

ABSORCIÓN Y TRASLOCACIÓN DE SODIO Y CLORO EN PLANTAS DE CHILE FERTILIZADAS CON NITRÓGENO Y CRECIDAS CON ESTRÉS SALINO

SODIUM AND CHLORIDE UPTAKE AND TRANSLOCATION IN CHILE PLANTS FERTILIZED WITH NITROGEN AND GROWN UNDER SALINE STRESS

Magdalena Villa Castorena*, Ernesto A. Catalán Valencia, Marco A. Inzunza Ibarra¹
y April L. Ulery²

¹Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en la Relación Agua Suelo Planta Atmósfera, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Km 6+500 Canal Sacramento, Gómez Palacio, Dgo. C.P. 35140. Tél y Fax. 01(871)7191076. villa.magdalena@inifap.gob.mx

²Department of Agronomy and Horticulture, New Mexico State University MSC 3Q, P.O. Box 30003, Las Cruces, NM 88001.

* Autor para correspondencia

RESUMEN

Se evaluó la influencia de la salinidad del suelo en la absorción, transporte y concentración de sodio (Na) y cloro (Cl) en plantas de chile (*Capsicum annuum* L.) cv. 'Sandia' fertilizadas con diferentes dosis de nitrógeno (N). Las plantas se desarrollaron en invernadero en macetas llenadas con suelo migajón arenoso. Los niveles de salinidad, medidos como conductividad eléctrica en la pasta de suelo saturado (CE_e), fueron 1.3, 3.5 y 5.5 dS m⁻¹ y las dosis de N fueron 80, 140 y 200 kg ha⁻¹. La salinidad incrementó la tasa de absorción de Na y Cl al inicio y al final del ciclo, y también al transporte de Na de la raíz a la parte aérea en los dos primeros periodos de desarrollo. La concentración de Na y de Cl en raíz, tallo y hojas también aumentó con la salinidad en la mayoría de las etapas de crecimiento. Al principio y a la mitad del desarrollo, en la baja salinidad la mayor concentración de Na se observó en raíces, en la salinidad media ocurrió en raíces y tallos, y en la alta salinidad en tallos; al final del desarrollo la mayor concentración de Na se observó en raíces en cada nivel de salinidad. La máxima concentración de Cl se observó en las hojas con el tratamiento de alta salinidad a inicio de floración, y después de esta etapa ésta se registró en el tallo. Dosis altas de N incrementaron la concentración de Na y de Cl en tallo y hojas. Los resultados indican que los efectos de la salinidad en la absorción, transporte y concentración de Na y Cl cambiaron con la edad de la planta y que la aplicación de altas dosis de N intensificó los efectos salinos.

Palabras clave: *Capsicum annuum*, regulación de sales, relación K:Na, flujo de iones, tolerancia a salinidad.

SUMMARY

The influence of soil salinity on the uptake, transport, and concentration of sodium (Na) and chloride (Cl) was evaluated in 'Sandia' chile pepper plants (*Capsicum annuum* L.) growing at different nitrogen (N) fertilizer application rates. Plants were grown under greenhouse in pots containing sandy loam soil. The levels of salinity, defined as electrical conductivity in the saturated extract (EC_e), were 1.3, 3.5, and 5.5 dS m⁻¹ and the rates of N were 80, 140, and 200 kg ha⁻¹. Salinity increased the uptake of Na and Cl at the beginning and

the end of plant growth cycle and the transport of Na from root to shoot at the beginning and intermediate plant growth stages. The concentrations of Na and Cl in root, stem, and leaf also increased with salinity in most plant growth stages. At the beginning and intermediate plant development, with low salinity the highest concentration of Na was observed in roots, with medium salinity in roots and stems, and with high salinity in stems. At the end of plant development, the highest concentration of Na was observed in roots for each salinity level. The maximum concentration of Cl was observed in leaves for high salinity at flowering onset; after this growing stage, it was registered in stems at each salinity treatment. High N rates intensified concentration of Na and Cl in stems and leaves. Results indicated that salinity effects on uptake, transport and concentration of Na and Cl changed as plant aged and that high N rates aggravated the saline effects on plant.

Index words: *Capsicum annuum*, salt regulation, K:Na ratio, ion flux, salt tolerance

INTRODUCCIÓN

El Na y el Cl son los iones dominantes en los ambientes salinos; el Cl, aún cuando es un elemento esencial para el crecimiento de las plantas, puede causar toxicidad cuando su concentración en el tejido vegetal es excesiva (Jacoby, 1994; Al-Karaki, 2000; Zhu, 2001). Las altas concentraciones de Cl producen quemaduras en las hojas, disminuyen la fotosíntesis e inhiben la absorción de nitratos (Aslam *et al.*, 1984; Martínez y Cerdá, 1989; Zekri y Parsons, 1992). La toxicidad metabólica del Na está asociada con perturbaciones en la membrana celular y con la competencia por los sitios de enlace del potasio (K) esencial para el metabolismo (Bhanda y Malik, 1988; Cerdá *et al.*, 1995). Una alta concentración de Na desplaza los iones de calcio (Ca) de los sitios de enlace de la membrana celular en la raíz y altera su permeabilidad, lo que causa una

salida de K de las células y favorece la entrada de Na (Cramer *et al.*, 1994; Alam, 1994).

La tolerancia a la salinidad depende de la habilidad de una especie o cultivar para controlar la absorción y el transporte de Na y Cl al tejido fotosintético (White y Broadley, 2001; Tester y Davenport, 2003). Así, una alta proporción de K:Na en la hoja se considera un indicador importante de la tolerancia a la salinidad (Greenway y Munns, 1980; Cerdá *et al.*, 1995).

La salinidad del suelo es un problema que se incrementa año con año en las regiones áridas y semiáridas del mundo como consecuencia de una baja precipitación y un mal manejo del agua de riego y los fertilizantes. Por tanto, se requiere desarrollar prácticas de manejo para minimizar los efectos adversos de la salinidad en la producción agrícola, como el manejo adecuado de la fertilización nitrogenada; esto a su vez requiere entender los mecanismos que determinan la respuesta de la planta a la salinidad, a la nutrición del nitrógeno y a la interacción entre ambos.

