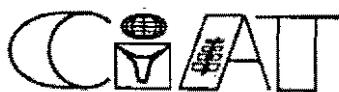


RESPUESTA DIFERENCIAL DE VARIAS
ESPECIES A EXCESO DE SALES
Y/O SODIO EN EL SUELO



JOSE G. SALINAS

Septiembre 1979



CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL

RESPUESTA DIFERENCIAL DE VARIAS ESPECIES A EXCESO
DE SALES Y/O SODIO EN EL SUELO ^{1/}

José G. Salinas ^{2/}



R E S U M E N :

El contenido excesivo de sales es uno de los principales obstáculos para obtener rendimientos adecuados de cultivos agrícolas en millones de hectáreas de tierras en regiones subhúmedas, semiáridas y áridas, que geográfica y climatológicamente son adecuadas para muchos cultivos. Para la recuperación y manejo de suelos salinos y/o sódicos existen alternativas de solución a través de la irrigación, lavado y drenaje de estos suelos así como también el empleo de mejoradores químicos para reemplazar el sodio intercambiable. Una alternativa complementaria es adaptar la planta a estas limitaciones específicas. Consecuentemente, la selección de especies y variedades tolerantes a suelos salinos y/o sódicos en combinación con la selección de prácticas económicas de manejo puede constituir un aporte efectivo en la utilización de estos suelos.

Existen especies y variedades de una misma especie que difieren en la tolerancia al exceso de las sales y/o sodio. La cuantificación de estas diferencias se basa en criterios aplicados desde la germinación hasta la cosecha. La habilidad de sobrevivir en un estado inicial de desarrollo y el mayor rendimiento en base absoluta o relativa son los criterios más empleados. A pesar de existir respuesta diferencial a las sales entre especies y variedades, los mecanismos fisiológicos responsables por estas diferencias aún son debatibles. Sin embargo, la distribución de raíces en profundidad, la resistencia del protoplasma y la succulencia celular son algunos de los mecanismos propuestos para explicar la tolerancia a sales. La información disponible sugiere considerar varios criterios de evaluación en la selección de especies tolerantes a las sales. Esta consideración favorece al mejoramiento genético ya que la producción de resultados positivos es a corto plazo.

^{1/} Trabajo a presentarse en el VI Coloquio de Suelos, Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Palmira, Septiembre 19-21, 1979.

^{2/} Ph.D. Fertilidad de Suelos.

Existen factores propios de la planta y del medio ambiente que afectan el grado de tolerancia de especies a las sales y/o sodio. Entre ellos se caracterizan: 1) Estado de desarrollo de la planta; 2) Clima y, 3) Nutrición mineral. La influencia de estos factores en la tolerancia o susceptibilidad, sugiere que la selección de especies debe llevarse a cabo "in situ" para una mejor cuantificación en términos agronómicos y económicos.

En la mayoría de los casos, la tolerancia de especies a las sales ha sido el resultado de una adaptación natural a esta condición adversa del suelo. Por tanto, es necesario combinar esfuerzos entre fitofisiólogos, fitomejoradores y edafólogos para explotar efectivamente la variación genética natural de especies.

RESPUESTA DIFERENCIAL DE VARIAS ESPECIES
A EXCESO DE SALES Y/O SODIO EN EL SUELO^{1/}

José G. Salinas^{2/}

Por naturaleza, nuestro planeta es un lugar salitroso al tener aproximadamente 70% de su superficie cubierta con agua contaminada por sales (Epstein, 1976). Por otra parte, un 35% de la superficie terrestre está caracterizada por regiones semiáridas y áridas, de las cuales la mitad tienen suelos con problemas de sales y/o sodio (Dudal, 1976). Además el contenido excesivo de sales es uno de los principales obstáculos para obtener rendimientos adecuados de cultivos agrícolas en millones de hectáreas de tierras planas en deltas y estuarios de los trópicos húmedos, que fisiográfica y climatológicamente son adecuadas para cultivos (Ponnamperuma, 1976). Consecuentemente, el problema de las sales parece emanar cuando tierras, en regiones subhúmedas, semiáridas y áridas, con exceso de sales y/o sodio, son sometidas bajo cultivo, así como también, cuando el uso de agua de riego contaminada con sales aumenta el problema de las sales y/o sodio (Repp et al., 1959, Monk y Wiebe, 1961).

Las plantas son afectadas por la salinidad, primariamente por su influencia en la germinación y en la presión osmótica de la solución del suelo que por ende afecta la absorción de agua por las plantas (Flach, 1976). El control de las sales es posible por medio de lavados periódicos con exceso de agua o por sistemas de irrigación que mantengan un flujo de agua constante hacia el subsuelo (US Salinity Laboratory, 1973). Por otra parte, los efectos del exceso de sodio se reflejan en una disminución de la permeabilidad del suelo para el flujo de agua, ya sea por una dispersión de arcilla o por una expansión de los minerales de arcilla, resultando en una lixiviación mínima de las sales cerca del sistema radicular (Flach, 1976). En consecuencia, el uso de agua salina para riego, la presencia de una capa freática a poca profundidad o la permeabilidad deficiente del suelo, indican que los costos de recuperación y manejo de estos suelos son tan elevados que no siempre es factible mantener una concentración baja de sales

^{1/} Trabajo presentado en el VI Coloquio de Suelos Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo, Palmira, Septiembre 19-21, 1979.

^{2/} Ph.D., Fertilidad de Suelos.

y/o sodio en forma económica (US Salinity Laboratory, 1973). Bajo estas circunstancias, una alternativa complementaria al manejo de suelos salinos y/o sódicos es adaptar la planta a estas limitaciones específicas. La selección de cultivos que produzcan mejores rendimientos bajo tales condiciones en combinación con la selección de prácticas especiales de manejo para reducir al mínimo el problema de sales y/o sodio puede constituir un aporte efectivo en la utilización de estos suelos (Epstein, 1976; Nieman y Shannon, 1976; Repp et al., 1959; Rush y Epstein, 1976).

Varios investigadores han encontrado diferencias genotípicas entre plantas tolerantes y sensibles a las sales y/o sodio con respecto a varios parámetros fisiológicos, bioquímicos, edáficos y climáticos (Caldwell, 1974; Epstein, 1972; Levitt, 1972; Tal, 1971; Rush y Epstein, 1976). Por tanto, los resultados de estas investigaciones enfatizan la necesidad de combinar esfuerzos entre fitofisiólogos, fitomejoradores y edafólogos para una efectiva explotación de la variación genética de especies y variedades en tolerar sales en el suelo.

Los mecanismos de selección de especies y variedades para tolerancia a sales y/o sodio poseen ciertas especificaciones mientras se consideran los siguientes principios: 1) Los suelos salinos contienen una mezcla de sales solubles incluyendo suficiente calcio para mantener la estructura del suelo y satisfacer los requerimientos nutricionales de la mayoría de los cultivos (US Salinity Laboratory, 1973); 2) La inhibición del crecimiento vegetal debido a las sales y/o sodio no es un efecto específico de una sal. Por el contrario, se relaciona a la concentración total de sales solubles en el medio externo radicular; 3) La tolerancia a sales y/o sodio por una planta es susceptible de cambiar durante el curso de su desarrollo, y 4) El problema de las sales y/o sodio no puede ser aislado de los factores ambientales ya que su interacción con ellos incide en la respuesta de las plantas (Nieman y Shannon, 1976).

Con las consideraciones anteriores, el propósito de este trabajo es mostrar evidencia de la respuesta diferencial de especies y variedades a suelos salinos y/o sódicos en términos de: (1) Cuantificación de la respuesta diferencial; (2) Posibles mecanismos fisiológicos para tales diferencias; y (3) Factores que modifican la tolerancia o sensibilidad a las sales.

1. CUANTIFICACION DE LA TOLERANCIA DIFERENCIAL A LAS SALES.

Especies y variedades difieren ampliamente en la tolerancia a exceso de sales y/o sodio en el suelo (Epstein, 1976; Caldwell, 1974; Levitt, 1972; Ayers et al., 1952). Sin embargo, los mecanismos exactos por los cuales ciertas especies y variedades toleran las sales y/o sodio presentes en el medio de crecimiento son todavía debatibles (Nieman y Shannon, 1976). Al presente, la evaluación sobre el grado de tolerancia está basada en la mayoría de los casos en la reducción del crecimiento o rendimiento de una planta. Al considerar el crecimiento o rendimiento como indicadores de la tolerancia diferencial entre especies o variedades, varios investigadores (Hayward y Bernstein, 1958; Levitt, 1956; Repp et al., 1959) han propuesto por lo menos tres criterios para evaluar la tolerancia a las sales y/o sodio: 1) La habilidad de una planta para sobrevivir en suelos salinos y/o sódicos, criterio ampliamente usado por ecólogos; 2) El rendimiento absoluto de una planta obtenido en condiciones de toxicidad de sales y/o sodio, criterio usado por economistas, y 3) Los rendimientos relativos de una planta obtenidos en condiciones diferentes de toxicidad de sales y/o sodio en comparación con el rendimiento obtenido en condiciones no tóxicas de sales y/o sodio. Un cuarto criterio que se sugiere en el presente trabajo, se refiere al rendimiento relativo de una planta obtenido en diferentes condiciones de toxicidad de sales y/o sodio en función del rendimiento máximo absoluto obtenido en cualquiera de las condiciones dadas de toxicidad. Este criterio proporciona una base de comparación entre especies y variedades, considerando el potencial genético máximo de crecimiento o producción de una especie o variedad que no siempre se manifiesta bajo condiciones de no toxicidad absoluta de sales.

