

Tolerancia de plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) a la salinidad por NaCl

Tolerance of pineapple guava plants (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) to NaCl salinity

Fánor Casierra-Posada¹ y Sandra Yaqueline Rodríguez²

Resumen: Los efectos de la salinidad por NaCl sobre la producción y la distribución de la biomasa, la toma de agua y el área foliar total fueron investigados en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) cultivadas en materas con suelo bajo condiciones de invernadero, durante ocho meses. Los tratamientos con la sal comenzaron 60 d después del trasplante. El NaCl fue agregado en diferentes concentraciones: 0, 20, 40, 60, 80 mM de NaCl en el suelo. Estas concentraciones correspondieron a conductividades eléctricas de 2,8; 4,6; 6,1; 8,4 y 11,1 dS · m⁻¹, respectivamente. Para evitar el choque osmótico, el tratamiento salino fue impuesto progresivamente, aumentando la concentración de sal cada semana hasta alcanzar la concentración final. Las materas se regaron dos veces por semana y se evitó el exceso del agua. El incremento en la salinidad tuvo poca o ninguna influencia sobre la producción y distribución de la biomasa, pero disminuyó la evapotranspiración de las plantas. El agua evapotranspirada se redujo considerablemente a medida que la salinidad fue aumentada en el suelo. Los resultados sugieren que las plantas de feijoa muestran tolerancia a la salinidad bajo condiciones de invernadero.

Palabras claves adicionales: estrés salino, área foliar, distribución de materia seca

Abstract: The effects of NaCl salinity on the biomass production and partitioning, water uptake and total leaf area were investigated in pineapple guava (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) plants grown in pots with soil under greenhouse conditions during eight months. Salt treatments started 60 days after planting. Sodium chloride was added to the soil in different concentrations of 0, 20, 40, 60, or 80 mM NaCl. These concentrations contributed to electrical conductivities of 2.8, 4.6, 6.1, 8.4, or 11.1 dS · m⁻¹, respectively. In order to avoid osmotic shock, saline treatment was imposed incrementally, increasing the salt concentration every week until the final concentration was reached. Pots were irrigated two times a week and the water excess was avoided. Increasing salinity had little or no influence on biomass production and partitioning, but reduced evapotranspiration of plants. Water lost through evapotranspiration during this study was markedly reduced as salinity was increased in soil. The results suggested that pineapple guava plants had tolerance to NaCl salinity under greenhouse conditions.

Additional key words: salt stress, leaf area, dry matter partitioning

Introducción

LA FEIJOA (*ACCA SELLOWIANA* [BERG] BURRET) es una planta arbustiva subtropical originaria de Sudamérica que anteriormente fue considerada como planta ornamental, por lo que fue introducida a Europa como curiosidad botánica. Dado que los frutos presentan propiedades organolépticas interesantes, se ha cultivado a partir de la década de los setentas con criterios de industrialización,

en países como Nueva Zelanda, Brasil, Italia, Francia, España, Estados Unidos y Colombia (Quintero y Pachón, 1992). En la actualidad, esta especie se ha ubicado entre las diez especies frutícolas agroindustriales promisorias en Colombia, aunque sólo hay 165 ha sembradas a nivel nacional, de las cuales 48,67% se encuentran en Boyacá, en donde los municipio más productores son Jenesano, Tibaná y Tibasosa. El rendimiento del cultivo a nivel nacional es de 8,6 t · ha⁻¹. En el país, 30,86% del

Fecha de recepción: 25 de enero de 2006

Aceptado para publicación: 30 de noviembre de 2006

¹ Profesor asociado, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), Tunja. e-mail: fcasierra@tunja.uptc.edu.co

² Ingeniera agrónoma, Programa de Ingeniería Agronómica, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), Tunja. e-mail: yaqui1507@yahoo.com

área cultivada se riega por gravedad, 46,08% por aspersión y 23,07% por goteo (Dane, 2004).

Se han hecho aportes importantes en la ecofisiología de las plantas de feijoa (Fischer, 2003), en fisiología de la poscosecha (Gallego *et al.*, 2003), en la identificación y obtención de metabolitos secundarios (Oldřich *et al.*, 2005; Fernández *et al.*, 2004; Ruberto y Tringali, 2004), en prácticas culturales (Alterio y Benítez, 1994), en características nutricionales de frutos (Ferrara y Montesano, 2001) y en mejoramiento genético (Degenhardt *et al.*, 2002; Nodari *et al.*, 1997); sin embargo, no se han realizado estudios detallados sobre su comportamiento en condiciones de salinidad en el suelo, a pesar de que se reporta como una planta ligeramente tolerante a ella (Black, 2003). Esta planta llega a tolerar una conductividad en el suelo entre 1,2 y 2,0 dS · m⁻¹, pero, por encima de 1,2 dS · m⁻¹, se estima que su rendimiento se reduce en 20% por cada unidad que se incremente la conductividad eléctrica (Hanlon *et al.*, 2002; Leland, 1980; Bresler *et al.*, 1982).