El chile (*Capsicum annuum* L.), uno de los cultivos hortícolas más importantes en el mundo, se clasifica como moderadamente sensible a la salinidad. Su crecimiento y rendimiento se reducen en 14 % por cada unidad de conductividad eléctrica en el extracto de saturación del suelo (CE_e) a partir de 1.5 dS m⁻¹ (Maas, 1993). Sin embargo, la influencia combinada de la salinidad y la dosis de N en este cultivo ha sido poco estudiada. El objetivo del presente estudio fue determinar los efectos de la dosis de N y la salinidad del suelo sobre la absorción, transporte y concentración de Na y Cl, y sobre la relación K:Na en raíces y hojas, a través del ciclo de desarrollo de la planta de chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estableció un estudio en invernadero con plantas de chile tipo Anaheim cv. 'Sandia' en la Universidad Estatal de New Mexico, EUA. Se probaron tres niveles de salinidad del suelo (1.3, 3.5 y 5.5 dS m⁻¹) y tres dosis de N (80, 140 y 200 kg ha⁻¹). Las dosis de N correspondieron a 2.1, 3.7 y 5.4 g de N por maceta, determinadas con base en una densidad de población de 37 000 plantas/ha; se usó nitrato de amonio como fuente de N. Estas dosis se dividieron en cuatro cantidades iguales y se aplicaron en el agua de riego al momento del trasplante y a los 15, 35 y 65 d después del trasplante (DDT). Se usó una solución de NaCl y CaCl₂ a una razón de 1:1 como fuente de salinidad y se aplicó a cada maceta 1 d antes del trasplante. La cantidad de cada sal requerida para generar cada nivel de salinidad se estimó mediante la siguiente ecuación:

$$A = \frac{(10 CE_e)(PE)(VSM)}{2} \quad (\text{Ec. 1})$$

donde A es la cantidad de cada sal (NaCl o CaCl₂) agregada a la maceta en mg, CE_e es el nivel de salinidad estudiado en dS m⁻¹, la constante 10 es un factor empírico usado para convertir CE_e en dS m⁻¹ a sales totales disueltas en el extracto de la pasta del suelo saturado en me L⁻¹ (Dudley, 1994). PE es el peso equivalente de cada sal en mg me⁻¹, y VSM es el volumen del suelo saturado en la maceta en L, el cual se calculó con la porosidad del suelo que a su vez se estimó con la densidad aparente del suelo (Jury *et al.*, 1991).

Se trasplantaron plántulas de 15 cm de altura a los 50 d después de la siembra en macetas de polietileno negro de 15 L con 20 kg de suelo migajón arenoso no salino. Las plantas se regaron diariamente en forma manual con agua desionizada ($CE < 0.015$ dS m⁻¹). Se pesaron tres macetas de cada tratamiento para estimar la cantidad de agua necesaria para subir el contenido de agua del suelo hasta capacidad de campo y evitar el drenaje.

Se utilizó un diseño de bloques completamente al azar con nueve repeticiones y un arreglo de tratamientos factorial 3x3. Se seleccionaron al azar tres bloques completos (un total de 27 macetas) en tres fechas de muestreo: inicio de la floración (35 DDT), madurez de los primeros frutos (65 DDT) y a madurez fisiológica de la planta (120 DDT), y se hicieron mediciones de CE_e y pH del suelo, peso seco de la planta y las concentraciones de Na y Cl en el tejido vegetal. Se tomaron diez plántulas al momento del trasplante para establecer una línea base de las variables medidas en la planta.

Se tomaron cinco submuestras de suelo de cada maceta con una barrena y se hizo una muestra compuesta para determinar CE_e y pH (USA Salinity Lab, 1954). Las plantas se cortaron al ras del suelo; las hojas, tallos, flores y frutos se separaron, se lavaron con agua destilada y se colectaron individualmente. Las raíces se removieron del suelo con agua de la llave y se lavaron con agua desionizada. Cada componente de la planta se secó a 70 °C por 48 h, se pesó y se molió. Se tomaron submuestras del tejido vegetal de 200 mg de cada tratamiento y se sometieron a una oxidación húmeda con un sistema de digestión de microondas (Jones y Case, 1990) para luego determinar la concentración de Na, K y Cl. El K y Na se determinaron con un espectrómetro de emisión de plasma atómico inductivo modelo Liberty Series II (Varian Incorporated) y el Cl colorimétricamente con el equipo Autoanalyzer II (Technicon Industrial Systems, Tarryton, N.Y.).

Las tasas de absorción de Na ($TANar$) y Cl ($TAClr$) se estimaron con los datos del contenido de estos iones en cada componente de la planta (raíz, tallos, hojas y frutos) y el peso seco de la raíz. El contenido de Na y Cl en cada órgano se determinó como el producto de la biomasa y la concentración de cada uno de estos iones. El transporte de Na y Cl de la raíz a la parte aérea de la planta (NaT , ClT) se evaluó como la proporción entre la tasa de acumulación de estos iones en la parte aérea por peso seco de la raíz y la tasa de absorción; se usaron las siguientes ecuaciones para estimar las variables de absorción y transporte (Fageria *et al.*, 1991; Cramer *et al.*, 1994; Hunt, 1990):

$$TANar, TAClr = \frac{(M_2 - M_1)(\ln(PS_{R2}) - \ln(PS_{R1}))}{(T_2 - T_1)(PS_{R2} - PS_{R1})} \quad (\text{Ec. 2})$$

$$NaT = \frac{NaTS}{TANar} \quad (\text{Ec. 3})$$

$$ClT = \frac{ClTS}{TAClr} \quad (\text{Ec. 4})$$

donde M es la suma del contenido de Na o Cl en cada componente de la planta en mg, T es el tiempo en días, PS_R es el peso seco de la raíz en g y los subíndices 1 y 2 se refieren a los valores de las variables medidos en dos muestreos sucesivos. La $TANar$ y $TAClr$ se expresan en mg de Na o Cl por g de peso seco de la raíz por día. Las variables $NaTs$ y $ClTs$ son la acumulación de Na y Cl en la parte aérea por unidad de peso seco de la raíz por día, estimadas con la Ec. 2, y las variables NaT y ClT se expresan en mg de Na o Cl transportado a la parte aérea por mg de Na o Cl absorbido por las raíces.