Observaciones previas sobre tolerancia a sales, se han basado en el primer criterio, pero este método de evaluación tiene una significación práctica muy limitada en la agricultura (US Laboratory Staff, 1973). La limitación se debe a que la sobrevivencia de una planta a la toxicidad de sales no significa de hecho una productividad adecuada. El segundo criterio, aunque de mayor importancia agronómica, su limitación radica en la carencia de una base comparativa de tolerancia entre especies o variedades debido al diferente potencial genético de producción de especies y variedades.

En la mayoría de los casos, las evaluaciones sobre la tolerancia diferencial de especies y variedades a la toxicidad de sales y/o sodio, están en base al criterio del rendimiento relativo (Nieman y Shannon, 1976). En muchos casos la tolerancia diferencial entre especies se evalúa en términos de una reducción del 50% en los rendimientos en comparación con rendimientos obtenidos en suelos no salinos y/o no sódicos (US Laboratory, 1973). La Figura 1 muestra la tolerancia diferencial de varias especies a la salinidad usando el criterio de la reducción del rendimiento en un 50%. Recientemente, la tolerancia relativa a sales de 61 cultivos agrícolas fué evaluada usando el criterio del rendimiento relativo (Maas y Hoffman, 1976). Esta situación, si bien determina la diferenciación entre cultivos tolerantes y sensibles a las sales, los rendimientos de los cultivos más tolerantes son afectados cuando aguas de riego exceden su conductividad eléctrica de 7 a 10 mmhos/cm y los rendimientos de los cultivos sensibles son afectados por aguas que exceden 1 mmho/cm (Nieman y Shannon, 1976). Sin embargo, todo incremento en tolerancia de estos cultivos que permita una producción económica constituye un aporte significativo.

Tolerancia diferencial a las sales entre especies se presenta en la Figura 2 (Magistad et al., 1943). En el caso del frijol, la reducción porcentual del rendimiento de 0.4 a 2.4 atmósferas fué igual a la reducción de 2.4 a 4.4 atmósferas lo que constituye una reducción lineal al aumento de la salinidad. El rendimiento de zanahoria mostró la misma disminución porcentual por cada atmósfera adicional en el medio externo y en el caso de la remolacha el rendimiento a 2.4 atmósferas fue ligeramente reducido, llegando a tener una reducción del 30% en el rendimiento a 4.4 atmósferas. La pendiente de la línea de rendimiento es un índice de tolerancia, lo cual permite indicar que frijol con una pendiente más pronunciada es la especie más sensible. En efecto a 4.4 atmósferas, no fue posible obtener rendimiento alguno, mientras que un 70% del rendimiento máximo fué obtenido en el caso de la remolacha a la misma concentración de sales. Los resultados de este estudio sugieren la posibilidad de seleccionar especies y variedades tolerantes a las sales, empleando como índice de tolerancia la pendiente de la línea de rendimiento. En efecto, la prueba de homogeneidad de coeficientes de regresión es al presente un criterio válido en la selección de especies y variedades a condiciones adversas del suelo (Sartain y Kamprath, 1978; Andrew y Hegarty, 1969).

Comparaciones del crecimiento bajo condiciones de salinidad y no salinidad es otro criterio de cuantificación en la tolerancia diferencial de especies y variedades a las sales y/o sodio. La Tabla 1 ilustra estas comparaciones con 4 ecotipos y 1 variedad de tomate (Rush y Epstein, 1976). En general, la reducción del crecimiento, evaluado en términos de peso fresco, fue del 70% o más en todos los ecotipos silvestres y en la variedad comercial de tomate al ser sometidos al tratamiento de sales y sodio. Las diferencias entre los tres primeros ecotipos silvestres fueron muy pequeñas pero significativas al comparar con el ecotipo 926 y la variedad comercial VF-36.

La comparación de estos resultados con los de la Tabla 2, la cual muestra las tasas de sobrevivencia del mismo material evaluado, enfatiza el hecho de que el criterio de evaluación basado en la sobrevivencia de plantas constituye una evaluación preliminar de tolerancia. En base a estos dos resultados, se seleccionó el ecotipo silvestre 1401 como promisorio para mejoramiento genético con la variedad comercial VF-36 y obtener, de esta manera, una progenie F2 cuyas plantas toleraron la toxicidad de sales y el sodio equivalente a una conductividad eléctrica de 19 mmhos/cm y una concentración de sodio de 150 mM. La Figura 3 ilustra estos resultados obtenidos (Epstein, 1976). Este tipo de trabajo con datos analíticos adicionales puede ser llevado a cabo con muchos cultivos en una forma integral para obtener la información necesaria.

El cultivo de tejidos para seleccionar plantas tolerantes a las sales y/o sodio es una técnica atractiva de los últimos años (Nieman y Shannon, 1976). La tasa a la cual variedades tolerantes a las sales y/o sodio se desarrolla puede ser incrementada con el empleo de las técnicas de cultivo de tejidos vegetales (Nabors *et al.*, 1975). La implicación práctica de esta técnica parece ser que nuevas variedades pueden ser obtenidas a corto plazo y con una reducción significativa en los costos de obtención de variedades tolerantes a las sales (Nabors, 1976). Sin embargo, Strogonov y colaboradores (1970) han estado usando las técnicas del cultivo de tejidos por años para estudiar el efecto de las sales sobre las plantas. Ellos concluyen señalando que plantas intactas generalmente son más tolerantes que tejidos cultivados ya que una planta para ser tolerante requiere de una función planificada y organizada de todos sus órganos; es decir, esta función refleja la capacidad de la planta entera para adaptarse al medio

ambiente. A pesar de lo anteriormente dicho, grupos de investigadores están avocados a producir plantas tolerantes a partir de tejidos seleccionados. Tejidos de tabaco (Dix y Street, 1975; Nabors et al., 1975), maíz, trigo y tomate (Nabors, 1976) están siendo obtenidos con mayor tolerancia. Sin embargo, la regeneración de estos tejidos en plantas enteras con tolerancia elevada a sales y/o sodio no ha sido demostrada hasta el presente.

2. POSIBLES MECANISMOS FISIOLÓGICOS DE LA TOLERANCIA A SALES.

La selección es un proceso de tamizado entre especies y variedades que poseen características deseables, en este caso la tolerancia al exceso de sales y/o sodio (Nieman y Shannon, 1976). Sin embargo, los mecanismos exactos por los cuales ciertas especies y variedades toleran exceso de sales y/o sodio en el medio de crecimiento son todavía debatibles puesto que al presente no se sabe con exactitud que característica estructural, fisiológica, o bioquímica de la planta confiere tolerancia (Maas y Nieman, 1976). Es probable, que la respuesta diferencial entre especies o variedades no depende de una o dos propiedades de la planta sino, por el contrario, de la adaptación total de la planta al medio ambiente.

Varios postulados son dados en la literatura sobre los mecanismos fisiológicos que tratan de explicar la existencia de diferencias entre especies y variedades para tolerar las sales y/o sodio en el medio de crecimiento; entre ellos se citan: 1) Distribución de raíces; 2) Resistencia del protoplasma, y 3) Suculencia celular.

En el primer caso, la intensidad del desarrollo radicular es un importante factor en la tolerancia a las sales y/o sodio (Reep y Mc Allister, 1959). Un sistema radicular bien desarrollado y profundo tiene un consumo más estable de agua, y por lo tanto, menos daño por marchitamiento. Las raíces son de importancia directa en la tolerancia a sales y/o sodio por ser la fuente directa de absorción de sales. La tasa de absorción de sales y/o sodio depende de la concentración de la solución del suelo en la cual las raíces crecen. Un incremento rápido en la presión osmótica de las raíces, a menudo es observado durante el estado particular de desarrollo en que las raíces entran en contacto con concentraciones más altas de sales (Repp et al., 1959). Esta reacción, sucede durante el estado de plántula en suelos que presentan una alta concentración de sales en la capa superficial (0-20 cm). Posteriormente, cuando el sistema radicular alcanza zonas de suelo con menor concentración de sales, el incremento de la presión osmótica radicular es muy lenta. Consecuentemente, el período crítico para las plantas que crecen en estos suelos, es el estado vegetativo inicial después de la germinación. El desarrollo radicular rápido y la distribución de raíces en profundidad constituyen, por lo tanto, factores importantes en la reducción del período crítico mencionado, y por ende, en la tolerancia diferencial entre especies al exceso de sales (Repp et al., 1959).

Investigaciones ecológicas y experimentales con varias especies muestran que el factor fisiológico más importante en la tolerancia a exceso de sales y/o sodio es la resistencia del protoplasma a las sales (Iljin, 1953 y Repp, 1959 citados por Repp et al., 1959). Las sales disueltas en agua entran a la planta y son acumuladas durante el curso de la transpiración. Varias especies muestran diferencias en la cantidad relativa de iones acumulados y un ejemplo es que ciertas especies acumulan más sodio mientras que otras acumulan más calcio u otros cationes (Collander, 1941). En la mayoría de los casos, el resultado final es un incremento en la concentración de sales en función directa con la edad del tejido vegetal (Repp et al., 1959). Cuando la concentración interna de sales llega a ser mayor que la tolerable por el protoplasma, la hoja o la planta muere. Desde este punto de vista, la resistencia protoplásmica se refiere a la habilidad de las células o protoplasma para sobrevivir en condiciones de elevada concentración interna de sales (Monk y Wiebe, 1961). Cuanto mayor sea la resistencia protoplásmica, mayor cantidad de sales puede ser acumulada por las plantas, y por ende, tiene un significado muy importante en la tolerancia diferencial de especies a la toxicidad de las sales (Repp et al., 1959). La Tabla 3 muestra que el protoplasma de varias especies difieren significativamente al resistir el exceso de sodio. *Halogeton glomeratus* tuvo la mayor resistencia que se confirma con el hecho de que es una maleza que invade suelos salinos y/o sódicos. La Remolacha, presentó también una alta resistencia al tratamiento de sodio, y se sabe que esta especie también tolera relativamente suelos salinos y/o sódicos. Siguen en orden decreciente, trébol blanco, trébol dulce, alfalfa y haba.