La salinidad por NaCl inhibe el crecimiento y reduce la producción de muchas especies vegetales. Se presume comúnmente que la inhibición del crecimiento vegetal bajo estrés salino está asociada a alteraciones en las relaciones hídricas –efectos osmóticos–, a los efectos específicos de los iones –exceso o deficiencia– o a la disponibilidad de energía –carbohidratos– (Lazof y Bernstein, 1998; Munns, 1993). Los mecanismos exactos de la inhibición del crecimiento bajo condiciones de estrés salino no se han dilucidado por completo. Las investigaciones en la inhibición y la tolerancia subyacentes de los mecanismos del crecimiento confían a menudo en estudios comparativos de líneas, de cultivares o de mutantes que muestran diferentes niveles de sensibilidad o de resistencia a las condiciones subóptimas para el crecimiento. La evaluación y calificación del nivel de tolerancia de los procesos de crecimiento al estrés en diversos materiales vegetales usados para la investigación son una etapa fundamental para el establecimiento de tales estudios comparativos.

El establecimiento de los parámetros para la evaluación de la tolerancia de los vegetales no es un proceso sencillo (Bernstein *et al.*, 2001), dado que la salinidad puede tener un efecto diferencial en varios procesos del crecimiento en la planta, como en el crecimiento generativo y vegetativo, que pueden afectarse de manera diferente, siendo a menudo éste último más sensible a la salinidad que el crecimiento y el desarrollo de la raíz (Ryan *et al.*, 1975; Delane *et al.*, 1982; Weimberg *et al.*, 1984).

El objeto del presente estudio fue la determinación de la tolerancia de plantas de feijoa a la salinidad por NaCl, teniendo como parámetros de evaluación la acumulación y distribución de fitomasa en los diferentes órganos de la planta, la evapotranspiración y el área foliar.

Metodología

Se tomaron plantas obtenidas a partir de semilla, provenientes del municipio de Jenesano (Boyacá). Bajo condiciones de invernadero, las plántulas con cuatro hojas se colocaron en materas plásticas con capacidad para 3 kg de suelo. Una vez las plantas reiniciaron el crecimiento, se aplicó al suelo de cada matera una mezcla de fertilizante comercial de alta solubilidad (valores en gramos de fertilizante por kilogramo de suelo), así: N, 0,4; P₂O₅, 0,03; K₂O, 0,05; CaO, 0,0005; MgO, 0,0013; S, 0,00137; B, 0,0002; Cu, 0,00014; Fe, 0,00012; Mn, 0,0013; Mo, 0,00005 y Zn, 0,0002.

Los tratamientos para inducir la salinidad con NaCl fueron 0, 20, 40, 60 y 80 mM · kg⁻¹ de suelo seco al aire e indujeron valores de conductividad eléctrica de 2,8; 4,6; 6,1; 8,4 y 11,1 dS · m⁻¹, respectivamente. Los tratamientos se aplicaron cerca de 60 d después del transplante. La cantidad total de NaCl se aplicó de modo gradual a cada matera a lo largo de un periodo cercano a cuatro semanas, según la metodología reportada por Casierra-Posada y García (2005). Durante el ensayo, la humedad del suelo de las materas se mantuvo cercana a la capacidad de campo. La cantidad de agua diaria para regar las materas se calculó con base en el peso de la matera y en la pérdida de agua con respecto al día anterior, de manera que el suelo en las materas no llegara al punto de marchitez temporal ni sobrepasara la capacidad de campo. Las plantas se cosecharon ocho meses después de terminar los tratamientos con la sal, momento en el que se determinó: el área foliar, mediante un analizador Li-Cor® 3000A (Li-Cor, USA); la acumulación de fitomasa en hojas, tallos y ramas y raíces, mediante el secado de los diferentes órganos a 70 °C durante 48 h; la relación raíz/parte aérea, como el cociente del peso seco de la parte aérea y el de la raíz; la evapotranspiración, como la sumatoria del agua aportada a cada matera durante todo el ensayo, y finalmente el peso específico de las hojas, expresado como el cociente entre el peso seco de las hojas y el área foliar.

El diseño estadístico usado fue en bloques al azar con seis replicaciones. Los resultados obtenidos se sometieron a un análisis de varianza clásico para determinar

la significancia. La diferencia entre promedios se determinó mediante la prueba de comparación de Tukey ($P < 0,05$). Los análisis estadísticos se realizaron con la versión 11.5 de SPSS®. Las figuras se presentan en formato de barras con su respectiva desviación estándar.

Resultados y discusión

Área foliar

El área foliar mostró un comportamiento inversamente proporcional a la concentración de sal en el sustrato; sin embargo, la reducción no fue suficiente para que se presentara diferencia estadísticamente significativa entre los tratamientos (figura 1). Se observó que los tratamientos con concentración de NaCl entre 20 y 60 mM redujeron el área foliar en 12% a 16%, con respecto al área foliar alcanzada por el testigo; pero el tratamiento con 80 mM de la sal redujo el área foliar de las plantas en 31%.