Se hicieron análisis de varianza para detectar efectos de los factores estudiados en cada una de las variables evaluadas y en cada etapa de crecimiento. Se usó la prueba de Duncan a un $\alpha = 0.05$ para determinar la diferencia entre medias de tratamientos de cada variable analizada. Estos análisis se hicieron con el procedimiento GLM del SAS, Versión 8.0 (SAS Institute, 1999).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Absorción, transporte y concentración de Na

Trasplante a inicio de la floración. La salinidad incrementó tanto a la tasa promedio de absorción neta de Na por unidad de peso seco de la raíz ($TANar$) como al transporte de Na desde la raíz a la parte aérea (NaT). Este efecto fue mayor en la absorción que en el transporte, ya que la $TANar$ aumentó 49 y 110 % con los niveles medio y alto de salinidad (Cuadro 1), mientras que el NaT lo hizo en 20 y 45 % (Cuadro 2). Por su parte, la dosis de N no afectó a la absorción ni al transporte de Na hacia la parte aérea de la planta durante este primer periodo de desarrollo (Cuadros 1 y 2).

Como consecuencia de estos efectos, la concentración de Na en las raíces aumentó notablemente con la salinidad al inicio de la floración; en cambio, la dosis de N no tuvo efectos significativos sobre esta variable (Figura 1). La salinidad y la dosis de N interactuaron para afectar significativamente las concentraciones de Na en tallos y hojas, ya que éstas aumentaron con la salinidad dentro de cada dosis de N, se mantuvieron constantes entre dosis de N en la salinidad baja y media, y aumentaron sustancialmente con la

Cuadro 1. Tasa promedio de absorción neta de sodio ($TANar$) por unidad de peso seco de la raíz en tres periodos de desarrollo de la planta de chile.

Periodo de desarrollo	CEe (dS m ⁻¹)	Dosis de N (kg ha ⁻¹)			Media
		80	140	200	
		(mg Na g ⁻¹ d ⁻¹)			
De trasplante a inicio de floración	1.3	0.42	0.52	0.52	0.49 c
	3.5	0.82	0.65	0.71	0.73 b
	5.5	1.03	0.85	1.23	1.03 a
	Media	0.76 a	0.67 a	0.82 a	
De inicio de floración a madurez de primeros frutos	1.3	0.29	0.23	0.24	0.26 a
	3.5	0.33	0.37	0.25	0.31 a
	5.5	0.36	0.50	0.34	0.40 a
	Media	0.33 a	0.37 a	0.28 a	
De madurez de primeros frutos a madurez de la planta	1.3	0.03	0.06	0.07	0.05 b
	3.5	0.09	0.19	0.24	0.17 a
	5.5	0.12	0.22	0.26	0.20 a
	Media	0.08 b	0.14 a	0.19 a	

Medias seguidas por la misma letra a través de los niveles de salinidad y las dosis de N no son significativamente diferentes (Duncan, 0.05; n=3).

Cuadro 2. Fracción de sodio transportado desde las raíces hacia la parte aérea de la planta (N_{ar}) respecto a la cantidad de sodio absorbido durante tres periodos de desarrollo de la planta de chile.

Periodo de desarrollo	CEe (dS m ⁻¹)	Dosis de N (kg ha ⁻¹)			Media
		80	140	200	
		(mg Na transportado mg ⁻¹ Na absorbido)			
De trasplante a inicio de floración	1.3	0.42	0.44	0.46	0.44 c
	3.5	0.54	0.51	0.54	0.53 b
	5.5	0.64	0.61	0.67	0.64 a
	Media	0.53 a	0.52 a	0.56 a	
De inicio de floración a madurez de primeros frutos	1.3	0.23	0.48	0.45	0.38 b
	3.5	0.54	0.71	0.82	0.69 a
	5.5	0.65	0.80	0.88	0.78 a
	Media	0.47 b	0.66 a	0.71 a	
De madurez de primeros frutos a madurez de la planta	1.3	0.48	0.28	0.27	0.34 a
	3.5	0.39	0.30	0.41	0.37 a
	5.5	0.31	0.31	0.55	0.39 a
	Media	0.39 a	0.30 a	0.40 a	

Medias seguidas por la misma letra a través de los niveles de salinidad y las dosis de N no son significativamente diferentes (Duncan, 0.05; n=3).

dosis de N en el nivel de salinidad alto. En la salinidad alta, la mayor dosis de N aumentó 340 y 550 % las concentraciones de Na en los tallos y en las hojas respectivamente (Figura 1). En este tratamiento, la concentración Na en la hoja fue de 0.39 %, valor superior al reportado en plantas sensibles al Na donde los síntomas por toxicidad son evidentes (Bresler *et al.*, 1982; Evangelou, 1994). Estos síntomas incluyen manchas necróticas en las hojas y quemaduras en sus márgenes, así como expansión foliar reducida, mismos que fueron observados en dicho tratamiento.

Los resultados muestran que a medida que la salinidad aumentó, las plantas de chile fueron menos tolerantes a ella conforme aumentó la concentración de Na en su parte aérea (Figura 1). En la salinidad baja, la concentración de Na en la raíz fue casi el doble que en los tallos y cinco veces más que en las hojas, lo cual se debió al menor transporte de Na observado en dicho nivel de salinidad. En la salinidad media, la concentración de Na en raíces y tallos fue similar pero casi cuatro veces mayor que en las hojas. En cambio, en la salinidad alta la concentración de Na en la raíz fue 26 % menos que en el tallo y casi el doble que en las hojas. Esto muestra que el mecanismo de control del transporte de Na a la parte aérea de la planta funcionó sólo en el nivel de salinidad bajo, en el cual la planta concentró la mayor cantidad de Na en sus raíces. Sin embargo, este mecanismo no funcionó en los niveles de salinidad medio y alto en los que la mayor concentración de Na se registró en los tallos. Se ha reportado que un transporte reducido de Na a la parte aérea de las plantas está asociado con una mayor tolerancia de éstas a la salinidad (Marschner, 1998; Wilson *et al.*, 2002).

