



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE EDAFOLOGÍA

AZUFRE Y TOLERANCIA A ESTRÉS SALINO EN COL

FRESIA PACHECO SANGERMAN

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, MÉXICO

2023



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

La presente tesis titulada: **Azufre y tolerancia a estrés salino en col**, realizada por la estudiante: **Fresia Pacheco Sangerman**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
EDAFOLOGÍA

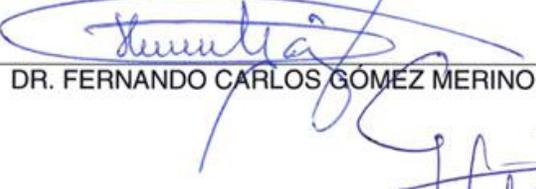
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



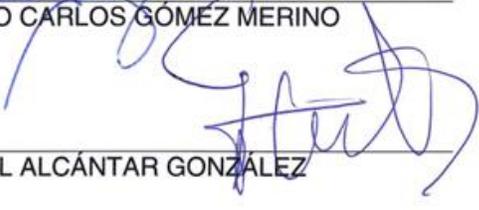
DRA. LIBIA IRIS TREJO-TÉLLEZ

ASESOR



DR. FERNANDO CARLOS GÓMEZ MERINO

ASESOR



DR. GABRIEL ALCÁNTAR GONZÁLEZ

ASESORA



DRA. MARÍA GUADALUPE PERALTA SÁNCHEZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, México, abril de 2023

AZUFRE Y TOLERANCIA A ESTRÉS SALINO EN COL

Fresia Pacheco Sangerman, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2023

RESUMEN

El estrés salino limita el crecimiento, desarrollo de las plantas y en consecuencia el rendimiento de las cosechas. En este estudio se evaluaron los efectos de diferentes concentraciones de cloruro de sodio (NaCl) y sulfato (SO_4^{-2}) en plantas de col cv. Royal, para determinar si el SO_4^{-2} contrarresta los efectos negativos de la salinidad. Plántulas de col fueron trasplantadas en un sistema hidropónico de raíz flotante y después de 15 días de desarrollo se realizó la aplicación de dosis de NaCl (0, 75 y 150 mM) y de SO_4^{-2} (3.5, 4.25 y 5 mM). Posteriormente, a los 40 días de tratamientos, las plantas se retiraron del medio y se evaluaron las siguientes variables agronómicas: peso fresco y seco de biomasa en vástago y raíz, contenido y % de agua, área foliar, área foliar específica, área foliar media de una hoja, peso medio de una hoja, sólidos solubles totales, diámetro de tallo, volumen de raíz y número de hojas. También se determinó la concentración de clorofilas (a, b y total), carotenoides, contenido de macro y micronutrientes, relaciones K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ y $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$, concentración de azúcares y nitratos. La concentración de 150 mM NaCl redujo las variables agronómicas significativamente y no hubo efectos estadísticos del factor SO_4^{-2} . Los tratamientos con dosis más alta de salinidad disminuyeron significativamente las concentraciones de clorofilas y carotenoides, así como los contenidos de macro y micronutrientes, las relaciones K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ y $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$, la concentración de azúcares y nitrato. Sin embargo, a concentraciones 75 mM NaCl la dosis 4.25 mM SO_4^{-2} amortiguó los efectos por salinidad en todas las variables de calidad. Se concluye que las concentraciones de SO_4^{-2} utilizadas no tuvieron efecto en las variables agronómicas, aunque en las variables de calidad la dosis 4.25 mM SO_4^{-2} demostró tener efectos positivos significativos.

Palabras clave: Estrés abiótico, Brassicaceae, sulfato.

SULFUR AND TOLERANCE TO SALT STRESS IN CABBAGE

Fresia Pacheco Sangerman, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2023

