

## EFFECTO DEL ESTRÉS POR NaCl SOBRE LA ANATOMÍA RADICAL Y FOLIAR EN DOS GENOTIPOS DE FRIJOL (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.)

Paola Garzón<sup>1</sup> y Marina García<sup>1</sup>

### RESUMEN

Se estudió el efecto del estrés por NaCl sobre la anatomía de la raíz y de la hoja en dos genotipos de frijol con sensibilidad distinta ante esta sal, con la finalidad de conocer si ese comportamiento diferencial está asociado con adaptaciones anatómicas en esos órganos. Semillas de los genotipos 'I-484' (moderadamente sensible a la salinidad) e 'I-490' (sensible a la salinidad), se sembraron en sustrato inerte, y seis días después de la siembra se sometieron a salinización con NaCl (100 mM). A los 14 días después de la siembra, se tomaron muestras de raíz y de las hojas primarias y se fijaron en FAA hasta su procesamiento. El estrés salino indujo succulencia en la rizodermis y en el parénquima de la corteza de la raíz, en mayor grado en 'I-484'. La salinización también provocó reducción en el diámetro de la estela de la raíz en los dos genotipos, debido principalmente a la disminución en el número y diámetro de los vasos xilemáticos. En las hojas primarias de las plantas estresadas se observaron más tricomas glandulares, invaginaciones en las células del parénquima en empalizada y arreglo menos compacto del mesófilo. En 'I-490' se redujo significativamente el grosor de la hoja y de la epidermis adaxial del parénquima clorofiliano en empalizada y esponjoso. Estos resultados sugieren que los mecanismos anatómicos de adaptación de *Vigna unguiculata* ante el estrés por NaCl están relacionados con la capacidad de desarrollar succulencia en la raíz y con el mantenimiento de la integridad de los tejidos foliares.

**Palabras clave adicionales:** Salinidad, adaptaciones anatómicas, tricomas, vasos del xilema

### ABSTRACT

#### Effect of NaCl stress on root and leaf anatomy in two cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes

The effect of NaCl stress on leaf and root anatomy in two cowpea genotypes with differences in sensibility to that salt was studied in order to know the probable existence of histological adaptations associated to that differential behavior. Seeds of the genotypes 'I-484' (moderate sensibility to salinity) and 'I-490' (sensible to salinity) were sown on inert substrate and six days after sown they were subject to salinization with NaCl (100 mM). Fourteen days after sown, samples of the root and the primary leaves were taken and fixed in FAA until their processing. Salt stress induced succulence in the rizodermis and cortex parenchyma of the root, in higher degree in 'I-484'. Salinity also produced a reduction in the stele diameter of both genotypes, because of the decrease in number and diameter of the xylem vessels. In the primary leaves of stressed plants, were observed more glandular trichomes, less compact mesophyll and invaginations in the palisade parenchyma cells. In 'I-490' the thickness of the leaf, and that of the adaxial epidermis of palisade and spongy parenchyma, were significantly reduced. These results suggest that the anatomical mechanisms of adaptation to NaCl stress in *Vigna unguiculata* are related to the capacity to develop root succulence and the maintenance of foliar tissue integrity.

**Additional keywords:** Salinity, anatomical adaptations, trichomes, xylem vessels

### INTRODUCCIÓN

La salinización de las tierras de uso agrícola va en aumento a nivel mundial y restringe cada vez más el rendimiento de los cultivos, siendo ese efecto de mayor magnitud en las regiones áridas y en zonas agrícolas bajo riego (Malash et al., 2008). En Venezuela, la proporción de suelos de vocación agrícola salinizados se ha ido

incrementando, especialmente por problemas de salinización secundaria (Villafañe, 2000).

Las sales afectan el desarrollo normal de las plantas por varias causas. Por una parte, la salinidad disminuye el potencial osmótico de la solución del suelo y provocan déficit hídrico, a la vez que la absorción excesiva de los iones de las sales induce toxicidad y afecta la absorción de nutrimentos esenciales (Tester y Davenport,

Recibido: Noviembre 14, 2010 Aceptado: Junio 17, 2011

<sup>1</sup> Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay. Venezuela.  
e-mail: garciam@agr.ucv.ve

2003). Los mecanismos utilizados por los cultivos para contrarrestar esos efectos son muy variados, y entre ellos las plantas pueden experimentar cambios anatómicos, por lo que el estudio detallado de éstos permitiría entender mejor las estrategias funcionales utilizadas para enfrentar el estrés por salinidad (Poljakoff-Mayber, 1975; Longstreth y Nobel, 1979; Braum et al., 2000). Las adaptaciones estructurales ante el estrés salino varían tanto entre especies (Longstreth y Nobel, 1979), como entre genotipos de una misma especie (Akhtar et al., 2001; García y Jáuregui, 2008; García et al., 2011). La hoja ha sido el órgano más estudiado en lo que respecta a los cambios histológicos; sin embargo, las modificaciones relacionadas con la raíz son de mucho interés, ya que este es el primer órgano que se enfrenta a la salinidad.