Inicio de floración a madurez de los primeros frutos. Ni la salinidad ni la dosis de N afectaron significativamente la absorción de Na (TAN_{ar}), mientras que ambos factores incrementaron el transporte de Na hacia la parte aérea de la planta (N_{ar}), durante esta segunda fase del de-

sarrollo (Cuadros 1 y 2). El N_{ar} fue mayor que el observado durante el primer periodo de desarrollo, lo cual sugiere una falta de control en el transporte de Na hacia la parte aérea de la planta, tal como ocurrió en el periodo de desarrollo previo.

Tampoco se observaron efectos significativos de la salinidad ni de la dosis de N sobre la concentración de Na en las raíces al final del segundo periodo de desarrollo (Figura 1), lo cual se explica por la falta de efectos de ambos factores sobre la TAN_{ar} durante este periodo (Cuadro 1). En cambio, la concentración de Na en la parte aérea de la planta fue significativamente afectada por la salinidad y la dosis de N, como consecuencia del efecto de ambos factores sobre el N_{ar} . Se detectó una interacción significativa entre la salinidad y la dosis de N para la concentración Na en el tallo; así dentro de cada dosis de N, la salinidad aumentó la concentración de Na en el tallo, y los incrementos fueron más notorios a medida que la dosis de N aumentaba. En el otro sentido de esta interacción, la dosis de N no afectó la concentración de Na en el tallo dentro del nivel bajo de salinidad, pero la aumentó en los niveles de salinidad medio y alto. Estos resultados muestran claramente que las mayores dosis de N agravaron los efectos de la salinidad al incrementar la concentración de Na en la parte aérea de la planta, lo cual está asociado con una mayor sensibilidad de ésta a la salinidad (Greenway y Munns, 1980).

En la madurez de los primeros frutos, las concentraciones de Na en los diferentes órganos de la planta mostraron valores similares a los registrados al inicio de la floración. Las mayores concentraciones de Na en la planta se observaron en raíces, en raíces y tallos, y en tallos, en los niveles de salinidad bajo, medio y alto, respectivamente. Nuevamente, como ocurrió en el estado de crecimiento previo, el incremento de la salinidad disminuyó el control en el transporte de Na hacia la parte aérea de la planta, lo

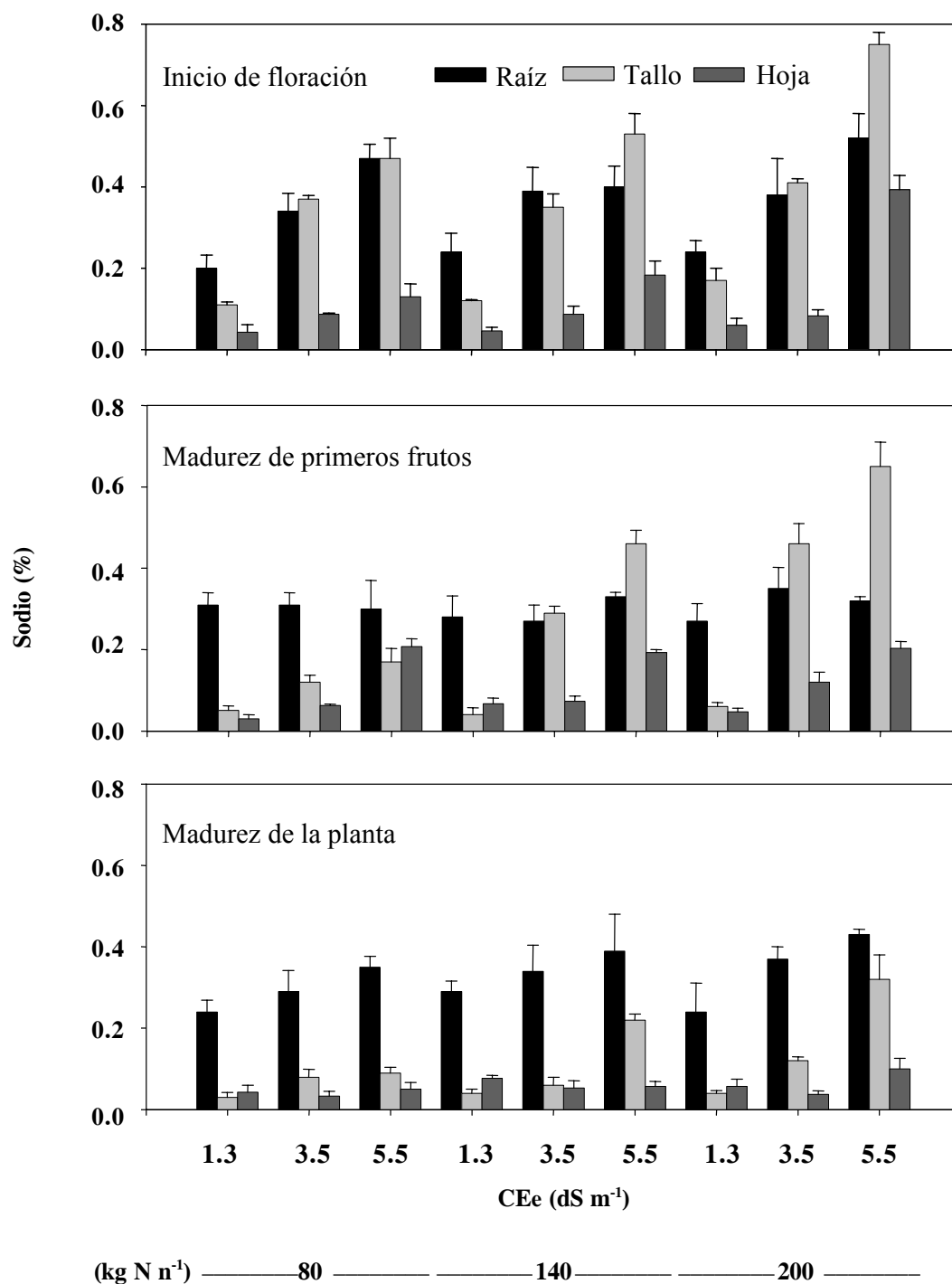


Figura 1. Concentración de sodio (% del peso seco) en cada componente de la planta de chile en tres estados de crecimiento. Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y las líneas verticales el error estándar.

cual ha sido reportado por otros investigadores (Lessani y Marschner, 1978).