Considerando la reducción diferencial del rendimiento como un criterio de tolerancia entre especies, (US Laboratory Staff, 1973), la correlación entre rendimiento y resistencia del protoplasma a las sales fue significativa. La implicación de esto es que la depresión en rendimiento incluye los efectos de la muerte de plantas individuales, así como también, la disminución de la productividad de plantas sobrevivientes. En ambos casos, el factor determinante es la resistencia a las sales y la capacidad productiva del protoplasma.

El tercer mecanismo fisiológico propuesto, se refiere a la "suculencia celular", la cual implica el crecimiento y extensión celular de las

hojas (Figura 4). Específicamente, la característica es que tanto células epidermales como células guardianes de los estomas manifiestan un alargamiento y consecuentemente hay menos estomas por unidad de área foliar (Repp et al., 1959). La medida de la succulencia celular es interesante debido a que existen especies que difieren en la habilidad para aumentar en succulencia sobre lo normal (Monk y Wiebe, 1961). Según Steiner, citado por Repp y colaboradores (1959) indica que frecuentemente se observa que la succulencia celular, fisiológicamente demora el aumento de la concentración interna de sales, lo cual ocurre al envejecer las hojas. Valores de succulencia celular de tres especies cultivadas en suelo tratado con sales y suelo normal son presentados en la Tabla 4 . De acuerdo a estos resultados existe una buena correlación entre la succulencia celular y el rendimiento de estas tres especies. Por lo tanto, la determinación de la succulencia celular puede usarse como una prueba para predecir la tolerancia diferencial entre especies y variedades a la toxicidad de sales.

3. FACTORES QUE AFECTAN LA TOLERANCIA O SENSIBILIDAD A LAS SALES

3.1 Estado de Desarrollo Vegetal

A medida que las plantas de una especie o variedad cambian su estado de desarrollo, éstas pueden ser sensibles o tolerantes a las sales en ciertos estados de su desarrollo (Nieman y Shannon, 1976). El arroz, por ejemplo, es bastante sensible durante la primera fase de su desarrollo después de su germinación (Kaddah, 1963; Pearson, 1959), pero aumenta progresivamente su tolerancia durante los estados de macollamiento, floración y maduración del grano (Akihama, 1960; Grist, 1965; Hayward y Bernstein, 1958; Kaddah *et al.*, 1975).

Observaciones hechas por Pearson y Bernstein (1959) muestran el efecto diferencial de la salinidad del suelo en dos estados de desarrollo del arroz (macollamiento temprano y formación del grano). Parte de sus resultados (Figura 5) muestran que una reducción del 50% del rendimiento estuvo asociada con una conductividad eléctrica de 4 mmhos/cm durante el macollamiento temprano, mientras que durante la formación del grano la reducción del rendimiento fué sólo del 17% al mismo grado de salinidad. Máximos niveles de salinidad asociados con rendimientos adecuados parecen ser 2 mmhos/cm durante el macollamiento temprano y 4 mmhos/cm durante la formación del grano. Estos resultados indican que la tolerancia del arroz a las sales aumenta en los estados tardíos de su desarrollo.

En efecto, Kaddah y colaboradores (1973) encontraron que la tolerancia de arroz a las sales incrementa gradualmente después del estado de plántula sin disminuir subsecuentemente su tolerancia en los estados de formación de la panícula y floración. La implicación práctica de todo esto, es que la selección de variedades de arroz debe adoptar criterios de evaluación de tolerancia a sales durante las primeras etapas de desarrollo de esta especie.

La Tabla 5 muestra la tolerancia diferencial de 4 variedades de cebada sometidas a diferentes grados de salinidad en 3 estados de desarrollo (Ayers *et al.*, 1952). Una interpretación de los resultados es que la toxicidad de sales durante los 2 últimos estados de desarrollo afectaron significativamente el rendimiento de la variedad Chevron, con poco efecto en las otras variedades. Se confirmó este efecto al aumentar la toxicidad de las sales en los últimos estados de desarrollo y eliminando la salinidad

en el estado inicial. Sin embargo, al crear condiciones tóxicas de salinidad en la etapa inicial, todas las variedades de cebada fueron afectadas por las sales pero en forma diferente. La más tolerante resultó la variedad California seguida por Atlas y Hank, siendo la más susceptible la variedad Chevron. Estos resultados demuestran que la variedad Chevron fué afectada severamente cuando en la primera fase de su desarrollo estuvo presente la toxicidad de sales. Por otra parte, al mantener un "stress" de salinidad permanente durante el ciclo de vida de las variedades, la reducción de sus rendimientos fué drástica pero mostrando una sobrevivencia diferencial en el orden de California > Hank > Atlas > Chevron. De aquí, la tasa de sobrevivencia puede ser una medida preliminar de tolerancia a las sales.

Rush y Epstein (1976) determinaron las tasas de sobrevivencia a la toxicidad de sales y sodio de 4 ecotipos silvestres y una variedad comercial de tomate (Tabla 2). De los ecotipos silvestres, 1401 y 1044 tuvieron los porcentajes más altos de sobrevivencia, mientras que las plantas de la variedad comercial VF-36 no sobrevivieron.

Consecuentemente, una generalización de todo lo anterior determina la prioridad de encontrar niveles críticos para tolerancia a sales en los estados apropiados de desarrollo para importantes cultivos agrícolas (Ponnamperuma y Bandopadhyaya, 1979).

La baja germinación en suelos salinos y/o sódicos parece estar asociada con la excesiva concentración de sales en los primeros centímetros del suelo, debido al movimiento ascendente de la solución del suelo y evaporación del agua (Nieman y Shannon, 1976). Diferencias entre especies y variedades para tolerar sales, han sido relacionadas a diferencias en la capacidad de germinar en presencia de exceso de sales (Figura 6). Ayers y Hayward (1948) indican que la remolacha azucarera tiene una alta tolerancia durante la mayor parte de su ciclo de vida pero alta sensibilidad durante la germinación. Ciertas variedades de arroz mostraron una alta germinación en condiciones de elevada concentración de sales equivalente a 30 mmhos/cm, pero manifestaron sensibilidad en el estado de plántula (Nieman y Shannon, 1976). Una demora de varios días en la emergencia de semillas de variedades de cebada y trigo fué atribuida a la tensión de humedad del suelo sin ningún efecto tóxico de las sales sobre la germinación (Ayers et al., 1952). De esta manera, la existencia de especies y variedades

sensibles a las sales durante la germinación, sugiere también que la tasa de germinación puede ser otro criterio preliminar de tolerancia, especialmente cuando las especies aumentan su tolerancia en estados posteriores de desarrollo.

3.2 Factores Climáticos

Varios factores climáticos pueden modificar la tolerancia de especies y variedades al exceso de sales y/o sodio. La humedad atmosférica y la temperatura son citadas en la literatura, como los factores más importantes que influyen en la respuesta diferencial de especies y variedades a las sales (Hoffman y Rawlins, 1970, 1971; Hoffman *et al.*, 1971; Bernstein y Ayers, 1951; Ehlig, 1960; Francois y Goodin, 1972).

Una elevada humedad relativa en el ambiente causada por riego de aspersión puede aumentar significativamente los rendimientos de cultivos en suelos salinos (Carolus *et al.*, 1965; Carolus, 1964). En varios casos, una elevada humedad relativa ha mostrado un efecto parcial compensatorio a la toxicidad de sales (Nieman y Poulsen, 1967; Lunt *et al.*, 1960). Por otra parte, la tolerancia a las sales ha sido incrementada por una humedad relativa alta. Recientemente, Hoffman y Rawlins (1970) encontraron que a una humedad relativa del 85% el potencial osmótico del medio externo radicular, requerido para reducir el 50% del rendimiento máximo, fué de -3.5 bars, comparada con -2.2 bars a 40% de humedad relativa. Ellos concluyen indicando que el incremento en la humedad relativa aumentó 60% el rendimiento de frijol. Sin embargo, la tolerancia del algodón a las sales no fué afectada significativamente al aumentar la humedad relativa (Hoffman *et al.*, 1971). Esto indica la existencia de una respuesta diferencial de especies en relación a la interacción sales-humedad relativa. El hecho de no existir interacción entre salinidad y humedad sugiere que el mecanismo por el cual cada factor afecta a la planta es independiente (Hoffman *et al.*, 1971). Por otra parte, el aumento de la resistencia de difusión en las hojas al disminuir la humedad relativa sugiere que el efecto principal de la humedad sobre el crecimiento de la planta resulta de cambios inducidos en la apertura y cierre de estomas (Meiri y Poljakoff-Mayber, 1970; Hoffman y Rawlins, 1970; Hoffman *et al.*, 1971).

La Figura muestra la interacción de la humedad relativa y salinidad sobre el rendimiento relativo de la remolacha, cebolla, rábano, considerando el rendimiento obtenido en condiciones de no salinidad como 100% (Hoffman y Rawlins, 1971). La transformación a rendimiento relativo elimina el

efecto directo de la humedad sobre el rendimiento y muestra solamente la interacción de la humedad y la salinidad. El nivel de salinidad asociado con una reducción del 50% en el rendimiento de la remolacha parece ser independiente del aumento de la humedad relativa. En efecto, el nivel de la salinidad a este porcentaje de reducción del rendimiento cambió de -6 a -7 bars (17%) cuando la humedad relativa aumento de 45 a 90%. Este resultado es similar al obtenido con algodón (Hoffman et al., 1971). La tolerancia a las sales de parte de las otras dos especies (cebolla y rábano) mejoró significativamente al aumentar la humedad relativa. El nivel de salinidad al 50% de reducción del rendimiento cambió de -2.2 a -4.3 bars (96% en el caso de la cebolla y de -2.9 a -4.0 bars (38%) en el caso del rábano. Estos resultados son similares a los obtenidos para frijol (Hoffman y Rawlins, 1970). La implicación en estos resultados es que la elevada humedad relativa parece aumentar la tolerancia a las sales en especies sensibles a un grado tal que es comparable con la de especies tolerantes como la remolacha y algodón.