El frijol (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.), es una leguminosa comestible de gran importancia alimenticia por el alto contenido proteico de sus granos. Maas (1990) la clasificó como moderadamente tolerante a la salinidad, con un nivel umbral de conductividad eléctrica (CE) de  $4,9 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ ; no obstante, varios investigadores han encontrado diferencias genotípicas en la sensibilidad a las sales entre variedades de *V. unguiculata* (González et al., 2000; Aragão et al., 2005; Garzón, 2009). En años recientes, se ha enfatizado en la importancia de la selección y mejoramiento genético en fases tempranas del desarrollo de esta especie, como herramienta para incrementar su tolerancia a la salinidad (Dantas et al., 2005; Murillo-Amador et al., 2002; 2006), para lo cual el entendimiento de las estrategias que operan en este cultivo para crecer en condiciones salinas, es de importancia primordial.

Recientemente, Garzón (2009) evaluó el efecto de la salinización sobre variables del crecimiento en 19 genotipos de *V. unguiculata* durante la germinación y en fase plantular, y encontró que en este segundo estadio sólo dos genotipos mostraron sensibilidad moderada a la salinización, mientras que los materiales genéticos restantes fueron altamente afectados. El objetivo de este trabajo fue evaluar el impacto de la salinidad inducida en fase plantular, sobre la anatomía de la raíz y de la hoja en un genotipo de *V. unguiculata* con sensibilidad moderada a la salinidad y en otro sensible a esta condición, a fin de identificar la posible existencia de rasgos anatómicos que

podieran estar vinculados con su comportamiento diferencial ante la salinidad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se realizó en un umbráculo ubicado en el Instituto de Botánica Agrícola de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, en Maracay. Se utilizaron dos variedades locales de frijol, conservadas en el Banco de Germoplasma de la Unidad de Conservación de Recursos Fitogenéticos del INIA-Ceniap (Maracay), las cuales mostraron diferencias en cuanto a su comportamiento ante la salinización con cloruro de sodio durante la fase plantular (Garzón, 2009): 'I-484' proviene de Parmana (estado Guárico) y se comportó como moderadamente sensible a la salinidad, mientras que 'I-490' proviene de Turén (estado Portuguesa) y fue clasificada como sensible a esa condición. La temperatura y humedad relativa dentro del umbráculo (promedio de medidas efectuadas a las 6 am y 1 pm) fueron de  $28,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $55,6 \%$ , mientras que la densidad de flujo fotónico a la hora de máxima radiación solar fue de  $673 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Antes de la siembra, las semillas fueron desinfectadas con hipoclorito de sodio (3 %) y bactericida Phytol (1,5  $\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}$ ).

La siembra se realizó en vasos plásticos de  $480 \text{ cm}^3$  de capacidad que contenían arena previamente esterilizada, a razón de dos semillas por vaso; después de la emergencia se realizó un raleo y se dejó la plántula más vigorosa, conformando una población de 24 plántulas por genotipo. El riego se efectuó con agua de grifo ( $\text{CE}=0,18 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ ). Los primeros cinco días después de la siembra (dds) y a partir del sexto dds se regó con una solución hidropónica diluida a un medio de su concentración ( $1,1 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ ), la cual se preparó siguiendo la fórmula descrita por Cabrera (2003). Para la salinización de las plántulas, se añadió NaCl a la solución base de riego, incrementándose la concentración de esta sal a razón de  $25 \text{ mM}\cdot\text{día}^{-1}$ , hasta llegar el noveno dds a una concentración de  $100 \text{ mM}$  ( $\text{CE}=10,8 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ ); a partir de allí, se mantuvo el riego con solución salina hasta el final del experimento, y paralelamente se dejó un tratamiento control. El experimento se prolongó hasta 14 dds.