Madurez de los primeros frutos a madurez de la planta. La salinidad y la dosis de N incrementaron significativamente la TANa, pero sólo al pasar de la baja a la media salinidad y de la baja a la dosis media de N (Cuadro 1). Una mayor absorción de Na debido a la cantidad de N aplicado fueron también reportados por Liu *et al.* (2004) en plantas de *Suaeda salsa*. La TANa durante este periodo de desarrollo fue notablemente menor que la observada en los periodos anteriores. En el Na_r no se observaron efectos significativos de la salinidad ni de la dosis de N (Cuadro 2), cuyos valores registrados en este periodo fueron menores que los observados en los dos anteriores, lo que indica una recuperación en el control del transporte de Na a largas distancias al final de la estación de crecimiento y una mayor tolerancia a la salinidad.

A la madurez de la planta, los niveles de salinidad medio y alto aumentaron significativamente la concentración de Na en las raíces, y la dosis de N no tuvo efectos sobre esta variable (Figura 1). Ni la salinidad ni la dosis de N afectaron la concentración de Na en hojas, pero la interacción de estos dos factores tuvo efectos significativos sobre la concentración de Na en tallos. Ésta no se modificó con la salinidad en la dosis baja de N, pero se incrementó con la alta salinidad en las dosis media y alta de N. En el otro sentido de la interacción, en los niveles de salinidad bajo y medio las dosis de N no alteraron la concentración de Na en el tallo; en cambio en el nivel alto de salinidad estas dosis promovieron una mayor concentración de Na en el tallo que llegó a ser hasta ocho veces que en la baja salinidad. Estos resultados muestran nuevamente los efectos adversos de las altas dosis de N en condiciones de alta salinidad.

La concentración de Na en la parte aérea (tallos y hojas) cayeron a sus valores mínimos para la mayoría de los tratamientos en la etapa final de crecimiento en comparación con las etapas previas, y la mayor concentración de Na se registró en las raíces en todos los niveles de salinidad (Figura 1). Estos resultados son una consecuencia de un menor transporte neto de Na a la parte aérea durante el último periodo de desarrollo (Cuadro 2). También se pueden explicar por una traslocación de Na de las hojas hacia los frutos, o una recirculación de Na desde los tallos y hojas hacia las raíces, mecanismo que ha sido reportado previamente en plantas de Chile en condiciones salinas (Lessani y Marschner, 1978). Sin embargo, la ocurrencia de este último mecanismo no puede ser comprobado con datos de transporte neto de Na obtenidos con base en las ecuaciones 3 y 4. La concentración de Na promedio en el fruto fue de 0.03 % y no fue afectado por la salinidad ni la dosis de N (datos no presentados).

Absorción, transporte y concentración de Cl

Trasplante a inicio de floración. El aumento de la salinidad afectó más a la tasa promedio de absorción neta de Cl por unidad de peso seco de la raíz (TACl_r) que a la fracción de Cl transportado desde la raíz hasta la parte aérea de la planta (Cl_t) durante el primer periodo de desarrollo. La TACl_r aumentó 93 % con el nivel de salinidad medio y 128 % con el alto; en cambio, el Cl_t disminuyó 10 % en ambos casos. Por su parte, la dosis de N no afectó a la TACl_r y sólo incrementó 9 % la Cl_t en el nivel de N más alto (Cuadros 3 y 4).

Al inicio de la floración se detectó una interacción significativa entre la salinidad y la dosis de N sobre la concentración de Cl en la raíz. Esta concentración aumentó con la salinidad en cada dosis de N y se registró el mayor incremento en la dosis más alta de N (Figura 2). En el otro sentido de la interacción, las dosis de N no afectaron la concentración de Cl en la raíz en el nivel de salinidad bajo, pero la incrementaron notablemente en las salinidades media y alta. Estos resultados indican claramente que en condiciones de salinidad, un incremento en la dosis de N resulta en una mayor concentración de Cl en la raíz.

Las concentraciones de Cl en los tallos y hojas al inicio de la floración se incrementaron significativamente con la salinidad lo cual coincide con lo reportado por Günes *et al.* (1996) y Cornillon y Palloix (1997) en plantas de Chile. La concentración de Cl en la hoja fue más alta que la de los tallos y su valor máximo alcanzado fue de 9153 mg kg⁻¹ para el tratamiento de alta salinidad, lo cual estuvo por encima del rango de 4000-7000 mg kg⁻¹ reportado como valores críticos para especies sensibles al cloro (Xu *et al.*, 2000).

Los incrementos en la concentración de Cl en los diferentes órganos de la planta debidos a la salinidad al inicio de floración estuvieron asociados con la mayor TACl_r en los tratamientos salinos durante los primeros 35 d después del trasplante. La concentración de Cl en raíces, tallos y hojas fue similar en la baja salinidad, pero en la media y alta salinidad la mayor concentración de Cl se observó en tallos y hojas, respectivamente. A diferencia de lo que ocurrió en el caso de Na, esto indica una menor habilidad de la planta para restringir el transporte de Cl desde la raíz a la parte aérea en condiciones salinas, lo cual ha sido reportado en varias especies como el Chile (Lessani y Marschner, 1978).