La temperatura es otro factor ambiental que influye en la tolerancia a las sales. En general, la mayoría de los cultivos son más tolerantes al exceso de sales a temperaturas moderadas (18 - 25°C) que a temperaturas más elevadas (Bernstein y Ayers, 1951 ; Francois y Goodin, 1972; Hoffman y Rawlins, 1970). Los resultados presentados en la Figura 8 (Magistad et al., 1943) muestran que el rendimiento de cebolla fue ligeramente reducido (15%) en el nivel más alto de salinidad cuando la temperatura fue de 20°C. A 25°C y 33°C la reducción en el rendimiento relativo fué bastante significativa (75% y 95%, respectivamente). En el caso de la remolacha, los rendimientos expresados también en base relativa al nivel de salinidad más alto, tuvieron igualmente una reducción menor (30%) a las temperaturas de 20 y 25°C, respectivamente. A la temperatura de 33°C la reducción del rendimiento fue del 40%. En general, la reducción del rendimiento de frijol fué bastante considerable (>75%) por efecto de la salinidad. Sin embargo, la reducción del rendimiento de frijol a 4.4 atmósferas fué similar a 25°C y 33°C y las diferencias en rendimiento obtenidos a 20°C y 33°C fueron significativas lo que indica que a menor temperatura el efecto de las sales fué menor en el rendimiento de frijol.

3.3 Nutrición Mineral

En la mayoría de los estudios sobre tolerancia de especies y variedades a exceso de sales y/o sodio, los cultivos han sido fertilizados en forma adecuada con el propósito de determinar los efectos del exceso de sales bajo condiciones óptimas de fertilidad (Bernstein, 1964ab). El exceso de sales "per se" puede inducir deficiencias nutricionales. En efecto, imbalance en la nutrición de cationes ha sido observado (Bernstein, 1964), y en varios casos, una fertilización suplementaria fué necesaria para anular tales deficiencias (Geraldson, 1957; Heimann, 1958). Algunas publicaciones recientes (Ravikovitch y Porath, 1967; Ravikovitch y Yoles, 1971) indican una respuesta positiva de ciertos cultivos a las aplicaciones de N y P y por ende un aumento en el grado de su tolerancia al exceso de sales. Sin embargo, se han observado casos que una fertilización con N y P aumentó la sensibilidad de algunos cultivos tales como maíz, algodón, trigo y arroz (Khall et al., 1967; Ogo y Morikawi, 1965). Todo ésto parece indicar que el efecto de la fertilización nitrogenada de fósforo sobre el aumento de la tolerancia a exceso de sales es contradictorio.

Khalil y colaboradores (1967) sugieren que aunque la tolerancia al exceso de sales no es incrementada por fertilización, cultivos en suelos salinos pueden responder a la aplicación localizada de P, debido a la restricción del crecimiento radicular por las sales. Además de los efectos del exceso de sales sobre el desarrollo radicular, la salinidad puede tener otros efectos en la disponibilidad de P. La salinidad causa en general un agotamiento rápido del P soluble que parece estar asociado con una elevada concentración de calcio, la cual probablemente causa la precipitación del P como fosfatos tricálcicos (Bernstein et al., 1974).

Por otra parte, también se sugiere que la fertilización potásica puede tener un efecto positivo al contrarrestar los problemas competitivos de la alta concentración de cationes. En efecto, elevadas concentraciones de Ca y Na parecen interferir con la adecuada nutrición potásica (Bernstein y Ayers, 1953).

La Figura 9 muestra el contenido porcentual de Na y K en el tejido foliar de dos ecotipos de tomate en función del aumento de la salinidad en solución nutritiva (Rush y Epstein, 1976). Los niveles de Na en las hojas de la variedad comercial de tomate (VF-36) permanecieron bajos hasta un

cierto punto (0.5 concentración de sales) a medida que la concentración de Na en el medio de crecimiento fué aumentando. Por encima de este punto, el nivel de sodio incrementó considerablemente ocasionando la muerte de la planta. En el ecotipo 1401 el nivel de sodio aumentó en proporción directa con el aumento de la concentración de Na en el medio externo. Parece que la variedad VF-36 tiende a excluir el sodio, el cual es tóxico, mientras que el ecotipo 1401 acumula libremente Na sin efectos tóxicos.

En el caso del potasio, los niveles de este elemento permanecieron altos en el tejido, indicando que el K fué selectivamente acumulado aún a niveles altos de Na en los tratamientos. El contenido de K en el ecotipo 1401 disminuyó considerablemente a medida que el contenido de Na aumentó en el medio externo, lo cual parece indicar que ningún mecanismo selectivo estuvo presente o que aparentemente no es necesario para la sobrevivencia de este ecotipo a los niveles de salinidad expuestos.

Como regla general, la fertilización bajo condiciones de exceso de sal, puede seguir las recomendaciones para cultivos bajo condiciones normales, siempre y cuando la salinidad no sea alta como para inhibir la respuesta del cultivo a la fertilización (Bernstein et al., 1974).

4. CONCLUSIONES

Por lo expuesto, se puede concluir en los siguientes aspectos:

1. Existen diferencias entre especies y variedades de la misma especie en tolerar exceso de sales y/o sodio en el medio externo de crecimiento.
2. La cuantificación de estas diferencias se basa en criterios considerados desde la germinación hasta la obtención del producto final que es el rendimiento. La habilidad de sobrevivir en un estado de desarrollo inicial y el mayor rendimiento en base absoluta o relativa son los criterios más empleados para cuantificar la tolerancia de especies y variedades al exceso de sales.
3. Los mecanismos fisiológicos responsables de la tolerancia a exceso de sales pueden ser mejor entendidos luego de obtener un conocimiento adecuado de la distribución de raíces, resistencia del protoplasma y succulencia celular en relación a las tasas de crecimiento y rendimientos de las plantas.
4. La información disponible sugiere que es necesario considerar varios criterios de evaluación durante el ciclo de vida de la planta, para seleccionar especies y variedades tolerantes a las sales y al sodio. Este proceso permite incorporar el mejoramiento genético para producir resultados satisfactorios en un corto período de tiempo.
5. Existen factores propios de la planta y del medio ambiente que afectan el grado de tolerancia de especies y variedades al exceso de sales y/o sodio. El estado de desarrollo de la planta, el clima y el nivel de fertilización se mencionan como factores influyentes en esta tolerancia. Esto sugiere la necesidad de llevar a cabo estudios con varias especies y variedades "in situ" para cuantificar la respuesta diferencial en términos agronómicos y económicos.
6. En la mayoría de los casos, la tolerancia diferencial entre especies y variedades es el resultado de una selección involuntaria, basada en la adaptación natural de la planta a las condiciones adversas del medio ambiente. Por tanto, es necesario combinar esfuerzos entre fitofisiólogos, fitomejoradores y edafólogos para explotar efectivamente la variación genética natural de especies y variedades en tolerar las sales y/o sodio en el medio de crecimiento.

Tabla 1.
Rendimiento Comparativo de Cuatro Ecotipos Silvestres (*L. cheesmanii*)
y una Variedad Comercial de Tomate (*L. esculentum*) Sometidos a Trata-
mientos de Salinidad*

ECOTIPO O VARIEDAD	TRATAMIENTOS		% DEL CONTROL
	Control	CE = 11 mmhos/cm [Na] = 92 mM	
	---Peso fresco/planta(g)---		
<i>L. cheesmanii</i> 1400	395	120	30
1401	375	110	29
1044	440	110	25
926	400	70	17
<i>L. esculentum</i> VF-36	390	60	15

* Rush y Epstein (1976).

Tabla 2.

Tasas de Supervivencia a la Salinidad* de Cuatro Ecotipos Silvestres (*L. cheesmanii*) y una Variedad Comercial de Tomate (*L. esculentum*)**

ECOTIPOS O VARIEDAD		TASA DE SOBREVIVENCIA
		%
<i>L. cheesmanii</i>	1400	40
	1401	90
	1044	90
	926	50
<i>L. esculentum</i>	VF-36	0

* Tratamiento: Conductividad eléctrica de la solución 56 mmhos/cm y 460 mM Na.

** Rush y Epstein (1976).

Tabla 3.

Resistencia Protoplasmática a las sales de varias Especies*

ESPECIE	NOMBRE COMUN	CONCENTRACION MOLAL DE NaCl QUE MATA EL 50% DE CELULAS
<i>Halogeton glomeratus</i>	Maleza de sal	1.6
<i>Beta vulgaris</i>	Remolacha	0.7
<i>Trifolium repens</i>	Trébol blanco	0.5
<i>Melilotus alba</i>	Trébol dulce	0.4
<i>Medicago sativa</i>	Alfalfa	0.3
<i>Vicia faba</i>	Haba	0.2

* Repp et al. (1959)

Tabla 4 . Relación entre el rendimiento y la succulencia celular de tres especies bajo tratamiento de sales¹

E s p e c i e	Rendimiento Relativo ²	Succulencia Celular ³
	----- % -----	
<i>Trifolium repens</i> (Trébol blanco)	78	68
<i>Medicago sativa</i> (Alfalfa)	64	41
<i>Melilotus alba</i> (Trébol dulce)	67	17

¹ Repp et al. (1959)

² En función del rendimiento obtenido en suelo normal. Suelo tratado: riego semanal conteniendo una solución de 1.5% CaCl + NaCl.

³ Succulencia Celular (%) = $(S_s - S_n/S_s) \times 100$; donde S_s y S_n es la succulencia celular (g humedad/dm² área foliar) en suelo tratado y normal, respectivamente.