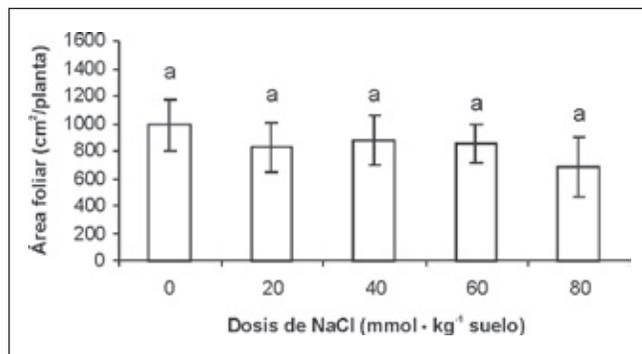


Figura 1. Área foliar en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl. Promedios con letras iguales no presentaron diferencia significativa, según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Resultados similares en cuanto a la reducción del área foliar bajo condiciones de salinidad fueron reportados también en *Lycopersicon esculentum*, en el que además se redujo la densidad y la conductancia de los estomas, la transpiración y la asimilación neta de CO₂ (Romero-Aranda *et al.*, 2001). Por otro lado, se ha encontrado que el área foliar total de las plantas de *Sorghum bicolor* se reduce notablemente con la salinidad (Netondo *et al.*, 2004a). La disminución del área foliar se atribuyó a la senectud y a la muerte temprana de las hojas, a la tasa de crecimiento reducida y a la aparición retrasada de hojas (Bernstein *et al.*, 1993).

Se encontró que las partes superiores dobladas de la hoja, la sequedad rápida de los extremos de la lámina, o

ambos síntomas, eran índices de desarrollo anormal de las hojas. Las plantas de *S. bicolor* expuestas a estrés salino presentaron una anomalía denominada ‘síndrome de desarrollo perturbado de la hoja’ (en inglés, *developmentally perturbed leaf syndrome*) (Amzallag *et al.*, 1993), que se ha asociado a deficiencia del calcio (Maas y Grieve, 1987; Grieve y Maas, 1988). Es así, como las plantas de *S. bicolor* mantenidas bajo estrés salino mostraron una concentración reducida de Ca²⁺ en las láminas foliares (Netondo *et al.*, 2004). En el presente trabajo, el impacto negativo del NaCl sobre el desarrollo del área foliar se presentó incluso con la concentración más baja de la sal y tuvo un aumento directamente proporcional a la concentración de la sal en el sustrato, lo que podría considerarse como una de las causas de la reducción en la ganancia de materia seca bajo estrés salino, dado que la reducción en el área foliar conduce a una disminución en la tasa fotosintética.

Relación raíz/parte aérea

El valor de la relación raíz/parte aérea se redujo, con respecto al testigo, con los tratamientos de 20 a 60 mM de NaCl, pero cuando en el sustrato se aplicaron 80 mM de la sal, la relación se incrementó ligeramente (figura 2).

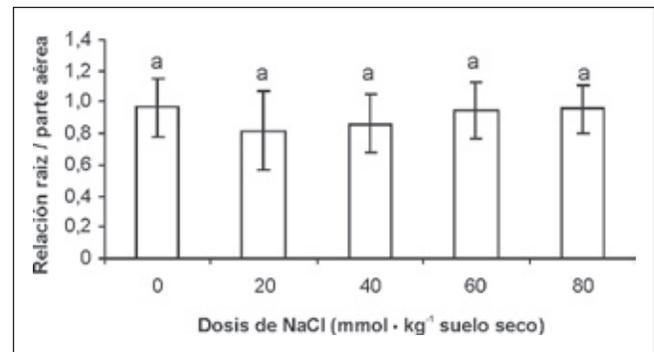


Figura 2. Relación raíz/parte aérea en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl. Promedios con letras iguales no presentaron diferencia significativa, según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Se ha encontrado que las variaciones en la relación raíz/parte aérea son dependientes de la distribución de los fotoasimilados, que puede estar influenciada por los estímulos ambientales, como la exposición de la parte aérea al CO₂, entre otros (Rogers *et al.*, 1996). Además, esta relación depende también de la capacidad del vegetal para modificar la distribución de materia seca, de manera que la alteración en la proporción entre órganos aéreos y subterráneos le permita a la

planta tolerar las condiciones adversas circundantes. En cuanto a esta variable, se reporta que el valor de la relación se incrementa ligeramente en proporción con la salinidad en el sustrato (Gonçalves *et al.*, 2001), lo que significa que se sacrifica la acumulación de biomasa en los órganos aéreos a favor de su depósito en las raíces, pudiendo la planta explorar un mayor volumen de suelo hasta encontrar horizontes con menor acumulación de sales. De igual manera, en el presente trabajo el valor de esta relación raíz/parte aérea se alteró muy poco y mostró una tendencia al incremento, con valores de conductividad eléctrica entre 4,6 y 11,1 dS · m⁻¹, resultados muy similares a los reportados por Gonçalves *et al.* (2001).

Peso seco total

En cuanto al peso seco total por planta, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos con la sal; sin embargo, las concentraciones de NaCl en el sustrato indujeron una reducción del peso seco de 14,1%, 13,5%, 20,3% y 23,6%, con los tratamientos de 20, 40, 60 y 80 mM, respectivamente (figura 3).