ABSTRACT

Saline stress limits the growth and development of plants and consequently the yield of crops. In this study, the effects of different concentrations of sodium chloride (NaCl) and sulfate (SO_4^{-2}) on cabbage plants cv. Royal were evaluated, to determine if SO_4^{-2} counteracts the negative effects of salinity. Cabbage seedlings were transplanted in a floating root hydroponic system and after 15 days of development, doses of NaCl (0, 75 and 150 mM) and SO_4^{-2} (3.5, 4.25 and 5 mM) were applied. Subsequently, 40 days after the treatments, the plants were removed from the medium and the following agronomic variables were evaluated: fresh and dry weight of stem and root biomass, water content and %, leaf area, specific leaf area, leaf area leaf mean, leaf mean weight, total soluble solids, stem diameter, root volume and number of leaves. The concentration of chlorophylls (a, b and total), carotenoids, macro and micronutrient content, K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{+2}/\text{Na}^+$ and $\text{Mg}^{+2}/\text{Na}^+$ ratios, sugar and nitrate concentration were also determined. The concentration of 150 mM NaCl reduced the agronomic variables significantly and there were no statistical effects of the SO_4^{-2} factor. The treatments with higher doses of salinity significantly decreased the concentrations of chlorophylls and carotenoids, as well as the contents of macro and micronutrients, the K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{+2}/\text{Na}^+$ and $\text{Mg}^{+2}/\text{Na}^+$ ratios, the concentration of sugars and nitrate. However, at 75 mM NaCl concentrations, the 4.25 mM SO_4^{-2} dose buffered the effects of salinity in all quality variables. It is concluded that the SO_4^{-2} concentrations used had no effect on the agronomic variables, although the 4.25 mM SO_4^{-2} dose showed significant positive effects on the quality variables.

Key words: Abiotic stress, Brassicaceae, sulfate.

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por proporcionarme el apoyo económico necesario para realizar el presente trabajo.

Al **Colegio de Postgraduados Campus Montecillo** por permitirme desarrollar este estudio dentro de sus instalaciones.

Al **Postgrado de Edafología** por brindarme las herramientas necesarias que me ayudaron a continuar con mi formación académica.

Al **Laboratorio de Nutrición vegetal Salvador Alcalde Blanco**, por su apoyo incondicional en la determinación de todas las variables bioquímicas.

A la **Dra. Libia I. Trejo Téllez**, gracias por sus conocimientos aportados dentro del salón de clases, también por su responsabilidad, compromiso, dedicación y entrega en la realización de este trabajo.

Al **Dr. Fernando Gómez Merino** por sus valiosas aportaciones a este trabajo.

Al **Dr. Gabriel Alcántar González** por la revisión y contribuciones a este estudio.

A la **Dra. María Guadalupe Peralta Sánchez** por su apoyo incondicional en todas las determinaciones que se realizaron en el laboratorio de nutrición vegetal y su valiosa aportación a este estudio.

Al **Dr. Ranferi Maldonado Torres** por sus consejos y apoyo incondicional en todo momento.

A **mi madre** por sus acertados consejos y a **mis hermanas** por su apoyo y cariño, mi más eterno agradecimiento.

A **mis compañeros y amigos** que compartieron conmigo este camino lleno de experiencias, conocimientos y aventuras. Por sus consejos, sonrisas y apoyo incondicional.

CONTENIDO

| | |
|---|------|
| RESUMEN | iii |
| ABSTRACT | iv |
| LISTA DE CUADROS..... | viii |
| LISTA DE FIGURAS..... | ix |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| OBJETIVOS E HIPÓTESIS | 3 |
| Objetivo general..... | 3 |
| Objetivos particulares | 3 |
| Hipótesis general | 3 |
| Hipótesis particulares..... | 3 |
| REVISIÓN DE LITERATURA | 4 |
| Características de la familia Brassicaceae | 4 |
| Tolerancia a la salinidad en la familia Brassicaceae | 5 |
| La salinidad en las relaciones hídricas, balance de energía y nutrición de las plantas | 6 |
| Respuesta de las plantas a la salinidad..... | 6 |
| Cambios hormonales por efecto de la salinidad..... | 8 |
| El azufre en las plantas | 9 |
| Asimilación del azufre | 10 |
| CAPÍTULO I. EFECTO DEL SULFATO EN VARIABLES AGRONÓMICAS Y BIOQUÍMICAS EN PLANTAS DE COL CULTIVADAS BAJO ESTRÉS SALINO | 11 |
| 1.1 INTRODUCCIÓN | 11 |
| 1.2 MATERIALES Y MÉTODOS | 13 |
| 1.2.1 Localización | 13 |
| 1.2.2 Material vegetal..... | 13 |
| 1.2.3 Tratamientos y diseño experimental..... | 13 |
| 1.2.4 Condiciones del experimento..... | 14 |
| 1.2.5 Trasplante..... | 14 |
| 1.2.6 Aplicación de tratamientos | 15 |
| 1.2.7 Variables evaluadas..... | 15 |

| | |
|---|-----------|
| 1.2.8 Análisis estadístico | 19 |
| 1.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 20 |
| 1.3.1 Variables agronómicas..... | 20 |
| 1.3.2 Concentración de clorofila a, b, total y carotenoides | 24 |
| 1.3.3 Contenido de macronutrientes en vástago | 27 |
| 1.3.4 Contenido de micronutrientes en vástago | 31 |
| 1.3.5 Relaciones | 33 |
| 1.3.6 Concentración de azúcares | 34 |
| 1.3.7 Concentración de nitrato | 36 |
| 1.4 CONCLUSIÓN | 37 |
| CONCLUSIÓN GENERAL..... | 38 |
| LITERATURA CITADA..... | 39 |