Una vez finalizado el ensayo, se cosecharon

aleatoriamente seis plantas por tratamiento y en cada una de ellas se tomaron muestras de 1 cm<sup>2</sup> en la parte media de la lámina de los protófilos y aproximadamente 10 mm de la axonorriza, a una distancia de 15 mm del ápice de la raíz. Este material se fijó en FAA (formaldehído-ácido acético-etanol al 70%) y posteriormente se efectuaron cortes transversales a mano alzada de la axonorriza y de la lámina. En esta última, también se realizaron macerados con una mezcla de agua e hipoclorito de sodio en proporción 3:1. Todas las preparaciones fueron teñidas con azul de toluidina acuosa (1 %) y se montaron en una solución de agua y glicerina. Las secciones fueron estudiadas bajo un microscopio óptico y se determinó en el caso de la raíz, el grosor de la corteza (GC), diámetro de la estela (DE) y relación GC/DE; en la lámina foliar se determinó la densidad y longitud de estomas, espesor de las epidermis y del parénquima en empalizada y esponjoso, así como el grosor de la hoja. Se realizó un total de 36 determinaciones por cada variable.

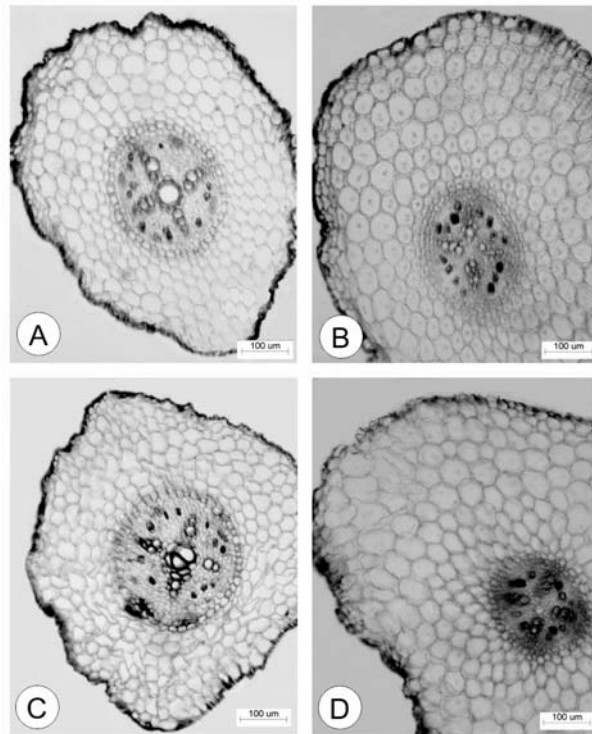
El análisis estadístico de los resultados se hizo según un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial de los tratamientos (2 variedades y 2 tipos de solución de riego), para un total de 4 tratamientos con seis repeticiones cada uno. Se efectuó un análisis de varianza y prueba de medias de Tukey, mediante el programa Statistix 8.0.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Anatomía radical

La aplicación de NaCl al medio de crecimiento provocó cambios en la anatomía radical de los dos genotipos (Figura 1). En sección transversal, las células de la epidermis se apreciaron más voluminosas que en el testigo, especialmente en el genotipo 'I-484' (Figura 1 A,B). En la corteza, aunque el número de capas no varió, se observaron células de un tamaño notablemente mayor, con relación al de las plantas no estresadas (Figura 1 B,D), lo cual indujo a un incremento significativo en el espesor de esa zona (Cuadro 1), siendo éste de 90 % en 'I-484' y de 46 % en 'I-490' (Figura 1 C,D); esa diferencia en la magnitud del incremento en esta variable refleja la significancia de la interacción tratamiento- genotipo. Es de hacer notar que en 'I-490' el aumento en el tamaño

de las células del parénquima cortical, fue más pronunciado hacia unas zonas que hacia otras, y por ello, en la circunferencia de la raíz se observaron abultamientos laterales ó salientes (Figura 1D).



**Figura 1.** Vista de la sección transversal de raíz en dos genotipos de frijol sometidos a estrés con NaCl. Genotipo 'I-484': planta control (A) y estresada (B); Genotipo 'I-490': planta control (C) y estresada (D) en: endodermis; cs: célula secretora

En cuanto a la estela, el estrés por NaCl produjo cambios en el tejido vascular y en particular en el xilema de los dos genotipos, notándose la ausencia de los vasos amplios del metaxilema en la parte central de la estela, menor número de vasos xilemáticos y reducción en el diámetro de éstos, aunque estas dos últimas variables no fueron cuantificadas (Figura 1 B,D). El diámetro de la estela en las plantas control fue significativamente mayor en 'I-490' que en 'I-484', mientras que en las plantas sometidas a estrés salino, esta variable se redujo significativamente en el primer genotipo y mantuvo su valor en el segundo, razón por la cual la interacción genotipo-tratamiento, resultó significativa para esta variable (Cuadro 1). La

relación GC/DE se incrementó en las plantas estresadas en una magnitud más o menos similar en ambas variedades.