Tabla 5. Tolerancia diferencial de cuatro variedades de cebada sometidas a diferentes grados de salinidad durante tres estados de desarrollo*

ESTADOS DE DESARROLLO			VARIETADES			
Siembra → 4 hojas	4 hojas → Espiga	Espiga → Grano	California	Hank	Atlas	Chevrer
-----Conductividad Eléctrica (mmhos/cm)-----			---- Rendimiento Relativo (%) ----			
0.6	0.6	0.7	100	100	100	100
3.9	7.1	8.5	83	84	84	68
3.8	7.7	12.6	95	97	86	64
0.6	13.7	16.4	83	92	70	18
9.5	14.1	0.6	65	45	54	13
9.7	12.5	15.6	21	12	8	1

* Ayers et al. (1952)

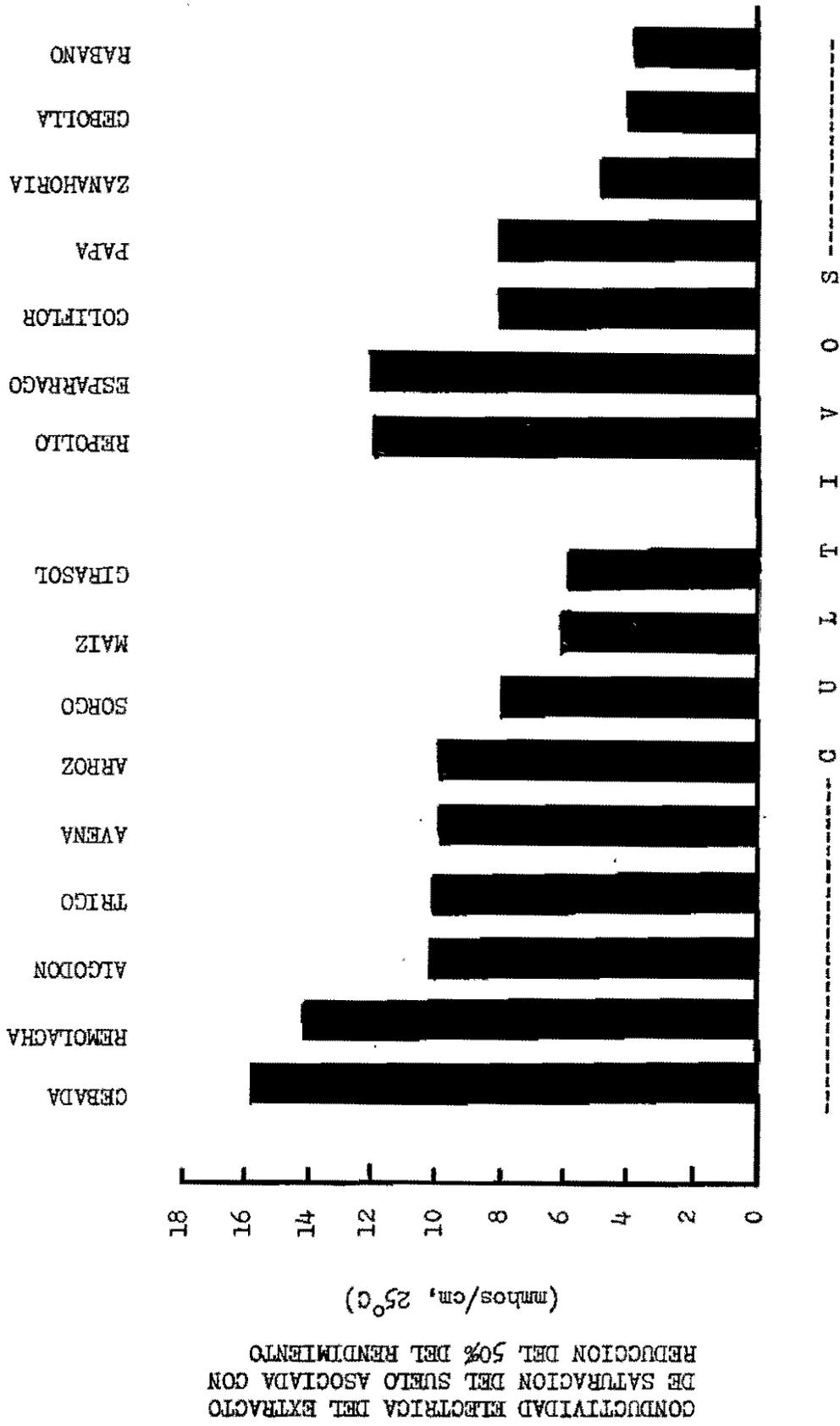


Figura 1. Tolerancia relativa de varias especies al exceso de sales en relación a la reducción del 50% del rendimiento (US Salinity Laboratory, 1973).

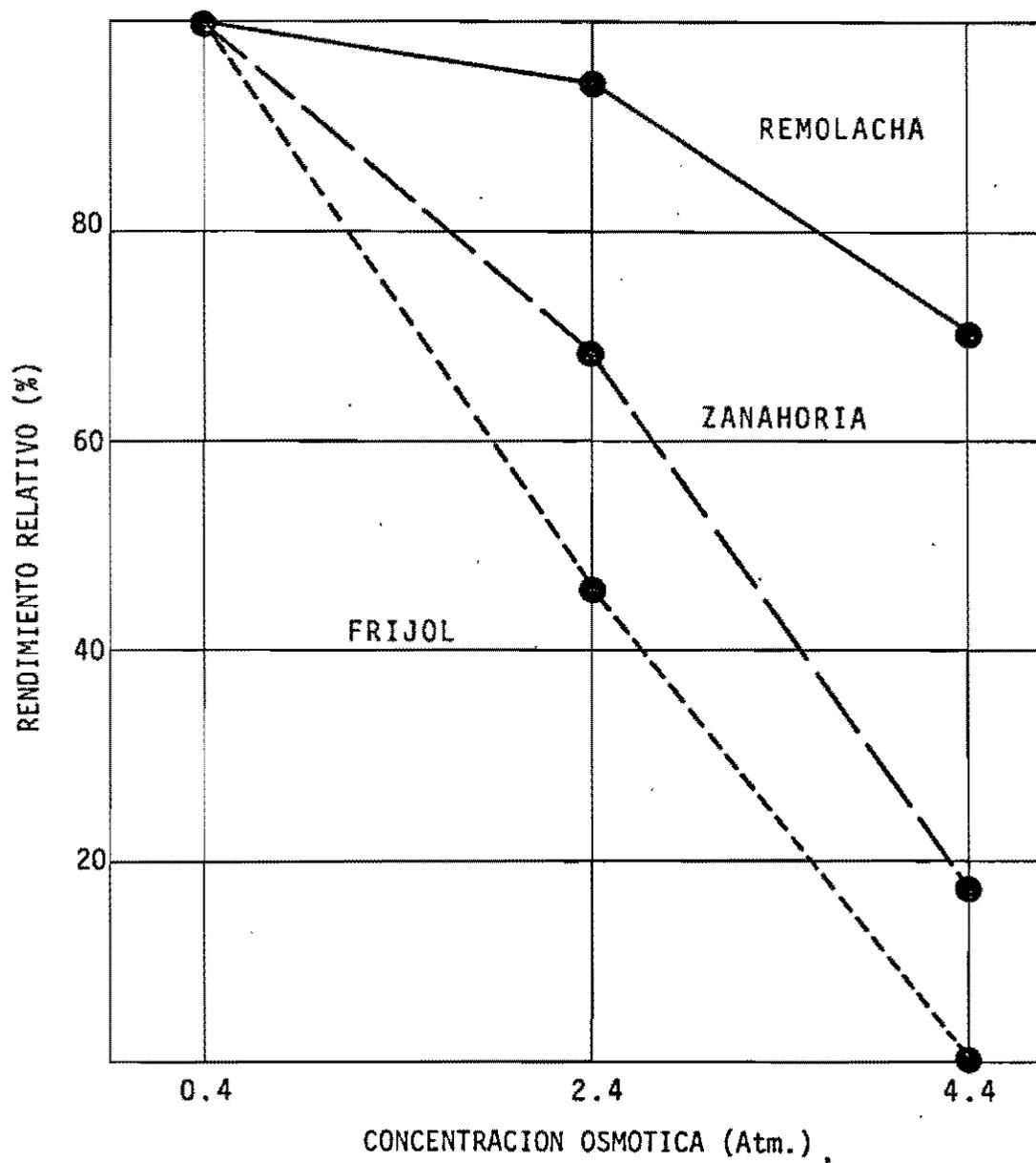


Figura 2 . Efecto diferencial de la concentración de sales sobre el rendimiento de tres especies (Magistad *et al.*, 1943).

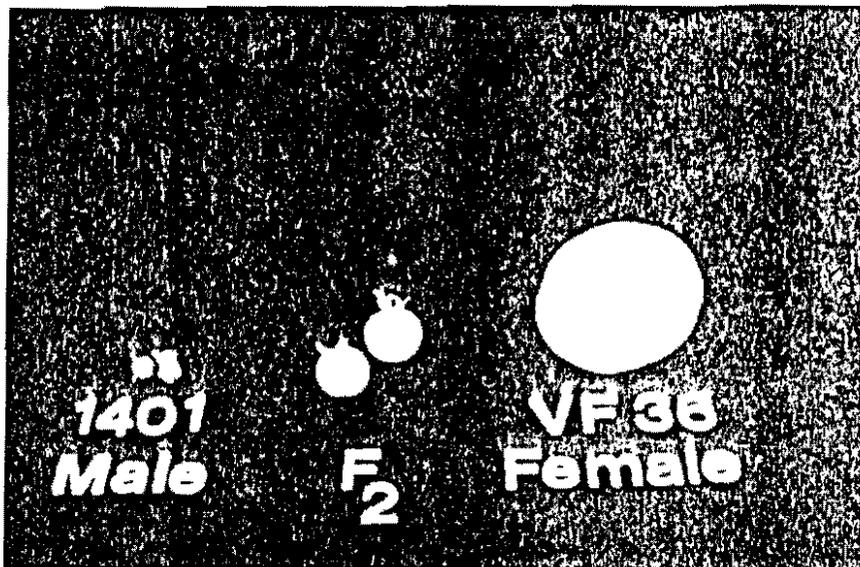


Figura 3. Frutos de ecotipo silvestre de tomate (1401), de la variedad comercial (VF-36) y de la progenie F_2 . (Epstein, 1976).