LISTA DE CUADROS

| | |
|---|----|
| Cuadro 1.1. Solución nutritiva de Steiner modificada con distintas concentraciones de SO_4^{2-} | 14 |
| Cuadro 1.2. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en el peso fresco de vástago (PFV), peso fresco de raíz (PFR), peso fresco total (PFT), peso seco de vástago (PSV), peso seco de raíz (PSR), y peso seco total (PST) en plantas de col cv. Royal. | 22 |
| Cuadro 1.3. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en el contenido de agua en vástago (CAV), contenido de agua en raíz (CAR), porcentaje de agua en vástago (PAV) y porcentaje de agua en raíz (PAR) en plantas de col cv. Royal. | 22 |
| Cuadro 1.4. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en el área foliar (AF), área foliar específica (AFE), área foliar media de una hoja (AFMUH) y peso medio de una hoja (PMUH) en plantas de col cv. Royal..... | 23 |
| Cuadro 1.5. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en sólidos solubles totales (SST), diámetro total (DT), y número de hojas (NH) en plantas de col cv. Royal..... | 24 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Respuesta de las plantas al estrés provocado por alta concentración salina..... | 8 |
| Figura 1.1. Trasplante de plantulas de col cv. Royal en un sistema de raíz flotante. | 14 |
| Figura 1.2. Aplicación de tratamientos: a) Etiquetado de macetas, b) pesaje de reactivos, c) aplicación de NaCl. | 15 |
| Figura 1.3. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos en plantas de col cv. Royal. (A) Concentración de clorofila a, (B) Concentración de clorofila b, (C) Concentración de clorofila total, (D) Concentración de carotenoides..... | 25 |
| Figura 1.4. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en la relación de Chla y Chlb. (A) Relación entre clorofila a y b en plantas de col bajo tratamiento con NaCl. (B) relación entre clorofila a y b en plantas de col. ... | 26 |
| Figura 1.5. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en las relaciones de concentración de pigmentos fotosintéticos en plantas de col cv. Royal. (A) Relación entre Car y Chla. (B) relación entre ChIT y Car. (C) relación entre Car y ChIT. Chla=clorofila a, Chlb=clorofila b, ChIT=clorofila total, Car=carotenoides..... | 27 |
| Figura 1.6. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en el contenido nutrimental de macronutrientes en hojas de col cv. Royal. (A) Contenido de N, (B) Contenido de P, (C) Contenido de K, (D) Contenido de Ca, (E) Contenido de Mg, (F) Contenido de S..... | 30 |
| Figura 1.7. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en el contenido nutrimental de micronutrientes en hojas de plantas de col cv. Royal. (A) Contenido de Fe, (B) Contenido de Cu, (C) Contenido de Zn, (D) Contenido de Mn, (E) Contenido de B, (F) Contenido de Na | 32 |
| Figura 1.8. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{-2} en las relaciones nutrimentales en hojas de col cv. Royal. (A) Relación K/Na, (B) Relación Ca/Na, (C) Relación Mg/Na..... | 34 |

Figura 1.9. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la concentración de azúcares en vástago de plantas de col cv. Royal.. 35

Figura 1.10. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la concentración de nitrato en vástago de plantas de col cv. Royal. 36

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los cultivos agrícolas durante su crecimiento y desarrollo están sometidos a factores como altas o bajas temperaturas, deficiencia o exceso de agua, alta salinidad, concentraciones elevadas de metales y radiación ultravioleta que afectan negativamente el rendimiento, que contribuyen al denominado estrés abiótico (He *et al.*, 2018).

De todos los anteriores factores, el estrés salino es el más agresivo y extendido de las tierras cultivables en todo el mundo (Shrivastava *et al.*, 2015) debido al cambio climático (Hassani *et al.*, 2021) y a las actividades antropogénicas. El aumento de la salinidad ha causado una degradación y desertificación de los suelos, y una disminución de la productividad agrícola, lo que repercute y atenta contra la seguridad alimentaria y ambiental (Stavi *et al.*, 2021).