**Cuadro 1.** Valores promedio para algunas variables anatómicas cuantitativas medidas en la sección transversal de la raíz, en dos genotipos de frijol sometidos a estrés salino.

| Tratamiento (T) | Genotipo (G) | Grosor corteza (µm) | Diámetro estela (µm) | Relación GC/DE |
|-----------------|--------------|---------------------|----------------------|----------------|
| Control         | I-484        | 150,2 b             | 220,6 b              | 0,68 b         |
|                 | I-490        | 182,3 b             | 244,3 a              | 0,75 b         |
| NaCl            | I-484        | 285,6 a             | 221,9 b              | 1,29 a         |
|                 | I-490        | 265,5 a             | 189,9 c              | 1,40 a         |
| T X G           |              | 0,02 *              | 0,01 **              | 0,66 ns        |

\*, \*\*: Interacción significativa o altamente significativa; ns: interacción no significativa. Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey

Uno de los cambios más notables provocados por el estrés salino en ambos genotipos fue el incremento en el tamaño celular a nivel de la epidermis y de la corteza, y en virtud de que el número de estratos no varió se puede afirmar que la salinidad indujo succulencia en la raíz. Este comportamiento ha sido descrito como halosucculencia (Poljakoff-Mayber, 1975) y se interpreta como una respuesta al efecto osmótico de las sales, que a su vez permite una mayor capacidad de dilución del contenido iónico de las células, ayudando así a contrarrestar el efecto tóxico de éstas. En forma similar a lo aquí encontrado, en otros estudios se ha detectado incremento en el grado de succulencia en la raíz en respuesta al estrés salino en rábano (Çavuşoğlu et al., 2008a) y caña de azúcar (García et al., 2011). No obstante, también se ha reportado el efecto contrario en raíces de plantas de guisante (Solomón et al., 1986) y de algodón (Casenave et al., 1999) estresadas con NaCl, o bien en presencia de  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  (Degano, 1999). De las dos variedades probadas, en 'I-484' el incremento en la succulencia radical fue considerablemente mayor que en 'I-490', y este rasgo puede estar vinculado con el mejor comportamiento ante el estrés por NaCl en la primera variedad.

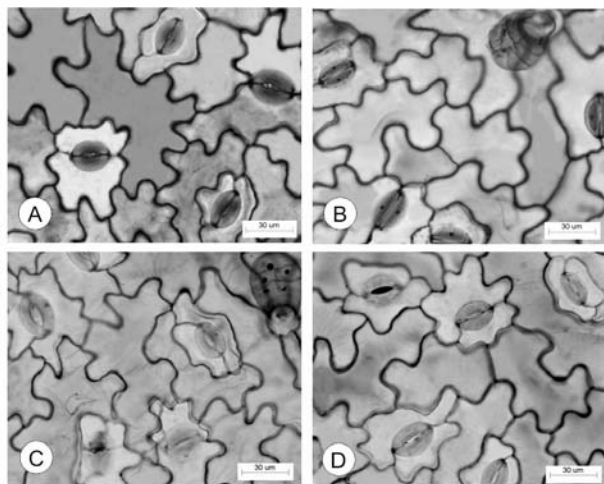
Otro cambio histológico en la raíz causado por la salinidad fue la reducción del tejido vascular de la estela, en especial el número y diámetro de los

elementos del metaxilema, acompañado de un aumento en la relación GC/DE (Cuadro 1), lo que coincide con lo observado en raíces de plantas de algodón (Casenave et al., 1999), cebada (Huang y Redman, 1995) y caña de azúcar (García et al., 2011), bajo estrés por NaCl. El incremento en la relación GC/DE se ha interpretado como consecuencia del efecto adverso del estrés salino sobre el transporte de asimilados hacia la estela (Karimi et al., 2009). Asimismo, la disminución en el tejido conductor se ha relacionado con una menor actividad de las células del cambium vascular en condiciones salinas (Junghans et al., 2006). La presencia de vasos más estrechos en el metaxilema, aun cuando reduce la conductividad axial del agua, provee un incremento en la capilaridad de los elementos conductores y una mejor protección contra el efecto de la embolia que podría producirse bajo la condición de suplencia hídrica restringida impuesta por la salinidad. Se evidenció que el diámetro de la estela se mantuvo en 'I-484', mientras que en 'I-490' éste se redujo significativamente (Cuadro 1), lo cual sugiere una mayor sensibilidad de este último genotipo al efecto de estrés hídrico que se asocia con la salinidad.