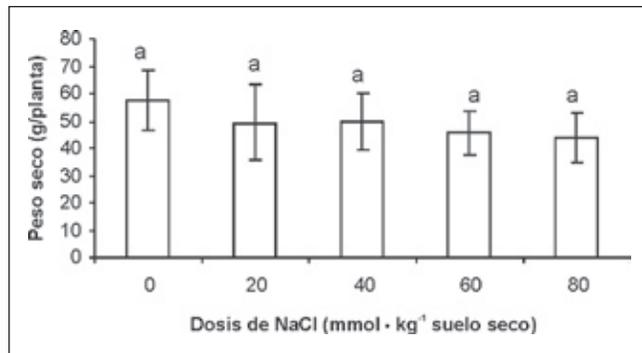


Figura 3. Peso seco total en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl. Promedios con letras iguales no presentaron diferencia significativa, según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

De igual manera, en plantas de *Psidium guajava* expuestas a estrés salino se encontró una reducción en el peso total de la planta, que fue asociada al incremento en la resistencia de los estomas y a la reducción en la eficiencia fotoquímica de las plantas, produciendo, en consecuencia, una disminución en la tasa fotosintética (Ebert *et al.*, 2002; Gonçalves *et al.*, 2001; Ali-Dinar *et al.*, 1998a; Ali-Dinar *et al.*, 1998b; Ali-Dinar *et al.*, 1999; Walker *et al.*, 1979).

Distribución de materia seca en los diferentes órganos

Con respecto a esta variable, no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos. En la figura 4 se observa un comportamiento muy similar de la cantidad de materia seca acumulada en las raíces, tallos y hojas, cuando las plantas se expusieron a los diferentes tratamientos, lo que implica que la salinidad tuvo poco efecto sobre la acumulación y distribución de fitomasa en las plantas.

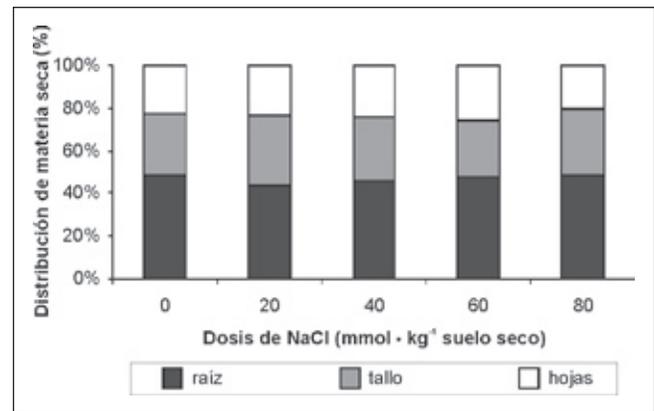


Figura 4. Distribución de la fitomasa en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl.

Este comportamiento de la distribución de fitomasa en los diferentes órganos de las plantas de feijoa es un índice de la eficiencia del mecanismo de adaptación del vegetal al sustrato salino, el cual muestra normalmente diferencias marcadas entre géneros y especies vegetales (Katerji *et al.*, 2003). Se han encontrado diferencias entre especies frutícolas arbóreas, incluso en algunas pertenecientes al mismo género, como es el caso del género *Annona*, expuestas a 60 mM de NaCl. *A. muricata* no presentó grandes variaciones en cuanto al crecimiento vegetativo, mientras que *A. cherimola* redujo su crecimiento en un 39% bajo las mismas condiciones de salinidad (Ebert, 1998). Entre cultivares de *P. guajava*, también se ha reportado diferencia en cuanto a su tolerancia a la salinidad; así, el cultivar ‘Ganib’, de pulpa rosada, mostró mayor tolerancia que el cultivar ‘Pakistani’, de pulpa blanca (Ali-Dinar *et al.*, 1999). Por tanto, especies con parentesco cercano exhiben diferentes niveles de tolerancia a la salinidad, logrando reducir su efecto negativo, a pesar de que la reducción del potencial osmótico interno y externo de las células tiene frecuentemente como resultado una disfunción del sistema enzimático.

Esta disfunción conduce a la poca disponibilidad de materiales estructurales de los tejidos, como resultado de la reducción en la tasa de fijación de CO₂ y en la asimilación de nitrógeno (Ali-Dinar *et al.*, 1999).

Peso específico de las hojas

Este parámetro mostró un comportamiento directamente proporcional a la concentración de NaCl en el sustrato (figura 5). Los tratamientos entre 20 y 60 mM de NaCl mostraron un peso específico alrededor de 2,9% por encima del peso de las hojas del testigo, pero las hojas de las plantas tratadas con 80 mM de NaCl presentaron un peso específico de las hojas 9,6% por encima del peso de las hojas en las plantas testigos.

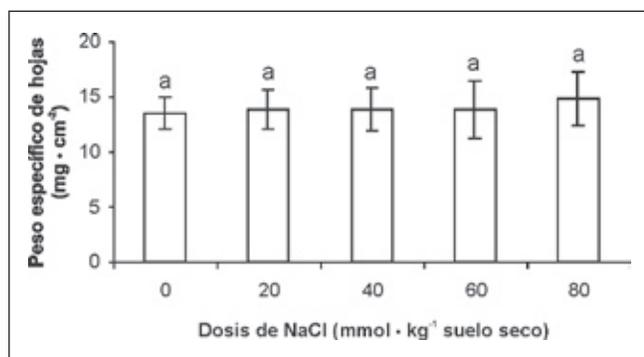


Figura 5. Peso específico de las hojas en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl. Promedios con letras iguales no presentaron diferencia significativa, según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

El incremento en el peso de las hojas de plantas expuestas a la salinidad es el resultado de la acumulación de metabolitos osmoprotectores, necesarios para el ajuste osmótico. Este mecanismo es una respuesta adaptativa fundamental de las células de plantas que se exponen a la salinidad (Roosens *et al.*, 1999; Keles y Öncel, 2004). Los solutos orgánicos neutrales pueden desempeñar un papel importante en el equilibrio de la presión osmótica del citoplasma con el de la vacuola. La cantidad de solutos aumenta con la salinidad en muchas especies vegetales (Greenway y Munns, 1980). Los resultados del trabajo de muchos investigadores que han estudiado los mecanismos de la tolerancia a la salinidad en plantas demuestran la importancia de la acumulación de metabolitos en los tejidos, que conduce a la retención de agua y/o a la protección de rutas bioquímicas.