El crecimiento y desarrollo de las plantas se ve afectado por el estrés salino ya que altera la fotosíntesis, la síntesis de proteínas y el metabolismo de los lípidos como consecuencia de la toxicidad iónica, presión osmótica, estrés oxidativo y deficiencia nutrimental (Rasool *et al.*, 2013). En respuesta a este estrés las plantas activan genes y proteínas y acumulan metabolitos que las protegen (Shahid *et al.*, 2020). Estas respuestas también incluyen modulación de la homeostasis iónica, inducción de sistemas antioxidantes, biosíntesis de fitohormonas y osmoprotectantes, a través de estas estrategias las plantas disminuyen la toxicidad iónica y eliminan las especies reactivas de oxígeno (Raza *et al.*, 2022).

El azufre (S) elemento esencial para las plantas, tiene una función importante en la síntesis de moléculas de señalización en el manejo del estrés (Nayaran *et al.*, 2022), ya que se utiliza como precursor en la síntesis de metabolitos que realizan funciones biológicas de protección (Li *et al.*, 2020).

Por otra parte, la familia Brassicaceae comprende especies económicamente importantes que se cultivan en todo el mundo. La col (*Brassica oleraceae*) forma parte de esta familia (Oloyede *et al.*, 2021) y se caracteriza por sus altos contenidos de potasio, fibra, ácido fólico, betacaroteno, vitaminas C y K (Robin *et al.*, 2017). Estos vegetales

poseen propiedades benéficas para la salud humana debido a su contenido de carotenoides, fenoles y glucosinolatos (Linić *et al.*, 2019).

Dentro de los mecanismos de tolerancia de las plantas al estrés biótico y abiótico se destaca la síntesis de metabolitos como los glucosinolatos (GSLs), los cuales contienen azufre y son casi exclusivos de la familia Brassicaceae (Oloyede *et al.*, 2021).

Los GSLs actúan como sustancias protectantes en los mecanismos de defensa contra el estrés abiótico y el ataque de plagas y enfermedades (Bjorkman *et al.*, 2011) y se ha documentado que sus niveles aumentan cuando la salinidad se incrementa, por lo que se correlacionan con la tolerancia de estas especies a la salinidad (Linić *et al.*, 2019). En la alimentación humana los GSLs son importantes debido a que después de que son hidrolizados a través de la participación de la enzima mirosinasa, se producen compuestos como los isocianatos que ayudan a reducir el riesgo de enfermedades cardiovasculares (Oloyede *et al.*, 2021) y tienen actividades antiinflamatorias, antioxidantes, antimutagénicas y anticancerígenas (Linić *et al.*, 2019).

Derivado de lo anterior y conociendo los mecanismos de protección, es fundamental promover la tolerancia de las plantas de importancia agronómica a la salinidad para reducir o evitar la pérdida en la producción de los cultivos. De igual forma es importante comprender las respuestas de las plantas al estrés salino y los mecanismos de tolerancia para desarrollar estrategias efectivas contra los diversos factores de estrés abiótico que causan reducción en los rendimientos. En este sentido el azufre como precursor de los GSLs puede mejorar la protección de los cultivos con lo que se garantice el suministro de alimentos a nivel mundial.

Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue determinar si el azufre mitiga los efectos negativos causados por el estrés salino en col.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

Evaluar el efecto del azufre en la tolerancia de col (*Brassica oleraceae*) cv. Royal al estrés salino midiendo parámetros de calidad y rendimiento.

Objetivos particulares

- Analizar los efectos de distintos niveles de S en parámetros de calidad de plantas de col sometidas a estrés salino.
- Definir los efectos de distintos niveles de S en el rendimiento de plantas de col sometidas a estrés salino.

Hipótesis general

Plantas de col sometidas a estrés salino y con nutrición azufrada alta muestran mayor tolerancia a la salinidad la cual se refleja en parámetros de calidad y en el rendimiento.

Hipótesis particulares

- Dosis de S en plantas de col incrementan la tolerancia a la salinidad a través y por tanto se reducen los efectos negativos en parámetros de calidad.
- Altas concentraciones de S incrementan la tolerancia a la salinidad en col, lo cual se refleja en el incremento del rendimiento.

REVISIÓN DE LITERATURA

Características de la familia Brassicaceae

Los miembros de la familia Brassicaceae son componentes importantes de la alimentación humana (Mondal *et al.*, 2020), dentro de los que se encuentran los géneros, *B. oleracea*, *B. rapa* y *B. napus*, que se utilizan como vegetales, aceites y condimentos.