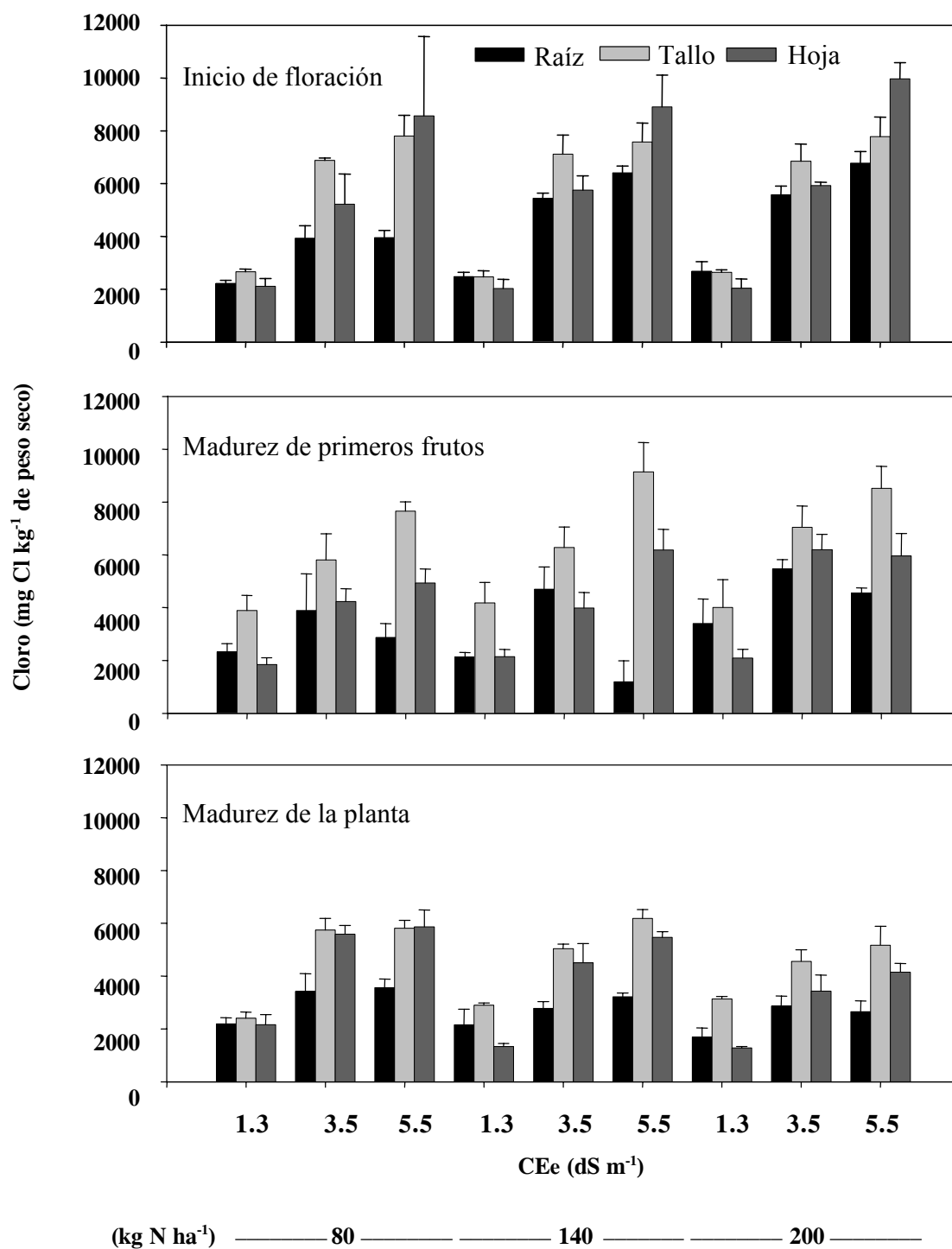


Figura 2. Concentración de cloro en cada componente de la planta de chile en tres etapas de crecimiento. Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y las líneas verticales el error estándar.

Cuadro 3. Tasa promedio de absorción neta de cloro (TACl_r) por unidad de peso seco de la raíz en tres periodos de desarrollo de la planta de chile.

Periodo de desarrollo	CEe (dS m ⁻¹)	Dosis de N (kg ha ⁻¹)			Media
		80	140	200	
		(mg Cl g ⁻¹ d ⁻¹)			
De trasplante a inicio de floración	1.3	0.88	0.93	0.84	0.88 c
	3.5	1.77	1.64	1.68	1.70 b
	5.5	2.17	1.88	1.99	2.01 a
	Media	1.61 a	1.48 a	1.50 a	
De inicio de floración a madurez de primeros frutos	1.3	0.88	0.83	0.92	0.88 a
	3.5	1.36	0.98	0.57	0.97 a
	5.5	1.19	1.14	0.55	0.96 a
	Media	1.14 a	0.98 a	0.68 b	
De madurez de primeros frutos a madurez de la planta	1.3	0.16	0.18	0.17	0.17 b
	3.5	0.28	0.39	0.34	0.34 a
	5.5	0.33	0.32	0.27	0.31 a
	Media	0.26 a	0.30 a	0.26 a	

Medias seguidas por la misma letra a través de los niveles de salinidad y las dosis de N no son significativamente diferentes (Duncan, 0.05; n=3).

Cuadro 4. Fracción de cloro transportado desde las raíces hacia la parte aérea de la planta (Cl_r) respecto a la cantidad de cloro absorbido durante tres periodos de desarrollo del chile.

Periodo de desarrollo	CEe (dS m ⁻¹)	Dosis de N (kg ha ⁻¹)			Media
		80	140	200	
		(mg Cl transportado mg ⁻¹ Cl absorbido)			
De trasplante a inicio de floración	1.3	0.73	0.76	0.81	0.77 a
	3.5	0.68	0.72	0.71	0.70 b
	5.5	0.67	0.71	0.72	0.70 b
	Media	0.69 b	0.73 ab	0.75 a	
De inicio de floración a madurez de primeros frutos	1.3	0.83	0.87	0.92	0.87 a
	3.5	0.87	0.82	0.90	0.86 a
	5.5	0.80	0.87	0.93	0.86 a
	Media	0.83 b	0.85 b	0.92 a	
De madurez de primeros frutos a madurez de la planta	1.3	0.89	0.82	0.77	0.83 a
	3.5	0.85	0.75	0.69	0.77 a
	5.5	0.92	0.69	0.77	0.79 a
	Media	0.89 a	0.75 b	0.74 b	

Medias seguidas por la misma letra a través de los niveles de salinidad y las dosis de N no son significativamente diferentes (Duncan, 0.05; n=3).