### Anatomía foliar

Al estudiar la anatomía de la lámina foliar en vista frontal (Figura 2) se notó la presencia de tricomas glandulares de pedicelo corto y cabeza globosa pluricelular, en una densidad muy baja, no cuantificada. Este tipo de tricoma ha sido reportado previamente en *Vigna radiata* (García y Madriz, 1999) y en las variedades de frijol 'Tuy' y 'Orituco' (García y Garzón, 2009). El mismo se evidenció con mayor frecuencia en las plantas estresadas, tendencia similar a la observada por García y Garzón (2009). Es posible que este tipo de tricoma tenga algún papel en la secreción del exceso de sales en plantas de frijol que crecen en condiciones de salinidad.

En cuanto a la anatomía de la lámina en sección transversal (Figura 3), en las plantas estresadas de ambos genotipos se evidenció un arreglo menos compacto del parénquima del mesofilo, especialmente en el genotipo 'I-490' (Figura 3 B,D). Adicionalmente, las células del parénquima en empalizada mostraron paredes con invaginaciones en los dos genotipos (Figura 3 E,F).

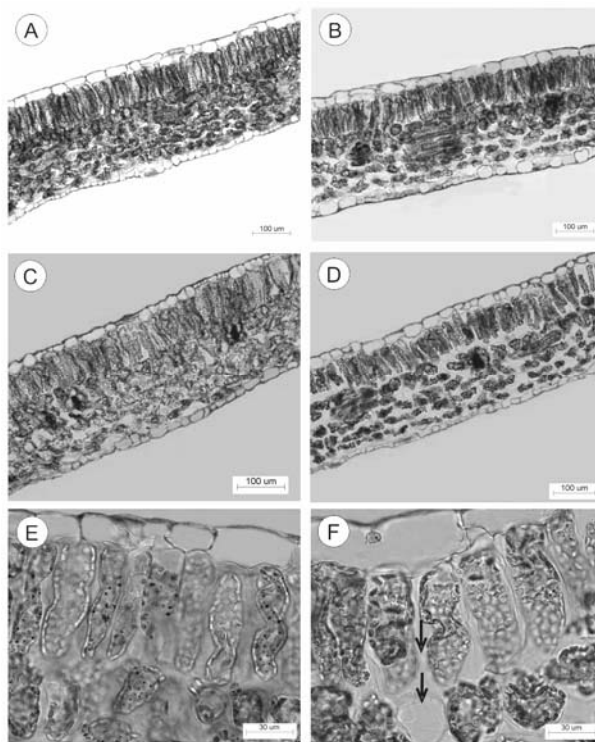


**Figura 2.** Vista frontal de la epidermis abaxial en dos genotipos de frijol sometidos a estrés con NaCl. Genotipo 'I-484': planta control (A) y estresada (B); Genotipo 'I-490': planta control (C) y estresada (D).

En relación a las variables anatómicas cuantitativas determinadas en la hoja (Cuadro 2), la aplicación de NaCl provocó un ligero aumento en la densidad de estomas en la epidermis adaxial, sólo en el genotipo 'I-484', mientras que la salinidad no afectó la epidermis abaxial. El comportamiento mostrado por el genotipo 'I-484', difiere del observado por Salas et al. (2001) en hojas de un cultivar de tomate estresado con NaCl, en el cual se produjo una reducción significativa de la densidad estomática en la epidermis adaxial y un incremento en la epidermis abaxial. En cuanto a la longitud de estomas, no se detectó efecto de la salinización sobre esta variable. En relación al grosor de los tejidos foliares, el espesor de la epidermis adaxial se redujo significativamente en 'I-490', y mantuvo un valor similar al del tratamiento control en 'I-484', mientras que en la epidermis abaxial no se observaron diferencias significativas entre genotipos ni entre tratamientos. Con respecto al mesofilo, en 'I-490' el espesor del parénquima clorofiliano, tanto en empalizada como esponjoso, disminuyó significativamente con la salinidad, en tanto que en 'I-484' el grosor de esos tejidos no se afectó; esta misma tendencia se observó en cuanto al grosor total de la hoja (Cuadro 2).

Estos resultados sugieren una afectación considerable a nivel foliar en el genotipo 'I-490' por la salinidad, lo cual se reflejó en una

disminución del grosor de todos los tejidos de la hoja, exceptuando la epidermis abaxial, mientras que en las plantas salinizadas del genotipo 'I-484' el espesor de los distintos tejidos de la lámina no varió significativamente, respecto al tratamiento control.