Cuando se probaron enzimas individuales en plantas transgénicas, se demostró que la acumulación de

manitol, prolina, fructanos, trehalosa, betaina, glicina y ononitol proporcionaba a las plantas una tolerancia marginal más alta a la salinidad (Tarczynski *et al.*, 1993; Kavi Kishor *et al.*, 1995; Pilon-Smits *et al.*, 1995; Holmström *et al.*, 1996; Hayashi *et al.*, 1997; Sheveleva *et al.*, 1997). También se ha reportado que la tolerancia a la salinidad es un rasgo multicelular; además, se determinó la ruta biosintética del mio-inositol, que conduce a los inositoles desnaturalizados en una ruta específica responsable de la tolerancia a la salinidad en la halofita *Mesembryanthemum crystallinum* (Loewus y Dickinson, 1982; Vernon y Bohnert, 1992; Donald *et al.*, 1998).

Los resultados de investigaciones acerca del papel de los agentes osmoprotectores en los mecanismos de tolerancia al estrés salino han puesto en evidencia que el mio-inositol es un componente central en varias rutas bioquímicas. Es parte por lo menos de cuatro ciclos, en los que actúa hasta el final de la ruta o se desvía hacia productos finales con *turnover* lento. Para comprender su participación en la tolerancia a la salinidad, se debe recordar que, en primer lugar, los fosfatos de inositol son esenciales en la transmisión de estímulos en casi todos los organismos; en plantas, el hexafosfato de inositol participa en el almacenamiento del fosfato (Hübel y Beck, 1996). Además, los lípidos que contienen inositol son componentes de membranas (Mathews y Van Holde, 1990) y el galactinol sintetizado por la UDP-galactosa y el inositol son los sustratos básicos para las series rafinosa de los azúcares en plantas. Estos azúcares están implicados en la tolerancia al estrés y posiblemente también en el transporte de carbohidratos (Loewus y Dickinson, 1982). Por último, el inositol se puede conjugar con las auxinas en la actividad biológica de prevención al estrés y puede permitir el transporte en el interior de la planta (Cohen y Bandurski, 1982). De esta manera, la acumulación de agentes osmoprotectores en los tejidos vegetales es de vital importancia para contrarrestar el efecto negativo del estrés salino.

Por otra parte, el estrés osmótico no sólo induce la acumulación de azúcares en los tejidos, sino que también produce un incremento en la toma de cationes (K⁺ y Na⁺) y su posterior almacenamiento en las vacuolas (Larcher, 2001; Willadino y Camara, 2004), que ayudarán a las células en el mecanismo de osmorregulación, mediante la liberación y/o almacenamiento de los cationes en la vacuola, de acuerdo con las necesidades de toma de agua.

Evapotranspiración

La cantidad de agua evapotranspirada por las plantas durante los ocho meses que duró el ensayo mostró diferencia significativa entre los tratamientos (figura 6). Se encontró una reducción de 3,8%, 6,3%, 9,2% y 16,5% en la evapotranspiración con respecto al testigo, en los tratamientos con 20, 40, 60 y 80 mM de NaCl, respectivamente. Es de aclarar que el término evapotranspiración se utiliza para describir la pérdida de agua por área de suelo e incluye la evaporación del suelo y la transpiración, proceso biológico por el que las plantas pierden el agua a través de sus estomas mientras toman el CO₂.