Inicio de floración a madurez de los primeros frutos. En este periodo de desarrollo la salinidad no afectó a la absorción ni al transporte de Cl. En cambio, la dosis alta de N redujo la TACl_r en 40 % en relación con la dosis baja (Cuadro 3). En este caso los efectos restrictivos del Cl en la absorción de NO₃⁻ reportados en otros estudios (Silberbush y Lips, 1991; Garg *et al.*, 1993) ocurrieron inversamente, lo que sugiere un posible antagonismo bidireccional entre esos iones, lo cual ha sido raramente reportado. La dosis alta de N también incrementó la Cl_r en 11 % (Cuadro 4).

En la etapa de madurez de los primeros frutos, la salinidad incrementó la concentración de Cl en raíz, tallo y hojas. Estos incrementos fueron mayores a 50 % en raíces y 100 % en tallos y hojas, para el tratamiento más alto de salinidad (Figura 2). A diferencia de lo que sucedió al inicio de floración, la mayor concentración de Cl se registró en los tallos, en particular al tratamiento de alta salinidad con un valor promedio de 8441 mg kg⁻¹. Las dosis de N no afectaron significativamente la concentración de Cl en ta-

llos y hojas, y sólo el mayor suministro de N incrementó la concentración de Cl en raíces.

Madurez de los primeros frutos a madurez de planta. Se detectaron efectos principales de la salinidad sobre la TACl_r pero no de la dosis de N. Las salinidades media y alta duplicaron la TACl_r al doble aún así, estos valores fueron muy pequeños comparados con los del primero y segundo periodo (Cuadro 3). El Cl_r no fue afectado por la salinidad, pero las dosis media y alta de N lo disminuyeron en un 17 % (Cuadro 4), lo cual fue un efecto positivo ya que un menor transporte de Cl a la parte aérea está asociado con una mayor tolerancia de la planta a la salinidad (Flowers y Yeo, 1989).

En la etapa de madurez de la planta, al igual que en las etapas previas, la salinidad incrementó la concentración de Cl en cada componente de la planta (Figura 2). Sin embargo, esos incrementos en la concentración de Cl sólo fueron significativos cuando la salinidad cambió del nivel bajo al medio. Aun cuando la salinidad no afectó al transporte de Cl hacia la parte aérea de la planta, las

concentraciones de Cl en tallos y hojas fueron mayores que la de raíces, en la mayoría de los tratamientos. A diferencia de lo observado en la madurez de los primeros frutos, la dosis alta de N redujo la concentración de Cl en raíces y hojas respecto a la dosis baja. Las concentraciones de Cl registradas en esta etapa de crecimiento estuvieron asociadas con las mayores tasas de absorción del Cl causadas por la salinidad.

La concentración de Cl promedio en el fruto fue de 2500 mg kg⁻¹ y fue marginalmente mayor con los incrementos de la salinidad (2100, 2400, y 2900 mg kg⁻¹ para baja, media y alta salinidad, respectivamente) y N (2400, 2400, y 2700 mg kg⁻¹ para la dosis baja, media y alta de N, respectivamente).

Relación K:Na

La relación molar K:Na en raíces y hojas no fue afectada por el N en las tres etapas de crecimiento analizadas, en cambio, esta relación disminuyó con la salinidad al inicio de floración. Sólo la relación K:Na de hojas decreció con la salinidad en la etapa de madurez de los primeros frutos, y sólo la relación K:Na en las raíces se redujo con la salinidad en la etapa de madurez de la planta (Cuadro 5). Se observó un mayor decremento en la relación K:Na en las hojas que en las raíces. Estos resultados indican que las plantas sometidas a estrés salino tuvieron una relación K:Na desfavorable principalmente en las hojas y en las primeras etapas del desarrollo de la planta. En algunos estudios se ha reportado la disminución de la relación K:Na por la salinidad (Wilson *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2004), y se ha establecido que valores bajos de dicha relación producen alteraciones en la membrana celular que afectan la selectividad de K, así como daños por toxicidad del Na en las hojas (Cramer *et al.*, 1994; Alam, 1994).

CONCLUSIONES

La salinidad incrementó la tasa de absorción neta de sodio y cloro por unidad de peso seco de la raíz durante el primer y último periodos de desarrollo, sobre todo en el primero. La salinidad también incrementó el transporte de sodio desde la raíz a la parte aérea durante el primer y segundo periodo de desarrollo, con mayor efecto en el segundo periodo. Las dosis de N tuvieron pocos efectos en la tasa de absorción neta de sodio pero estas incrementaron el transporte de sodio desde la raíz a la parte aérea durante el periodo intermedio de desarrollo. También incrementaron el transporte de cloro desde la raíz a la parte aérea en el primer periodo y lo disminuyeron en el último. La salinidad incrementó la concentración de sodio y cloro en cada componente de la planta y a medida que ésta aumentaba, las concentraciones fueron mayores en la parte aérea. Al-

tas dosis de nitrógeno intensificaron los efectos adversos de la salinidad mediante el incremento de la concentración de sodio y cloro en tallos y hojas, principalmente en el tratamiento más salino durante las etapas tempranas de crecimiento. La salinidad produjo reducciones considerables en la proporción K:Na en la hoja al inicio de floración y a los primeros frutos maduros. La tolerancia a la salinidad fue mayor al final del desarrollo.

Cuadro 5. Relación molar K:Na en raíces y hojas, medidas en tres etapas de crecimiento de la planta de chile.