**Figura 3.** Vista de la sección transversal de la lámina foliar en dos genotipos de frijol sometidos a estrés con NaCl. Genotipo 'I-484': planta control (A) y estresada (B). Genotipo 'I-490': planta control (C) y estresada (D). Detalle mostrando parénquima clorofiliano en plantas estresadas: Genotipo 'I-484' (E) y Genotipo 'I-490' (F). Se indican con flechas espacios intercelulares en el parénquima.

Resultados similares a los obtenidos en el presente estudio en los protófilos del frijol sensible a la salinidad, han sido reportados por Karimi et al. (2009) en *Olea europaea*, Çavuşoğlu et al. (2008b) en *Raphanus sativus* y Curtis y Läuchli (1987) en *Hibiscus cannabinus*. Por el contrario, en *Phaseolus vulgaris* se ha indicado un incremento en el espesor de la hoja por efecto de la salinidad, bien debido a un aumento de grosor del parénquima esponjoso de la primera hoja trifoliada, en plantas estresadas con 48 mM de NaCl (Wignarajah et al., 1975), o por

un incremento en el espesor del parénquima en empalizada de la segunda hoja trifoliada, en plantas estresadas con 90 mM de NaCl (Bray y Reid, 2002). Estos hallazgos en *P. vulgaris*

evidencian que en una misma especie, la respuesta ante la salinidad puede variar dependiendo de la concentración salina utilizada y de la edad foliar considerada.

**Cuadro 2.** Valores promedio para algunas variables anatómicas cuantitativas medidas en la lámina foliar de las hojas primarias en dos genotipos de frijol sometidos a estrés salino

| Tratamiento<br>(T) | Genotipo<br>(G) | Densidad<br>estomas<br>( $\mu\text{m}$ ) |         | Longitud<br>estomas<br>( $\mu\text{m}$ ) |         | Grosor en sección transversal ( $\mu\text{m}$ ) |         |                         |           |          |
|--------------------|-----------------|------------------------------------------|---------|------------------------------------------|---------|-------------------------------------------------|---------|-------------------------|-----------|----------|
|                    |                 |                                          |         |                                          |         | Epidermis                                       |         | Parénquima clorofiliano |           |          |
|                    |                 | adaxial                                  | abaxial | adaxial                                  | abaxial | adaxial                                         | abaxial | empalizada              | esponjoso | hoja     |
| Control            | I-484           | 81,5 b                                   | 177,5   | 27,8                                     | 25,5    | 24,3 ab                                         | 16,9    | 81,3 a                  | 122,4 ab  | 244,9 ab |
|                    | I-490           | 109,3 a                                  | 190,8   | 26,8                                     | 25,6    | 27,0 a                                          | 19,2    | 81,0 a                  | 130,8 a   | 258,0 a  |
| NaCl               | I-484           | 95,8 ab                                  | 180,5   | 27,5                                     | 24,9    | 22,0 ab                                         | 17,6    | 76,7 ab                 | 133,8 a   | 250,1 ab |
|                    | I-490           | 102,5 a                                  | 184,8   | 27,3                                     | 23,7    | 20,4 b                                          | 15,0    | 69,7 b                  | 111,8 b   | 216,9 b  |
| T X G              |                 | 0,05 *                                   | 0,37 ns | 0,78 ns                                  | 0,63 ns | 0,05*                                           | 0,07 ns | 0,09 ns                 | 0,01 **   | 0,06 ns  |

\*, \*\*: Interacción significativa o altamente significativa; ns: interacción no significativa. Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas ( $P \leq 0,05$ ) según la prueba de Tukey

Ambos genotipos mostraron mesofilo menos compacto bajo la condición salina y esa tendencia fue mucho más acentuada en 'I-490'. Esta característica podría estar relacionada con un efecto de desorganización de las células, a consecuencia del efecto nocivo del NaCl. Un comportamiento similar fue observado por Serrato et al. (1991) en hojas de plántulas de *Prosopis tamarugo* Phil. estresadas con 400 mM de NaCl. Las invaginaciones observadas en las paredes celulares del parénquima clorofiliano en empalizada podrían reflejar cierto grado de deshidratación en las células que conforman ese tejido. Cabe indicar que ese comportamiento es usual cuando la concentración salina en el apoplasto foliar se incrementa, debido a la incapacidad de las células para manejar adecuadamente el exceso de sales que llega a través de la corriente transpiratoria (Flowers et al., 1991).

