, N, Na and K uptake by cucumber seedlings grown in saline conditions. *J. Plant Nutr.*, 1989, vol. 12, p. 971-983.
56. Ghoulam, C.; Foursy, A. y Fares, K. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, vol. 47, p. 39-50.
57. Chinnusamy, V. y Zhu, J. K. Plant salt tolerance. *Published by Springer*, 2004, p. 241-251.
58. Ben-Amor, N.; Jimenez, A.; Megdiche, W.; Lundqvist, M.; Sevilla, F.; y Abdelly, K. Kinetics of the anti-oxidant response to salinity in the halophyte *Cakile maritime*. *J. intergr. Plant Biol.*, 2007, vol. 49, p. 982-992.
59. Eyidogan, F. y Oz, M. T. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Physiol. Plant.*, 2007, vol. 29, p. 485-493.
60. Joseph, B. y Jini, D. Development of salt stress- tolerant plants by gene manipulation of antioxidant enzymes. *Asian Journal of Agricultural Reseach*, 2011, vol. 5, no. 1, p. 17-27.
61. Shalata, A.; Mittova, V.; Volokita, M.; Guy, M. y Tal, M. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt- dependent oxidative stress: *Physiol. Plant*, 2001, vol. 112, p. 487-494.
62. Foyer, C.H.; y Noctor, G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiol. Plant*, 2003, vol. 119, p. 355-364.
63. Zhu, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2002, vol. 53, p. 247-273.
64. Kumar, S. Titov, S. Islam, M. M. Ayesha, S.; Sultana, S. y Haque, Md. S. Phenotypic and genotypic screening of rice genotypes at seedling stage for salt tolerance. *Global Journal of Biotechnology & Biochemistry*, 2009, no. 2, p. 126-131.
65. Su, J. y Wu, R. Stress-inducible synthesis of proline in transgenic rice confers faster growth under stress that with constitutive synthesis. *Plant Sci.*, 2004, vol. 166, p. 941-948.
66. Karimi, G.; Ghorbanli, M.; Heidari, H.; Khavari, Nejad, R. A. y Assareh, M. H. The effects of NaCl on growth, water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrata*. *Biologia Plantarum*, 2005, vol. 49, no. 2, p. 301-304.
67. Chaman, M. E. Variaciones en el contenido relativo de agua y la concentración de prolina en *Capsicum annuum* L. inducido por NaCl . *Arnaldoa*, 2007, vol.14, p. 251-258.
68. Shi, H.; Quintero, F. J.; Pardo, J. M. y Zhu, J. K. The putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long-distance Na^+ transport in plants. *Plant Cell*, 2002, vol. 14, p. 465-477.
69. Qiu, Q.; Guo, Y.; Dietrich, M. A.; Schumaker, K. S. y Zhu, J. K. Regulation of SOS1, a plasma membrane Na^+/H^+ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, vol. 99, p. 8436-8441.
70. Shi, H.; Ishitani, M.; Kim, C. S. y Zhu, J. K. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na^+/H^+ antiporter. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, vol. 97, p. 6896-6901.
71. Parida, A. K. y Das, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, vol. 60, p. 324-349.
72. Vaidyanathan, H.; Sivakumar, P.; Chakrabarty, R. y Thomas, G. Scavenging of reactive oxygen species in NaCl stressed rice (*Oryza sativa* L.)-differential response in salt tolerant and sensitive varieties. *Plant Sci.*, 2003, vol. 165, p. 1411-1418.
73. Ben-Hayyim, G.; Gueta-Dayam, Y.; Ausian-Kretchmer, O.; Weichert, H. y Feussner, I. Preferential induction of a 9-lipoxygenase by salt in salt tolerance cells of *Citrus sinensis* L. Osbeck. *Planta*, 2001, vol. 212, no. 3, p. 367-375.
74. Moradi, F. e Ismail, A. M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Annals of Botany*, 2007, vol. 99, p. 1161-1173.
75. Mittova, V.; Tal, M.; Volokita, M. y Guy, M. Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerance wild tomato species *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species. *Physiol. Plant*, 2002, vol. 115, p. 393-400.