El país con mayor producción de col a nivel mundial es China. En México, en el año 2018, las entidades productoras de esta hortaliza fueron Puebla con el 34 % del total nacional, seguido de Nuevo León con el 9.8 % y Chiapas con el 9.7 % (CEDRESSA, 2020).

La familia Brassicaceae incluye 338 géneros y 3709 especies (Warwick *et al.*, 2006), que son de gran importancia económica y científica (Bailey *et al.*, 2006). Entre las que se encuentran *Arabidopsis*, *Alyssum* y *Brassica* como plantas modelo; *Boechera*, *Brassica* y *Cardaminacomo* en el desarrollo de sistemas genéricos modelo; y rábano (*Raphanus sativus*), rúcula o arúgula (*Erucula vesicaria*), berro (*Nasturtium officinale*), wasabi (*Eutrema japonicum*), rábano picante (*A Armoracia rusticana*), especies de interés como vegetales y oleaginosas (Anjum *et al.*, 2018).

Las especies del género *Brassica* poseen un sabor característico que se encuentra relacionado con su composición fitoquímica. El más común son los isotiocianatos considerados como los responsables del sabor picante, además de los isotiocianatos esta familia también es rica en carotenoides, fenoles, minerales y vitaminas (Ramirez *et al.*, 2020). Entre las especies cultivadas más importantes del género *Brassica* se encuentran: *Brassica oleracea* (coliflor, brócoli, coles de Bruselas, col rizada, repollo), *Brassica napus* (colza) y *Brassica rapa* (nabo, col china, pak choi) (Poveda *et al.*, 2020). Otras especies como *Brassica juncea* tiene capacidad de acumular metales, por lo que se ha empleado en estrategias de fitorremediación (Bareen, 2012).

El consumo de estos vegetales ha aumentado debido a que resultan benéficos para la salud humana, uno de ellos son los efectos derivados de los glucosinolatos en enfermedades

degenerativas como el cáncer, enfermedades cardiovasculares y neurodegenerativas (Björkman *et al.*, 2011).

Generalmente las especies de la familia Brassicaceae se cultivan en climas frescos con un óptimo de temperatura que varía entre 14 y 21 °C, y temperaturas mínimas y máximas de 4 y 30 °C dependiendo de la variedad (Björkman *et al.*, 2011).

La salinidad

La salinización es un proceso de degradación de los suelos que resulta en una acumulación excesiva de sales solubles y se ha convertido en un problema ambiental y socioeconómico a nivel mundial (Hassani *et al.*, 2021), además se prevé que el estrés por salinidad aumente en muchas regiones debido al cambio climático global (Etesami *et al.*, 2018). La salinidad se presenta bajo todas las condiciones climáticas y se produce por acciones naturales e inducidas por el hombre (Shahid *et al.*, 2018). Aproximadamente 1125 millones de hectáreas se encuentran afectadas por salinidad, de las cuales 76 millones de hectáreas están afectadas por la salinidad y sodicidad inducidas por el hombre (Hossain, 2019). También se ha informado que el 10% de la tierra cultivable total es afectada por la salinidad y la sodicidad (Shahid *et al.*, 2018).

De todas las sales que se pueden encontrar en un suelo el NaCl es la más frecuente (Evelin *et al.*, 2019). Se considera como suelo salino a aquel con una conductividad eléctrica (CE) superior o igual a 2 dS m⁻¹ (a 25° C). Sin embargo, según el cultivo, las condiciones climáticas y las propiedades del equilibrio suelo-agua, la tolerancia de las plantas a la sal puede ser diferente (Hassani *et al.*, 2021). Las halófitas, plantas tolerantes a la salinidad, continúan creciendo a salinidades superiores a 250 mM NaCl. No obstante, dentro de las plantas cultivadas, el arroz puede disminuir su rendimiento cuando la CE es superior a 3 dS m⁻¹ (30 mM NaCl) en comparación con 6 a 8 dS m⁻¹ para el trigo (60 a 80 mM NaCl) (Munns *et al.*, 2006).