## CONCLUSIONES

El estrés salino provocó aumento en el grado de succulencia en la epidermis y en el parénquima de la corteza radical, que fue de mayor magnitud en el genotipo 'I-484' (menos sensible a salinización con NaCl), lo cual le puede conferir ventajas en cuanto a la capacidad para diluir las sales e incrementar la potencialidad de almacenamiento de éstas en las vacuolas de las células de dichos tejidos. En los dos genotipos

estudiados el diámetro de la estela se redujo, debido fundamentalmente a una disminución en el número y diámetro de los elementos de conducción del xilema, lo que se interpreta como un mecanismo para enfrentar el efecto de estrés hídrico provocado. La salinidad indujo la presencia de mayor número de tricomas glandulares en la epidermis abaxial de la hoja, e invaginaciones en las células del parénquima clorofiliano, en los dos genotipos. En 'I-490' el grosor de todos los tejidos de la lámina foliar se redujo, exceptuando la epidermis abaxial, y en el mesofilo se observó un arreglo bastante laxo del parénquima, lo cual es indicativo de daño a nivel foliar. Estos resultados indican que a nivel de la raíz y de la lámina foliar, los mecanismos anatómicos que utiliza este cultivo para enfrentar la salinidad están vinculados principalmente con el aumento en la succulencia en el primer órgano y la capacidad para preservar la integridad de los tejidos foliares.

## AGRADECIMIENTO

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, por el financiamiento otorgado para la realización de la presente investigación, a través del Proyecto N° PG-01-00-7102-2008.

## LITERATURA CITADA

1. Akhtar, S., A. Wahid, M. Akram y E. Rasul.

2001. Some growth, photosynthetic and anatomical attributes of sugarcane genotypes under NaCl salinity. *International Journal of Agriculture & Biology* 3: 439-443.
2. Aragão, M., M. Moreira, M. Oliveira, M. Florindo, D. Fernández y M. Silva. 2005. Differential responses of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase activity of two *Vigna unguiculata* cultivars to salt stress. *Braz. J. Plant Physiol.* 17: 207-212.
3. Braum, S., P. Tran y W. Silk. 2000. Effect of salinity on xylem structure and water use in growing leaves of sorghum. *New Phytol.* 146: 119-127.
4. Bray, S. y D. Reid. 2002. The effect of salinity and CO<sub>2</sub> enrichment on the growth and anatomy of the second trifoliolate leaf of *Phaseolus vulgaris*. *Can. J. Bot.* 80: 349-359.
5. Cabrera, G. 2003. Hidroponía casera (cultivo sin suelo). Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela. 90 p.
6. Casenave, E., C. Degano, M. Toselli y E. Catan. 1999. Statistical studies on anatomical modifications in the radicle and hypocotyl of cotton induced by NaCl. *Biological Research* 32: 1-8.
7. Çavuşoğlu, K., S. Kiliç y K. Kabar. 2008a. Effects of some plant growth regulators on anatomy of radish roots under saline conditions. *Journal of Applied Biological Sciences* 2: 61-64.
8. Çavuşoğlu, K., S. Kiliç y K. Kabar. 2008b. Effects of some plant growth regulators on leaf anatomy of radish seedlings grown under saline conditions. *Journal of Applied Biological Sciences* 2: 47-50.
9. Curtis, P. y A. Läuchli. 1987. The effect of moderate salt stress on leaf anatomy in *Hibiscus cannabinus* (Kenaf) and its relation to leaf area. *Amer. J. Bot.* 74: 538-542.
10. Dantas, B., L. Ribeiro y C. Aragão. 2005. Physiological response of cowpea seeds to salinity stress. *Revista Brasileira de Sementes* 27: 144-148.
11. Degano, C. 1999. Respuestas morfológicas y anatómicas de *Tessaria absinthioides* (Hook. et Arn.) DC. a la salinidad. *Rev. Bras. Bot. São Paulo* 22: 357-363.
12. Flowers, T., A. Hajibagheri y A. Yeo. 1991. Ion accumulation in the cell walls of rice plants growing under saline conditions: evidence for the Oertli hypothesis. *Plant Cell Environ.* 18: 1041-1047.
13. García, M. y P. Garzón. 2009. Efecto del estrés salino sobre la anatomía de los protófilos en dos genotipos de frijol (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) en fase plantular. *Memorias del XVIII Congreso Venezolano de Botánica* (en formato digital). Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado". Barquisimeto. Venezuela.
14. García, M. y D. Jáuregui. 2008. Efecto de la salinización con NaCl o Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> sobre la anatomía foliar en dos genotipos de caña de azúcar (*Saccharum* spp.) con tolerancia salina diferencial. *Ernstia* 18: 89-105.
15. García, M. y P. Madriz. 1999. Anatomía foliar comparada de cinco genotipos de frijol mungo, *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 16: 610-620.
16. García, M., E. Medina y D. Jáuregui. 2011. Cambios anatómicos inducidos por la salinidad en raíces en dos genotipos de caña de azúcar (*Saccharum* spp.). *Acta Botánica Venezuelica*. 34(1) (en prensa).
17. Garzón, P. 2009. Características morfoanatómicas y fisiológicas relacionadas con la tolerancia al estrés salino durante las fases de germinación y plantular en genotipos de frijol (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Trabajo de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay. 70 p.
18. González, L., A. Zamora y N. Céspedes. 2000. Análisis de la tolerancia a la salinidad en