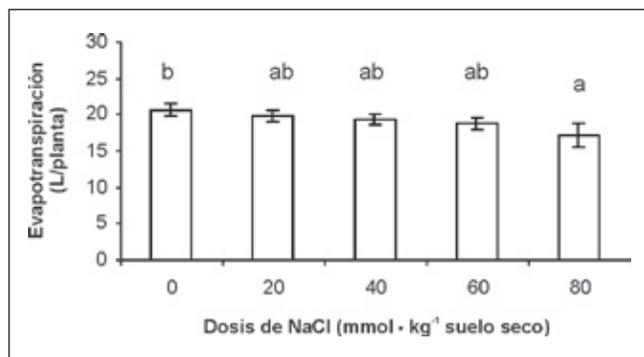


Figura 6. Cantidad de agua evapotranspirada en plantas de feijoa (*Acca sellowiana* [Berg] Burret) expuestas a diferentes niveles de salinidad por NaCl. Promedios con letras iguales no presentaron diferencia significativa, según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Resultados similares en cuanto a la reducción del agua evapotranspirada en plantas cultivadas se han obtenido en especies arbóreas, como *Pistacia sp.* (Sanden *et al.*, 2004) y *Citrus sp.* (Yang *et al.*, 2002) y también en herbáceas, como *L. esculentum* (Yurtseven *et al.*, 2005). Se ha encontrado también que la salinidad provoca una reducción del flujo del agua por el xilema en *P. guajava* (Ali-Dinar *et al.*, 1999). Los efectos osmóticos sobre el vegetal están relacionados con la concentración total de sales presentes en la solución del suelo, independientemente de la especie de planta cultivada. Al aumentar la concentración de sales en la solución del suelo disminuyen los potenciales osmótico e hídrico del sustrato, lo que representa serias limitaciones para las raíces para la toma de agua; por tanto, las plantas deben mantener un potencial hídrico más negativo que el del medio externo para asegurar la absorción de agua (Bárceñas-Abogado *et al.*, 2002).

A pesar de que la reducción de la evapotranspiración en plantas sometidas a estrés salino es un resultado repor-

tado con frecuencia, no parece ser un criterio decisivo en la discriminación de vegetales por su grado de tolerancia a la salinidad (Katerji *et al.*, 2003), pues la evapotranspiración se restablece a su nivel normal una vez las plantas se han colocado de nuevo en un ambiente no salino.

Cabe resaltar que la mayoría de los árboles frutales es sensible a la salinidad, incluyendo *Malus domestica*, *Prunus armeniaca*, *Pyrus domestica*, *Prunus persica*, *Citrus spp.* Por su parte, *Olea europaea* y *Ficus spp.* son moderadamente tolerantes a las sales, pero *Phoenix dactylifera* es muy tolerante (McKersie y Leshem 1994, Ebert *et al.*, 1997; Gucci *et al.*, 1997). A pesar de que la feijoa se reporta como una planta ligeramente tolerante a la salinidad (Black, 2003; Hanlon *et al.*, 2002; Bresler *et al.*, 1982; Leland, 1980), hasta el momento no existían reportes minuciosos que sustentaran esta afirmación, razón por la que se hizo necesario discutir los resultados obtenidos en el presente trabajo con información obtenida con otra mirtácea, como *P. guajava*, y otras plantas de interés económico. De acuerdo con las variables evaluadas, las plantas de feijoa mostraron buena tolerancia a la salinidad por NaCl, dado que no se encontraron diferencias significativas para la mayoría de las evaluaciones realizadas, con excepción de la evapotranspiración.

Agradecimientos

Este estudio fue desarrollado con el apoyo de la Dirección de Investigaciones (DIN) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, en el marco del plan de trabajo del grupo de investigación Ecofisiología vegetal, adscrito al programa de Ingeniería Agronómica de la Facultad de Ciencias Agropecuarias.

Literatura citada

- Ali-Dinar, H.M., G. Ebert y P. Lüdders. 1998a. Adaptive responses of guava (*Psidium guajava* L.) and mango (*Mangifera indica* L.) to salinity and nitrogen nutrition. BDGL-Schriftenreihe 16, 2.
- Ali-Dinar, H.M., G. Ebert y P. Lüdders. 1998b. Biomass production and partitioning of guava (*Psidium guajava* L.) in response to salinity and nitrogen nutrition. Angew. Bot. 72, 56-60.
- Ali-Dinar, H.M., G. Ebert y P. Lüdders. 1999. Growth, chlorophyll content, photosynthesis and water relations in guava (*Psidium guajava* L.) under salinity and different nitrogen supply. Gartenbauwissenschaft 64(2), 54-59.
- Alterio, M.A. y R.J. Benítez. 1994. Análisis del cultivo de la feijoa (*Acca sellowiana* Berg) en Colombia. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Caldas, Manizales (Colombia). 155 p.
- Amzallag, G.N., H. Seligmann y H.R. Lerner. 1993. A developmental window for salt adaptation in *Sorghum bicolor*. J. Exp. Bot. 44, 645-652.