Etapa de crecimiento	CEe (dS m ⁻¹)	Relación molar K:Na	
		Raíces	Hojas
Inicio de floración	1.3	7.7 a	74.5 a
	3.5	4.1 b	29.1 ab
	5.5	2.9 b	12.4 b
Madurez de los primeros frutos	1.3	3.9 a	62.3 a
	3.5	4.7 a	30.1 ab
	5.5	4.2 a	10.3 b
Madurez de la planta	1.3	3.9 a	44.7 a
	3.5	2.4 b	54.3 a
	5.5	2.6 b	37.7 a

Medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes (Duncan, 0.05; n=3). Cada valor es el promedio de nueve observaciones (tres dosis de N y tres repeticiones).

BIBLIOGRAFÍA

- Alam S M (1994) Nutrient uptake by plants under stress condition. *In*: Handbook of Plant and Crop Stress. M Pessarakli (ed). Dekker, New York. pp:227-243.
- Al-Karaki G N (2000) Growth, water use efficiency, and sodium and potassium acquisition by tomato cultivars grown under salt stress. *J. Plant Nutr.* 23:1-8.
- Aslam H, R C Huffaker, D W Rains (1984) Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. *Plant Physiol.* 76:321-325.
- Bhandal I S, C P Malik (1988) Potassium estimation, uptake and its role in the physiology and metabolism of flowering plants. *Internat. Rev. Cytol.* 110:205-254.
- Bresler E, B I McNeal, D L Carter (1982) Saline and sodic soils: principle-dynamics modelling. Springer Verlag, Berlin. 325 p.
- Cerdá A J, Pardines, M A Botella, V Martínez (1995) Effect of potassium on growth, water relations, and the inorganic and organic solute contents for two maize cultivars growth under saline conditions. *J. Plant Nutr.* 18:839-851.
- Cornillon P, A Palloix (1997) Influence of sodium chloride on the growth and mineral nutrition of pepper cultivars. *J. Plant Nutr.* 20:1085-1094.
- Cramer G R, G J Alberico, C Schmidt (1994) Salt tolerance is not associated with sodium accumulation of two maize hybrids. *Aust. J. Plant Physiol.* 21:675-692.
- Dudley L M (1994) Salinity in the soil environment. *In*: Handbook of Plant and Crop Stress. M. Pessarakli (ed). Marcel Dekker, New York. pp:13-30.
- Evangelou V P (1994) Influence of sodium on soils of humid regions. *In*: Handbook of Plant and Crop Stress. M. Pessarakli (ed). Marcel Dekker, New York. pp:31-62.
- Fageria N K, VC Baligar, Ch A Jones (1991) Growth and Mineral Nutrition of Field Crops. Marcel Dekker, New York. 345 p.
- Flowers T J, A R Yeo (1989) Effects of salinity on plant growth and crop yields. *In*: Environmental Stress in Plants. J H Cherry (ed). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp:101-119.

- Garg B K, S P Vyas, S Kathju, A N Lahiri, P C Mali, P C Sharma (1993)** Salinity-fertility interactions on growth, mineral composition and nitrogen metabolism of indian mustard. *J. Plant Nutr.* 16:1637-1650.
- Greenway H, R Munns (1980)** Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:149-190.
- Günes A, A Inal, M Alpaslan (1996)** Effect of salinity on stomatal resistance, proline, and mineral composition of pepper. *J. Plant Nutr.* 19:389-396.
- Hunt R (1990)** Basic Growth Analysis. *Plant Growth Analysis for Beginners*. Published by the Academic Division of London Unwin Hyman. 245 p.
- Jacoby B (1994)** Mechanisms involved in salt tolerance by plants. *In: Handbook of Plant and Crop Stress*. M. Pessarakli (ed). Marcel Dekker, New York. pp:97-145.
- Jones J B, V W Case (1990)** Sampling, handling, and analyzing plant tissue samples. *In: Soil Testing and Plant Analysis*. R L Westerman (ed). Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin. pp:389-427.
- Jury A W, W R Gardner, W H Gardner (1991)** *Soil Physics*. 5th Ed. John Wiley and Sons. 249 p.
- Lessani H, H Marschner (1978)** Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust. J. Plant Physiol.* 5:27-37.
- Liu X, Y Yang, W Li, C Li, D Duan, T Tadano (2004)** Interactive effects of sodium chloride and nitrogen on growth and ion accumulation of a halophyte. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 35:2111-2123.
- Marschner H (1998)** *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd Ed. Academic Press. San Diego, CA. 889 p.
- Martínez V, A Cerdá (1989)** Nitrate reductase activity in tomato and cucumber leaves as influenced by NaCl and N source. *J. Plant Nutr.* 12:1335-1350.
- Maas E V (1993)** Plant growth response to salt stress. *In: Towards the Rationale Use of High Salinity Tolerant Plants*. H Lieth, A Al Masoom (eds) Vol. 1. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. pp:279-291.
- SAS Institute Inc. (1999)** *SAS/STAT User's Guide*, Version 8, Fourth edition Volume 2. Cary, NC, USA.
- Silberbush M, S H Lips (1991)** Potassium, nitrogen, ammonium/nitrate ratio, and sodium chloride effects on wheat growth. *J. Plant Nutr.* 14:751-764.
- Tester M, R Davenport (2003)** Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91:503-527.
- USA Salinity Lab Staff (1954)** *Agricultural Handbook No. 60*. U.S. Government Printing Office. 160 p.
- White P J, M R Broadley (2001)** Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: a review. *Ann. Bot.* 88:967-988.
- Wilson C, J J Read, E Abo-Kassem (2002)** Effect of mixed-salt salinity on growth and ion relations of a quinoa and wheat variety. *J. Plant Nutr.* 25:2689-2704.
- Xu G, H Magen, J Tarchitzky, U Kafkafi (2000)** Advances in chloride nutrition of plants. *Adv. Agron.* 68:97-149.
- Zekri M, L R Parsons (1992)** Salinity tolerance of citrus rootstocks. Effects of salt on root and leaf mineral concentrations. *Plant Soil* 147:171-181.
- Zhu J K (2001)** Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6:66-71.