- variedades de *Vigna unguiculata* (L.) sobre la base de caracteres agronómicos, la acumulación de iones y el contenido de proteína. *Cultivos Tropicales* 21: 47-52.
19. Huang, J. y R. Redman. 1995. Salt tolerance of *Hordeum* and *Brassica* species during germination and early seedling growth. *Canadian Journal of Plant Science* 75: 815-819.
20. Junghans, U., A. Polle, P. Duchting, E. Weiller, B. Kuhlman, F. Gruber y T. Teichmann. 2006. Adaptation to high salinity in poplar involves changes in xylem anatomy and auxin physiology. *Plant Cell Environ.* 29: 1519-1531.
21. Karimi, E., A. Abdolzadeh y H. Zadehipour. 2009. Increasing salt tolerance in olive *Olea europaea* L. plants by supplemental potassium nutrition involves changes in ion accumulation and anatomical attributes. *International Journal of Plant Production* 3: 49-60
22. Longstreth, D. y P. Nobel. 1979. Salinity effects on leaf anatomy: consequences for photosynthesis. *Plant Physiol.* 63: 700-703.
23. Maas, E. 1990. Crop Salt Tolerance. In: K. Tanji (ed.). *Agricultural Salinity Assessment and Management*. ASCE. N.Y. pp. 262-304.
24. Malash, N., F. Ali, M. Fatahalla, E. Khatabb, M. Hatemb y F. Tawficb. 2008. Response of tomato to irrigation with saline water applied by different irrigation methods and water management strategies. *International Journal of Plant Production* 2: 101-116.
25. Murillo-Amador, B., R. López-Aguilar, C. Kaya, J. Larrinaga-Mayoral y A. Flores-Hernández. 2002. Comparative effects of NaCl polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea. *J. Agronomy & Crop Science* 188: 235-247.
26. Murillo-Amador, B., E. Troyo-Diéguez, J. García-Hernández, R. López-Aguilar, N. Ávila-Serrano, S. Zamora-Salgado, E. Rueda-Puente y C. Kaya. 2006. Effect of NaCl salinity in the genotypic variation of cowpea (*Vigna unguiculata*) during early vegetative growth. *Scientia Horticulturae* 108: 423-431.
27. Poljakoff-Mayber, A. 1975. Morphological and Anatomical Changes in Plants as a Response to Salinity Stress. In: A. Poljakoff-Mayber y J. Gale (eds.). *Plant in Saline Environments*. Springer Verlag. N.Y. pp: 97-117.
28. Salas, J., M. Sanabria y R. Pire. 2001. Variación en el índice y densidad estomática en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Bioagro* 13: 99-104.
29. Serrato, G., M. Ferro, D. Ferraro y F. Riveros. 1991. Anatomical changes in *Prosopis tamarugo* Phil. seedling growing at different levels of NaCl salinity. *Ann. Bot.* 68: 47-53.
30. Solomón, M., E. Gedalovich, M. Mayer y A. Poljakoff-Mayber. 1986. Changes induced by salinity to the anatomy and morphology of excised pea roots in culture. *Ann. Bot.* 57: 811-819.
31. Tester, M. y R. Davenport. 2003. Na<sup>+</sup> tolerance Na<sup>+</sup> transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91: 503-527.
32. Villafañe, R. 2000. Calificación de los suelos por sales y dispersión por sodio y su aplicación en la evaluación de tierras. *Agron. Trop.* 50: 645-658.
33. Wignarajah, K., D. Jennings y J. Handley. 1975. The effect of salinity on growth of *Phaseolus vulgaris* L. I. Anatomical changes in the first trifoliate leaf. *Ann. Bot.* 39: 1029-1038.