- Bárcenas-Abogado, P., L. Tijerina-Chávez, A. Martínez-Garza, A.E. Becerril-Román, A Larqué-Saavedra y M.T. Colinas De León. 2002. Respuesta de tres materiales del género *Hylocereus* a la salinidad sulfático-clorhídrica. *Terra* 20(2), 123-127.
- Bernstein, N., W.K. Silk y A. Läuchli. 1993. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress. Spatial and temporal aspects of leaf growth inhibition. *Planta* 191,433-439.
- Bernstein, N., M. Ioffe y M. Zilberszaine. 2001. Salt-stress effects on avocado rootstock growth. I. Establishing criteria for determination of shoot growth sensitivity to the stress. *Plant Soil* 233, 1-11.
- Black, R.J. 2003. Salt-tolerant plants for Florida. Institute of Food and Agricultural Sciences, Extension, ENH26. University of Florida. 10 p.
- Bresler, E., B.L. McNeal y D.L. Carter. 1982. Saline and sodic soils. Springer-Verlag, Berlin. 236 pp.
- Casierra-Posada, F. y N. García, 2005. Crecimiento y distribución de materia seca en cultivos de fresa (*Fragaria sp.*) bajo estrés salino. *Agronomía Colombiana* 23(1), 83-89.
- Cohen, J.D. y R.S. Bandurski. 1982. Chemistry and physiology of the bound auxins. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 33, 403-430.
- Departamento Administrativo Nacional de Estadísticas [DANE]. 2004. Resultados del censo del cultivo de la feijoa. En: I Censo nacional de 10 frutas agroindustriales promisorias. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá. pp. 277-295.
- Degenhardt, J., J.P. Docoquet, M.S. Reis, M.P. Guerra y R.O. Nodari. 2002. Efeito de anos e determinação do coeficiente de repetibilidade de características de frutos de goiabeira-serrana. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 37(9), 1285-1293.
- Delane, R., H. Greenway, R. Munns y J. Gibbs. 1982. Ion concentration and carbohydrate status of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. I. Relationship between solute concentration and growth. *J. Exp. Bot.* 33, 557-573.
- Donald, E.N., G. Rammesmayr y H.J. Bohnert. 1998. Regulation of cell-specific inositol metabolism and transport in plant salinity tolerance. *Plant Cell* 10, 753-764.
- Ebert, G. 1998. Growth, ion uptake and gas exchange of two *Annona* species under salt stress. *Angew. Bot.* 72, 61-65.
- Ebert, G., J. Eberle, H. Ali-Dinar y P. Lüdders. 2002. Ameliorating effects of Ca(NO₃)₂ on growth, mineral uptake and photosynthesis of NaCl-stressed guava seedlings (*Psidium guajava* L.). *Scientia Hort.* 93(2), 125-135.
- Ebert, G., H. Ali-Dinar, y P. Lüdders. 1997. Fruit production in salinity affected areas: causes, consequences and possible solutions. *Proc. Tropentag. Hohenheim.* pp. 77-81.
- Fernandez, X., A.M. Loiseau, S. Poulain, L. Lizzani-Cuvelier y Y. Monnier. 2004. Chemical composition of the essential oil from feijoa (*Feijoa sellowiana* Berg) peel. *J. Essential Oil Res.* 16(3), 274-275.
- Ferrara, L. y D. Montesano. 2001. Caratteristiche naturali del frutto di *Feijoa sellowiana*. Il contenuto di iodio. *Rivista di Scienza dell'Alimentazione* 30(4), 353-356.
- Fischer, G. 2003. Ecofisiología, crecimiento y desarrollo de la feijoa. En: Fischer, G., D. Miranda, G. Cayón y M. Mazorra, (eds.). Cultivo, poscosecha y exportación de la feijoa (*Acca sellowiana* Berg). Produmedios, Bogotá. pp. 9-26.
- Gallego, S.P., C. E. Riaño, y L. Orozco. 2003. Determinación del comportamiento químico y fisiológico de *Feijoa sellowiana* en almacenamiento. *Cenicafé* 54(1), 50-62.
- Gonçalves F., R., F.J.A Fernandez T. y F.F. Ferreira H. 2001. Distribuição de materia seca e composição química das raízes, caule e folhas de goiabeira submetida a estresse salino. *Pesqui. Agropecu. Bras.*, Brasília 36(1), 79-88.
- Greenway, H. y R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31, 149-190.
- Grieve, C.M. y E.V. Maas. 1988. Differential effects of sodium/calcium ratio on *Sorghum* genotypes. *Crop Sci.* 28, 659-665
- Gucci, R., L. Lombardini y M. Tattini. 1997. Analysis of leaf water relations of two olive (*Olea europaea*) cultivars differing in tolerance to salinity. *Tree Physiol.* 17,13-21.
- Hanlon, E.A., B.L. McNeal y G. Kidder. 2002. Soil and container media electrical conductivity interpretations. Extension, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. CIR 1092. 9 p.
- Hayashi, H., Alia, L. Mustardy, P. Deshniun, M. Ida y N. Murata, 1997. Transformation of *Arabidopsis thaliana* with the codA gene for choline oxidase, accumulation of glycinebetaine and enhanced tolerance to salt and cold stress. *Plant J.* 12, 133-142.
- Holmström, K.O., E. Mäntylä, B. Welin, A. Mandal, E.T. Palva, O.E. Tunnela y J. Londesborough. 1996. Drought tolerance in tobacco. *Nature* 379, 683-684.
- Hübel, F. y E. Beck. (1996). Maize root phytase: purification, characterization, and localization of enzyme activity and its putative substrate. *Plant Physiol.* 112, 1429-1436.
- Katerji, N., J.W. Van Hoorn, A. Hamdyc y M. Mastrorilli. 2003. Salinity effect on crop development and yield, analysis of salt tolerance according to several classification methods. *Agr. Water Manage* 62(1), 37-66.
- Kavi Kishor, P.B., Z.L. Hong G.-H., Miao, C.-A.A. Hu y D.P.S. Verma. 1995. Overexpression of D-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiol.* 108, 1387-1394.
- Keles, Y. e I. Öncel. 2004. Growth and solute composition in two wheat species experiencing combined influence of stress conditions. *Russ. J. Plant Physiol.* 51(2), 203-208.
- Larcher, W. 2001. Ökophysiologie der Pflanzen. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. pp. 341-349
- Lazof, D.B. y N. Bernstein. 1998. The NaCl-induced inhibition of shoot growth: the case for disturbed nutrition with special consideration of calcium nutrition. *Adv. Bot. Res.* 29, 113-189.
- Leland, F. 1980. Salt injury to ornamental shrubs and ground covers. *US Salinity Laboratory, Science and Education Administration, Home and Garden Bulletin* 231, USDA. 10 p.
- Loewus, F.A. y M.W. Dickinson. 1982. Cyclitols. En: Loewus, F.A. y W. Tanner (eds.). *Encyclopedia of plant physiology.* New Series. Vol. 13A. Plant carbohydrates. Springer-Verlag, Berlin. pp. 194-216.
- Maas, E.V. y C.M. Grieve. 1987. Sodium induced calcium deficiency in salt stressed corn. *Plant Cell Environ.* 10,559-564
- Mathews, C.K. y K.E. Van Holde. 1990. *Biochemistry.* Benjamin/Cummings Publishing, Redwood City, CA. 1129 p
- McKersie, B.D. y Y.Y. Leshem. 1994. Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer, Dordrecht. 225 p.
- Munns, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ.* 16, 15-24.
- Netondo, G.W., J.C. Onyango y E. Beck. 2004. Sorghum and salinity: I. Response of growth, water relations, and ion accumulation to NaCl salinity. *Crop Sci.* 44, 797-805,