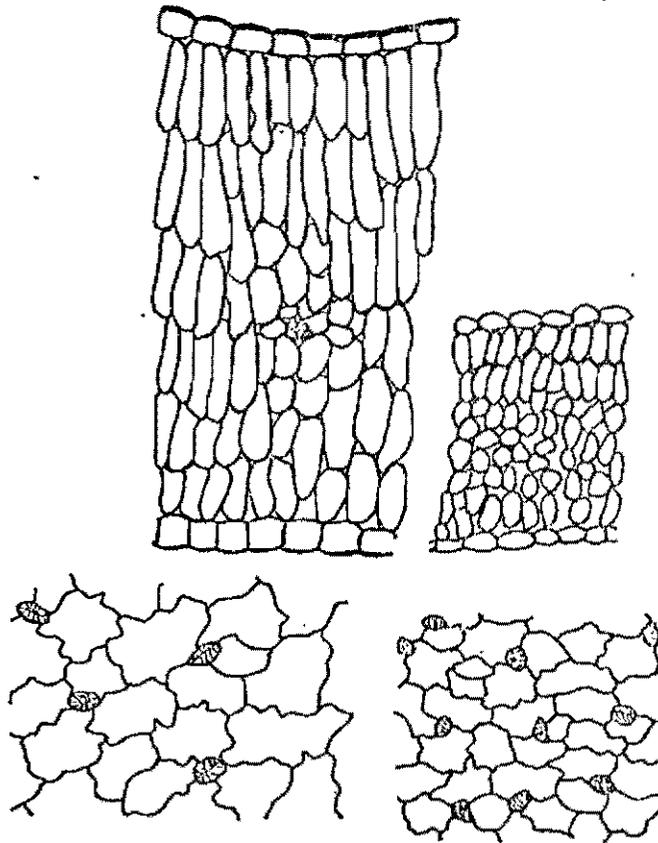


Figura 4 — "Suculencia de sal" expresada por el aumento de tamaño de células (izquierda) y comparada con células normales (derecha). (Repp et al., 1959).

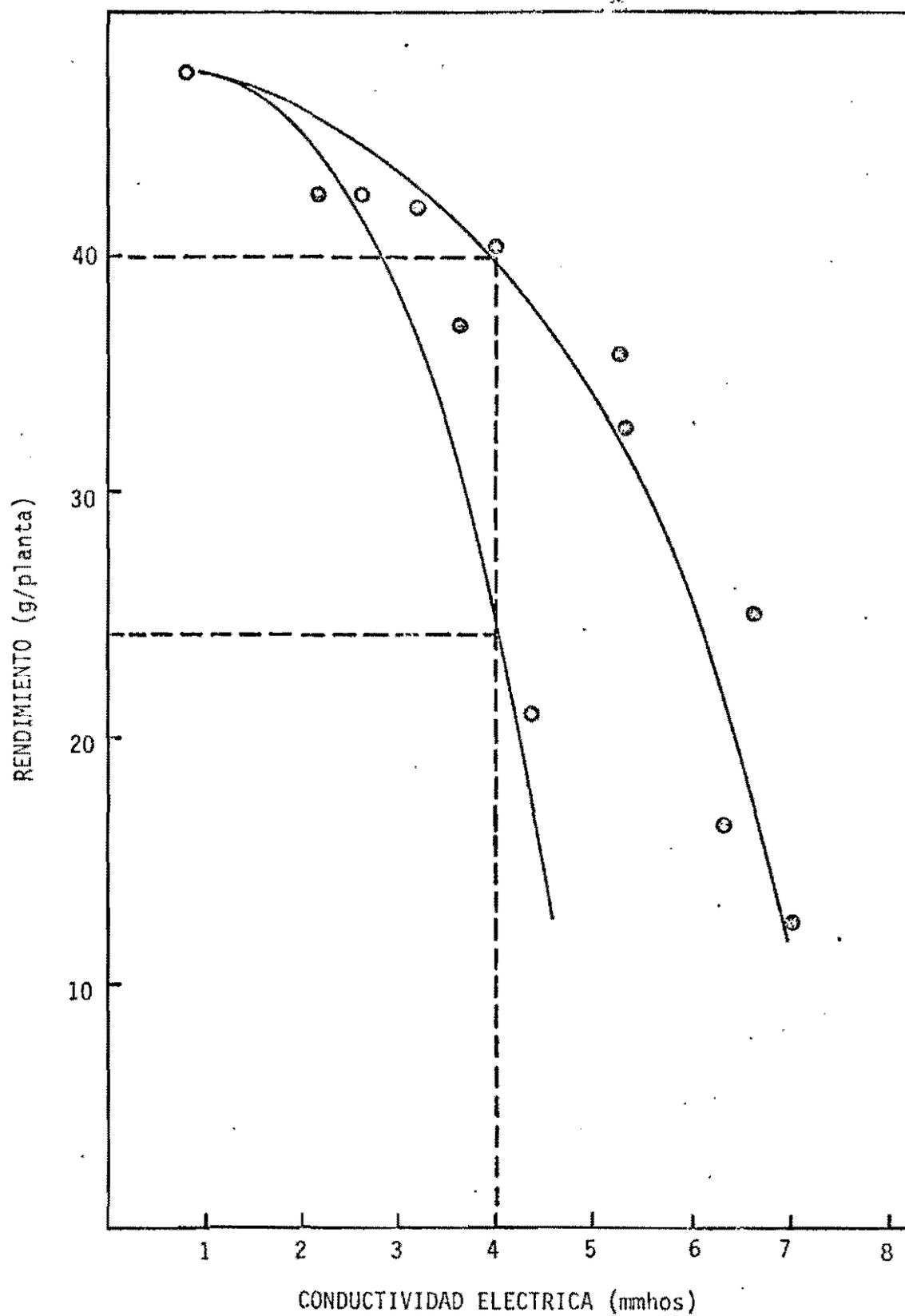


Figura 5 — Relación entre conductividad eléctrica de la solución del suelo y el rendimiento de arroz (Pearson y Bernstein, 1969).

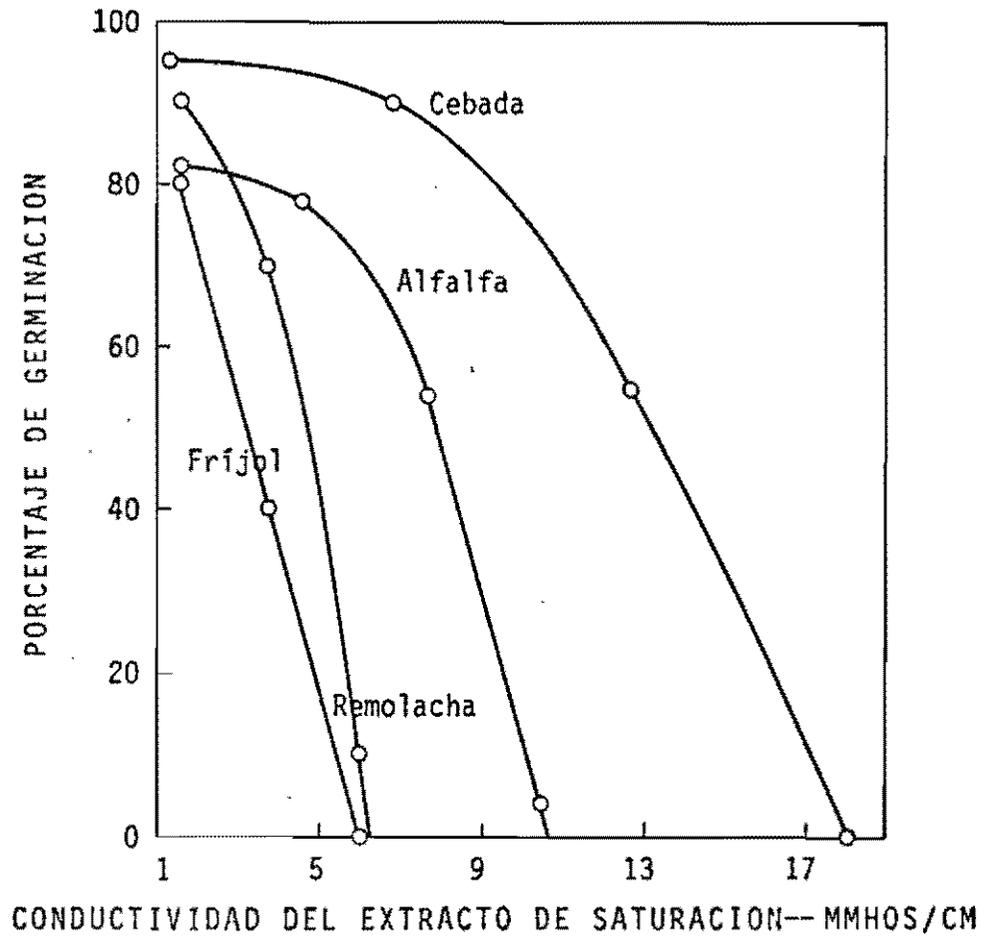


Figura 6. Relación entre el porcentaje de germinación de cuatro especies y la concentración de sales expresada en conductividad eléctrica del extracto de saturación del suelo (US Salinity Laboratory, 1973).