76. 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.
77. Ali, Y.; Aslam, Z.; Awan A. R.; Hussain, F. y Cheema, A. A. Screening rice (*Oryza sativa* L.) lines/cultivars against salinity in relation to morphological and physiological traits and yield components. *International Journal of Agriculture & Biology*, 2004, vol. 6, no. 3, p. 572-575.
78. Arzate, A. M.; Hoyos, A.; Vázquez, L. M.; Gutiérrez, M. G. Caracterización isoenzimática de nueve variedades botánicas de *Tigridia pavonia* (L. f.) DC. *Agrociencia*, 2008, vol. 42, no. 5, p. 519-528.
79. Dix, P. J. y Street, H. E. Sodium chloride-resistant cultured cell lines from *Nicotiana glauca* and *Capsicum annuum*. *Plant Science Letters*, 1975, vol. 5, p. 231-237.
80. Flowers, T. J. y Yeo, A. R. Breeding for salinity resistance in crop plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, vol. 22, p. 875-884.
81. Adkins, S. W.; Shiraishi, T.; McComb, J. A.; Ratanapol, Kupkanchanakul, S. T.; Armstrong, L. J. y Schultz, A. L. Somaclonal variation in rice-submergence tolerance and other agronomic characters. *Physiologia Plantarum*, 1990, vol. 80, no. 4, p. 647-654.
82. González, L. M.; González, M. C. y Ramírez, R. Aspectos generales sobre la tolerancia a la salinidad en las plantas cultivadas. *Cultivos Tropicales*, 2002, vol. 23, no. 2 p. 27-37.
83. 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.
84. Suarez, E.; Deus, J. E.; Mesa, H. M. y Perdomo, E. Obtención de mutantes de arroz, (*O. sativa* L.) insensibles al fotoperíodo. *Revista Cubana del Arroz*, 2000, vol. 2, no. 2, p. 17-20.
85. González, L. M.; Ramírez, M.; Ramírez, R. y López, R. 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.
86. Fuchs, M.; González, L.; Antón, R. y Díaz, E. Efecto del bicarbonato de sodio sobre el crecimiento de suspensiones celulares de caña de azúcar. *Agronomía Tropical*, 2000, vol. 50, no. 4, p. 615-631.
87. González, L. M. y Ramírez, R. Respuesta de *Terannus labialis* a diferentes niveles de salinidad durante su germinación y crecimiento. *Cultivos Tropicales*, 1996, vol. 17, no. 3, p. 17-19.
88. Cherpenia, L. P. y Leonova T. G. Influencia de altas concentraciones de NaCl y Na₂SO₄ durante la imbibición de las semillas sobre el posterior crecimiento y rendimiento de la cebada. *Fisiología Rasteniii*, 1995, vol. 35 no. 2, p. 355-360.
89. Marín, E.; Vega, M.; Zamora, R. y Pérez, O. Influencia de la salinidad sobre la absorción de agua por las semillas de arroz. *Centro Agrícola*, 1994, vol. 2, no. 40-45.
90. Argente, L.; López, R. D.; González, L. M.; López, R. C.; Gómez, E. y Fonseca, I. Evaluación de la tolerancia a la salinidad en estadios tempranos y finales del desarrollo en triticales (*X Triticum secale*). *Cultivos Tropicales*, 2010, vol. 31, no. 1, p. 48-53.
91. García, A.; Florido, M. y Lara, R. M. Estudios bioquímicos para la selección *in vitro* de variedades de arroz con tolerancia a estrés hídrico. *Biología Vegetal*, 2003, vol. 3, no. 3, p. 181-186.
92. Weng, J. H. Genetic variation of Zoysia in Taiwan as analyzed by isoenzyme patterns and salinity tolerance. *Plant Production Science*, 2002, vol. 5, no. 3, p. 236-241.
93. Iglesias, L. y González, M. Estudios isoenzimáticos asociados con la tolerancia a la salinidad en el arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales*, 1995, vol. 16, no. 1, p. 64-69.
94. Iglesias, L. y González, M. Variation in the total protein composition of rice varietal group submitted to saline stress. *Cultivos Tropicales*, 1995, vol. 16, no. 1, p. 81-83.
95. Florido, M.; Alvarez, M.; Lara, R. M.; Plana, D. y García, A. Patrones electroforéticos de peroxidasas, catalasas, superóxido dismutasa y proteínas totales en plántulas de tomate sometidas a estrés de temperaturas. *Cultivos Tropicales*, 2002, vol. 23, no. 1, p. 45-48.

Recibido: 16 de noviembre de 2012

Aceptado: 4 de enero de 2013

¿Cómo citar?

Lamz Piedra, Alexis y González Cepero, María C. La salinidad como problema en la agricultura: la mejora vegetal una solución inmediata. *Cultivos Tropicales*, 2013, vol. 34, no. 4, p. 31-42.