- Netondo, G.W., J.C. Onyango, y E. Beck. 2004a. Sorghum and salinity. II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Sci.* 44, 806-811
- Nodari, R.O., J.P.H.J. Ducroquet, M.P. Guerra, K. Meler. 1997. Genetic variability of *Feijoa sellowiana* germoplasm. *Acta Hort.* 452, 41- 46.
- Oldřich, L., B. Klejdus, L. Kokoška, M. Davidová, K. Afandi, V. Kubáň y R. Hampl. 2005. Identification of isoflavones in *Acca sellowiana* and two *Psidium* species (Myrtaceae). *Biochemical Systematics Ecol.* 33(10), 83-992.
- Pilon-Smits, E.A.H., M.J.M. Ebskamp, M.J. Paul, M.J.W. Jeuken, P.J. Weisbeek y S.C.M. Smeeckens. 1995. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.* 107, 125–130.
- Quintero, O. y G. Pachón-Ovalle. La feijoa (*Feijoa sellowiana* Berg), fruta promisoriosa para Colombia. *Acta Hort.* 310, 239-248.
- Rogers, H.H, S.A Prior, G.B. Runion y R.J. Mitchell. 1996. Root to shoot ratio of crops as influenced by CO₂. *Plant Soil* 187(2), 229-248.
- Romero-Aranda, R., T. Soria y J. Cuartero. 2001. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Sci.* 160(2), 265-272.
- Roosens, N.H., R. Willem, Y. Li, I. Verbruggen, M. Biesemans y M. Jacobs. 1999. Proline metabolism in the wild-type and in a salt-tolerant mutant of *Nicotiana plumbaginifolia* studied by ¹³C-nuclear magnetic resonance imaging. *Plant Physiol.* 121, 1281–1290.
- Ruberto, G. y C. Tringali. 2004. Secondary metabolites from the leaves of *Feijoa sellowiana* Berg. *Phytochemistry* 65 (21), 2947-2951.
- Ryan, J., S. Miyamoto y J. L. Stroehlein. 1975. Salt and specific ion effects on germination of four grasses. *J. Range Mgt.* 28, 61-64.
- Sanden, B.L., L. Ferguson, H.C. Reyes y S.R. Grattan. 2004. Effect of salinity on evapotranspiration and yield of San Joaquin Valley pistachios. *Acta Hort.* 664, 583-589.
- Sheveleva, E., W. Chmara, H.J. Bohnert y R.G. Jensen. 1997. Increased salt and drought tolerance by D-ononitol production in transgenic *Nicotiana tabacum* L. *Plant Physiol.* 115, 1211–1219.
- Tarczynski, M., R. Jensen y H. Bohnert. 1993. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science* 259, 508–510.
- Vernon, D.M. y H.J. Bohnert. 1992. A novel methyltransferase induced by osmotic stress in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. *EMBO J.* 11, 2077-2085.
- Walker, R.R., P.E. Kriedemann y D.H. Maggs. 1979. Growth, leaf physiology and fruit development in salt-stressed guavas. *Aust. J. Agr. Res.* 30(3), 477-488
- Weimberg, R., H. R. Lerner y A. Poljakoff-Mayber. 1984. Changes in growth and water-soluble solute concentration in *Sorghum bicolor* stressed with sodium and potassium salts. *Physiol. Plant.* 62, 472–480.
- Willadino, L. y T. Camara. 2004. Origen y naturaleza de los ambientes salinos. En: Reigosa, M.J., N. Pedrol y A. Sánchez (eds.). *La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis*. Editorial Thompson, Madrid. pp. 303-330.
- Yang, S.L., T. Yano, M. Aydin, Y. Kitamura y S-H. Takeuchi. 2002. Short term effects of saline irrigation on evapotranspiration from lysimeter-grown citrus trees. *Agr. Water Mgt.* 56(2), 131-141.
- Yurtseven, E., G.D. Kesmeza y A. Ünlükarab. 2005. The effects of water salinity and potassium levels on yield, fruit quality and water consumption of a native central Anatolian tomato species (*Lycopersicon esculentum*). *Agr. Water Mgt.* 78(1-2), 128-135.