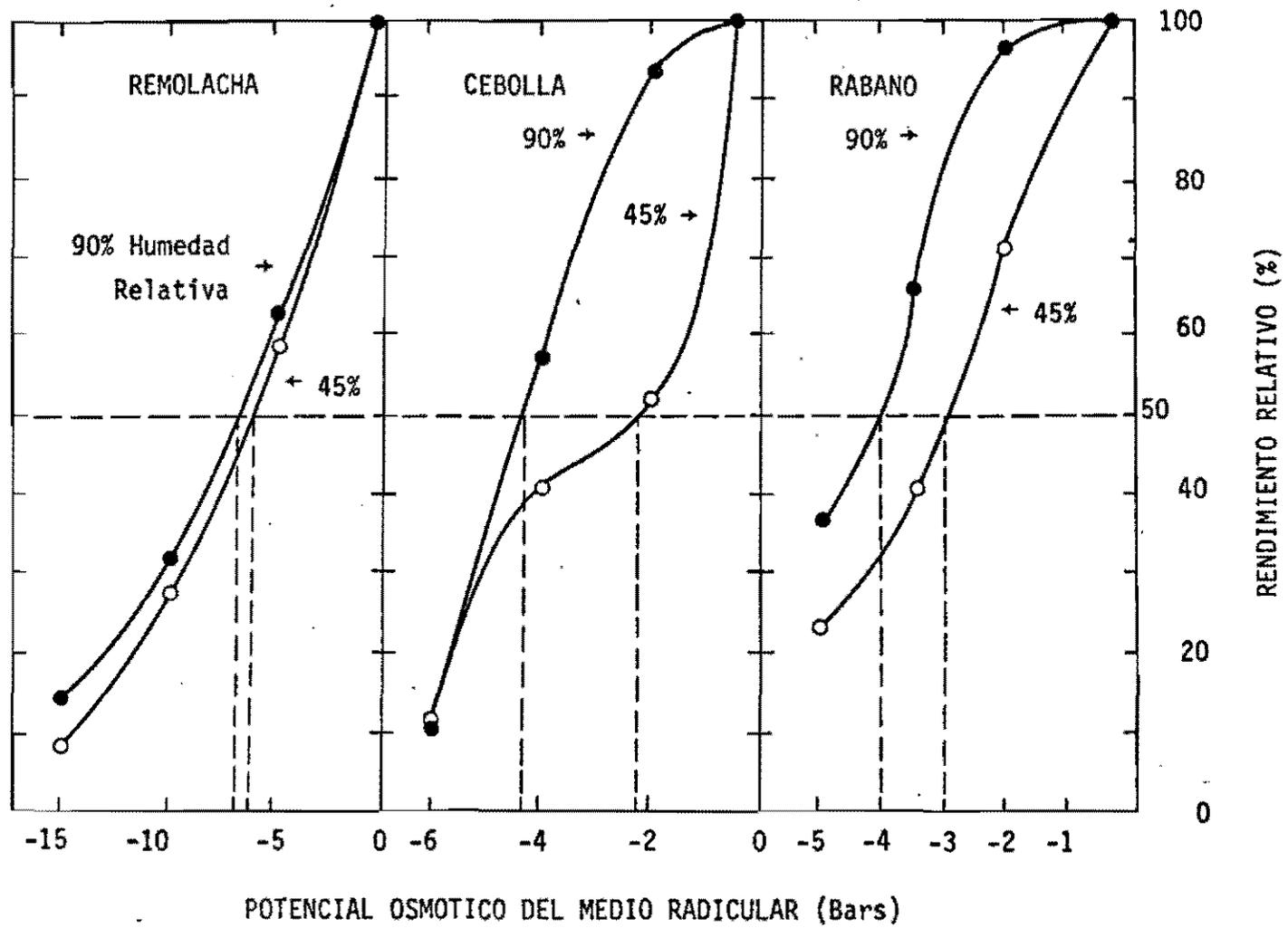


Figura 7 . Influencia de la humedad relativa sobre la tolerancia a sales de tres especies (Hoffman y Rawlins, 1971).

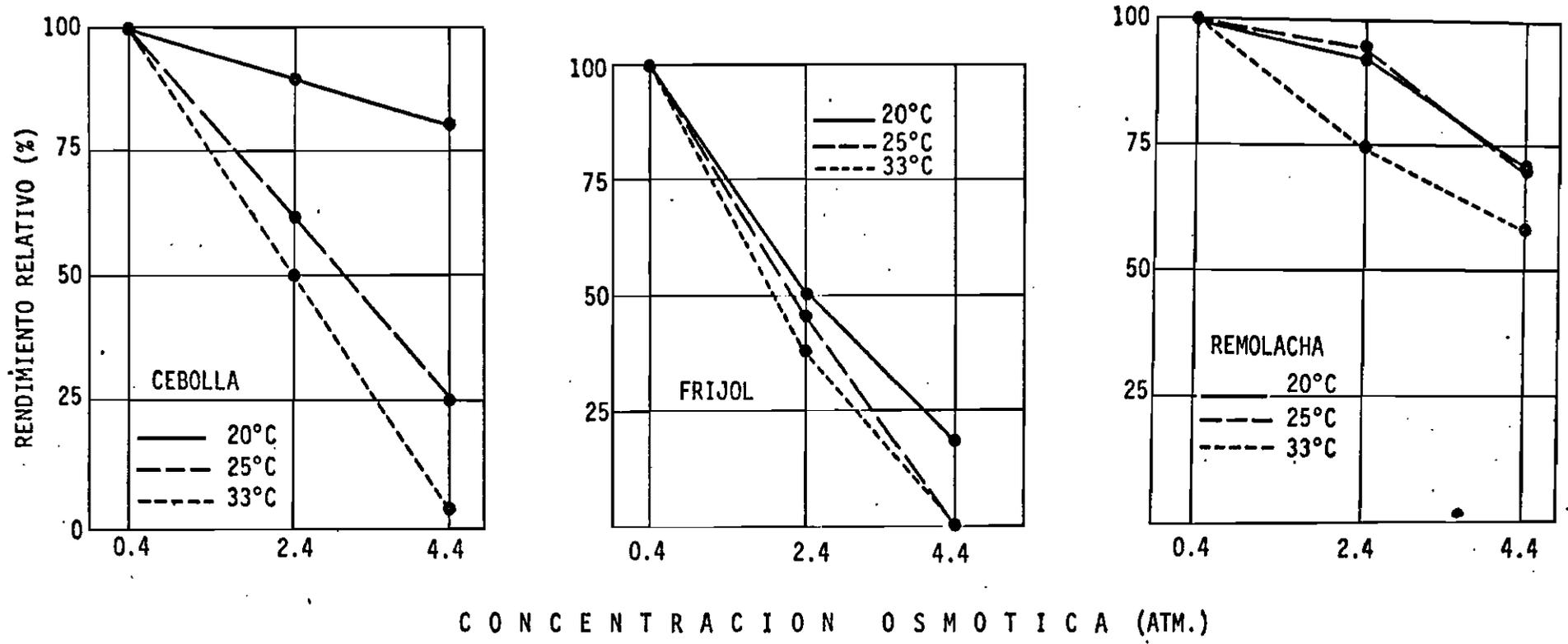


Figura 8. Efecto de la concentración de sales sobre el rendimiento de cebolla, frijol y remolacha, sometidos a tres temperaturas ambientales (Magistad et al., 1943).

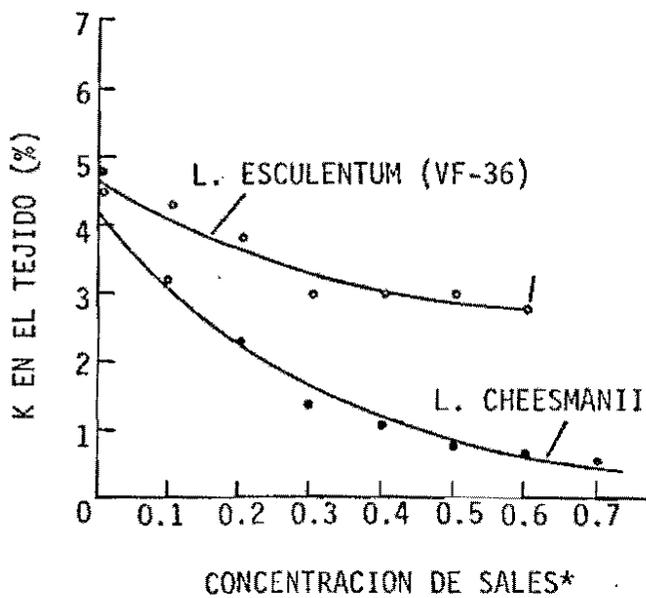
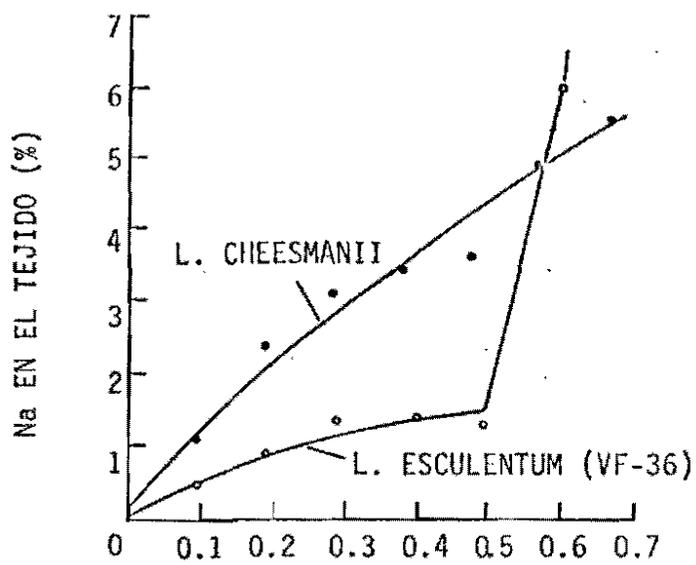


Figura 9— Porcentajes de Na y K en el tejido foliar en función de la salinidad de la solución nutritiva. (Rush y Epstein, 1976).

* 1 unidad de concentración de sales = CE de 56 mmhos/cm y [Na] de 460 mM.

5. LITERATURA CITADA:

- Akihama, K. 1960. Some factors affecting nutrient uptake by rice plants grown under saline conditions. Proc. 4th Congr. Irrig. Drainage, Madrid, 1960. Int. Comm. Irrigation and Drainage Question 13:131-138.
- Andrew, C.S., and M.O. Hegarty. 1969. Comparative responses to manganese excess of eight tropical and four temperate pasture legume species. Aust. J. Agric. Res. 20:687-696.
- Ayers, A.D., J.W. Brown, and C.H. Wadleigh. 1952. Salt tolerance of barley and wheat in soil plots receiving several salinization regimes. Agron. J. 44:307-310.
- Ayers, A.D., and H.E. Hayward. 1948. A method for measuring the effects of soil salinity on seed germination with observations on several crop plants. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 13:224-226.
- Bernstein, L. 1974. Crop growth and salinity. In J.van Schilfgaarde (ed.) Drainage for agriculture. Agronomy 17:39-54.
- Bernstein, L., and A.D. Ayers. 1951. Salt tolerance of six varieties of green beans. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 57:243-248.
- Bernstein, L. 1964a. Effects of salinity on mineral composition and growth of plants. Plant Anal. Fert. Probl. 4:25-45.
- Bernstein, L. 1964b. Salt tolerance of plants. USDA Inf. Bull. 283. 23 p.
- Bernstein, L., and A.D. Ayers. 1953. Salt tolerance of five varieties of carrots. Amer. Soc. Hort. Sci., Proc. 61:360-366.
- Caldwell, M.M. 1974. Physiology of desert halophytes. In R.J. Reimold and W.H. Queen, eds., Ecology of Halophytes. Academic Press, New York. pp. 355-378.
- Carolus, R.L. 1964. A new approach to irrigation practices. The Packer, Weekly Fruit and Vegetable Newspaper, Kansas City, Mo. April 11.

- Carolus, R.L., A.E. Erickson, E.H. Kidder, and R.Z. Wheaton. 1965. The interaction of climate and soil moisture on water use, growth and development of the tomato. Quarterly Bull. Reprint, Vol. 47, No. 4, Michigan State Univ., East Lansing.
- Collander, R. Selective absorption by higher plants. Plant Physiol. 16:691-720. 1941.
- Dix, P.J., and H.E. Street. 1975. Sodium chloride-resistant cultured cell lines from *Nicotiana sylvestris* and *Capsicum annum*. Plant Sci. Lett. 5:231-237.
- DudaI, R. 1976. Inventory of the major soils of the world with special reference to mineral stress hazards. pp.3-13. In M.J. Wright (ed.) Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University Ithaca, New York.
- Ehlig, C.F. 1960. Effects of salinity on four varieties of table grapes grown in sand culture. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 76:323-331.
- Epstein, E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, New York.
- Epstein, E. 1976. Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress: Adaptation of crops to salinity. pp. 73-82. In M.J. Wright (ed.) Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University, Ithaca, New York.
- Flach, K.W. 1976. Formation, Distribution and Consequences of Alkaline Soils in Agricultural Development. pp.25-30. In M.J. Wright (ed.) Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils. Cornell University, Ithaca, New York.
- Francois, L.E., and J.R. Goodin. 1972. Interaction of temperature and salinity on sugar beet germination. Agron. J. 64:272-273.
- Geraldson, C.M. 1957. Control of blossom-end rot of tomatoes. Amer. Soc. Hort. Sci., Proc. 69:309-317.
- Grist, D.H. 1965. Rice. 4th ed. Longmans, Green, London. 548 p.

- Hayward, H.E., and L. Bernstein. 1958. Plant-growth relationships on salt-affected soils. *Bot. Rev.* 24:584-635.
- Haimann, H. 1958. Irrigation with saline water and the ionic environment. p. 173-220. *Potassium Symp. Int. Potash Inst. Verne, Switzerland.*
- Hoffman, G.J., and S.L. Rawlins. 1970. Design and performance of sunlit climate chambers. *Trans. Am. Soc. Agric. Eng.* 13:656-660.
- Hoffman, G.J., and S.L. Rawlins. 1971. Growth and water potential of root crops as influenced by salinity and relative humidity. *Agron. J.* 63:877-880.
- Hoffman, G.J., S.L. Rawlins, M.J. Garber, and E.M. Cullen. 1971. Water relations and growth of cotton as influenced by salinity and relative humidity. *Agron. J.* 63:822-826.
- Kaddah, M.T., W.F. Lehman, B.D. Meek, and F.E. Robinson. 1975. Salinity effects on rice after the boot stage. *Agron. J.* 67:436-439.
- Kaddah, M.T., W.F. Lehman, and F.E. Robinson. 1973. Tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) to salt during boot, flowering, and grain-filling stages. *Agron. J.* 65:845-847.
- Kaddah, M.T. 1963. Salinity effects on growth of rice at the seedling and inflorescence stages of development. *Soil Sci.* 96:105-111.
- Khalil, M.A., F. Amer, and M.M. Elgabaly. 1967. A salinity-fertility interaction study on corn and cotton. *Soil Sci. Soc. Amer., Proc.* 31:683-686.
- Levitt, J. 1956. *The Hardiness of Plants.* Academic Press, New York.
- Lunt, O.R., J.J. Oertli, and H.C. Kohl, Jr. 1960. Influence of environmental conditions on the salinity tolerance of several plant species. 7th Int. Congr. Soil Sci., Madison, Wisc., p. 560-570.
- Maas, E.V., and G.J. Hoffman. 1976. Crop salt tolerance — current assessment. *J. Irrig. and Drainage Div., Am. Soc. Civil Eng. (In press.).*

- Maas, E.V., and R.H. Nieman. 1976. Physiology of plant tolerance to salinity. *Am.Soc.Agron. Special Publ.* (In press.).
- Meiri, A., and Alexandra Poljakoff-Mayber. 1970. Effect of various salinity regimes on growth, leaf expansion and transpiration rate of bean plants. *Soil Sci.* 109:26-34.
- Monk, R.W., and H.H. Wieve. 1961. Salt tolerance and protoplasmic salt hardiness of various woody and herbaceous ornamental plants. *Plant Physiol.* 36:478-482.
- Nabors, M.W. 1976. Using spontaneously occurring and induced mutations to obtain agriculturally useful plants. *Bio Science* 26(12):761-768.
- Nabors, M.W., A.Daniels, L. Nadolny, and C.Brown. 1975. Sodium chloride tolerant lines of tobacco cells. *Plant Sci. Letters* 4:155-159.
- Nieman, R.H., and L.L. Poulsen. 1967. Interactive effects of salinity and atmospheric humidity on the growth of bean and cotton plants. *Bot. Gaz.* 128:69-73.
- Nieman, R.H. and M.C. Shannon. 1976. Screening plants for salinity tolerance. pp. 359-367. *In* M.J. Wright (ed.) *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils.* Cornell University, Ithaca, New York.
- Ogo, T., and S. Morikawi. 1965. Relationship between certain nitrogen fractions in leaf blade of crops and salt tolerance. (1). *Shimane Agr. Coll. Bull.* 13A. p.5-9.
- Pearson, G.A. 1959. Factors influencing salinity of submerged soils and growth of Caloro rice. *Soil Sci.* 87:198-206.
- Pearson, G.A., and L. Bernstein. 1959. Salinity effects at several growth stages of rice. *Agron. J.* 51:654-657.
- Ponnamperuma, F.N. 1976. Screening rice for tolerance to mineral stresses. pp. 341-353. *In* M.J. Wright (ed.) *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils.* Cornell University, Ithaca, New York.

- Ponnamperuma, F.N. and A.K. Bandyopadhyaya. 1979. Soil salinity as a constraint in food production in the humid tropics. Paper presented at the Soils Constraints Conference, IRRI, Los Baños, Philippines.
- Ravikovitch, S., and A. Porath. 1967. The effect of nutrients on the salt tolerance of crops. *Plant Soil* 26:49-71.
- Ravikovitch, S., and D. Yoles. 1971. The influence of phosphorus and nitrogen on millet and clover growing in soils affected by salinity. I. Plant development. *Plant Soil* 35:555-567.
- Repp, G.I., D.R. McAllister, and H.H. Wiebe. 1959. Salt resistance of protoplasm as a test for the salt tolerance of agricultural plants. *Agron. J.* 51:311-314.
- Rush, D.E., and E. Epstein. 1976. Genotypic responses to salinity: Differences between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of the tomato.
- Sartain, J.B. and E.J. Kamprath. 1978. Aluminum tolerance of soybean cultivars based on root elongation in solution culture compared with growth in acid soil. *Agron.J.* 70:17-20.
- Strogonov, B.P., V.V. Kabanov, N.I. Shevyakova, I.P. Lapina, E.I. Komizerko, B.A. Popov, R. KH. Dostanova, and L.S. Prykod'ko. 1970. Structure and function of plant cells in saline habitats — New trends in the study of salt tolerance. *Trans. A. Mercado, Israel Program Sci.* Transl. Jerusalem, 1973.
- Tal., M. 1971. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: response of *Lycopersicon esculentum*, *L. peruvianum*, and *L. esculentum minor* to sodium chloride solution. *Aust. J. Agric. Res.* 22:631-638.
- U.S. Salinity Laboratory Staff. 1973. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. USDA Handbook 60, Riverside, California. (Versión en Español).