Tolerancia a la salinidad en la familia Brassicaceae

Debido a la diversidad genética en esta familia la tolerancia a la salinidad varía desde halófitas como *Thellungiella salsuginea* hasta glicofíticas (Mondal *et al.*, 2020), en estas

últimas el crecimiento y desarrollo se ven comprometidos a concentraciones superiores de 25 mM NaCl (Munns *et al.*, 2019). La mayoría de las especies de *Brassica* se clasifican como moderadamente tolerantes a la sal, de las cuales las especies anfidiplóides *B. juncea*, *B. napus* y *B. carinata* tienen una tolerancia a la salinidad más alta que las diploides *B. oleracea*, *B. nigra* y *B. rapa* (Pavlovic *et al.*, 2019).

La salinidad en las relaciones hídricas, balance de energía y nutrición de las plantas

La salinidad causa diversos efectos en los cultivos, pero principalmente ocasiona inhibición y deterioro del crecimiento y desarrollo (Isayenkov *et al.*, 2019). Cuando una planta se encuentra bajo estrés salino el primer estrés que experimenta es el osmótico, el cual provoca una reducción en la absorción de agua. La toxicidad iónica, causada por altas concentraciones de iones, principalmente el NaCl, se produce más tarde cuando los valores de sal alcanzan niveles que la planta no puede controlar para mantener la homeostasis iónica y el crecimiento (Liang *et al.*, 2018).

La productividad de las plantas depende de la eficiencia fotosintética y este proceso es afectado por la salinidad. Los efectos son complejos dependiendo de la especie, la duración del estrés, la concentración y tipo de sal. Las bajas concentraciones de sal pueden inducir adaptaciones de la actividad fotosintética o incluso aumentar la eficiencia fotosintética; sin embargo, una alta concentración de sales provoca la fotoinhibición de los fotosistemas (PSII y PSI), disminuye la actividad general de la cadena de transporte de electrones y aumenta la extinción no fotoquímica (Pavlovic *et al.*, 2019).

Respuesta de las plantas a la salinidad

El Na⁺ puede ingresar a la raíz a través de canales de cationes no selectivos (NSCC) (van Zelm *et al.*, 2020). Las primeras señales que desencadenan una respuesta al estrés salino incluyen el exceso de Na⁺, la alteración de los niveles de Ca²⁺ intracelular y la acumulación de ROS, como se presenta en la **Figura 1**. El estrés salino induce estrés iónico y osmótico, lo que conduce a la elevación de Ca²⁺ en el citosol; por lo que el estrés salino y los cambios en la presión osmótica siempre están asociados con la activación de los canales de Ca²⁺ (Zhao *et al.*, 2021).

En plantas bajo estrés salino se reduce el contenido de agua, pigmentos fotosintéticos, peso fresco y peso seco, mientras que aumenta la síntesis de osmolitos como prolina, glicina betaína y compuestos de azúcar como trehalosa para mantener la homeostasis celular (Mondal *et al.*, 2020).

Debido al estrés osmótico que provoca la salinidad las plantas cierran los estomas para evitar la pérdida de agua, por lo que la concentración de CO₂ disminuye, lo que afecta la fotosíntesis y se estimula la producción de ROS por arriba de las concentraciones normales (Mondal *et al.*, 2020).

La salinidad altera los procesos de respiración y fotosíntesis, como consecuencia las plantas generan ROS, H₂O₂ (peróxido de hidrógeno), O₂ (oxígeno singlete), OH (radical hidroxilo) y O₂⁻ (radical superóxido), provocando daño oxidativo en las células (Mondal *et al.*, 2020).

EL H₂O₂ oxida los residuos de cisteína y metionina e inactiva las enzimas del ciclo de Calvin, Cu/Zn SOD y Fe-SOD al oxidar sus grupos tiol, por su parte el O₂⁻ daña a los fotosistemas PSI y PSII, y moléculas como proteínas, pigmentos, ácidos nucleicos y lípidos. El OH causa peroxidación de lípidos, daño de proteínas y destrucción de membranas (Das *et al.*, 2014). Las ROS se forman en cloroplastos, mitocondrias, membranas plasmáticas, peroxisomas, apoplastos, retículo endoplásmico y paredes celulares (Mansoor *et al.*, 2022).

Para hacer frente a la sobreproducción de ROS, causado por condiciones de estrés, las plantas sintetizan antioxidantes que se dividen en componentes enzimáticos como superóxido dismutasa, catalasa, ascorbato peroxidasa, guaiacol peroxidasa, glutatión reductasa, monodehidroascorbato reductasa y dehidroascorbato reductasa, y antioxidantes no enzimáticos como ácido ascórbico, glutatión reducido, α-tocoferol, carotenoides, flavonoides y prolina (Das *et al.*, 2014).

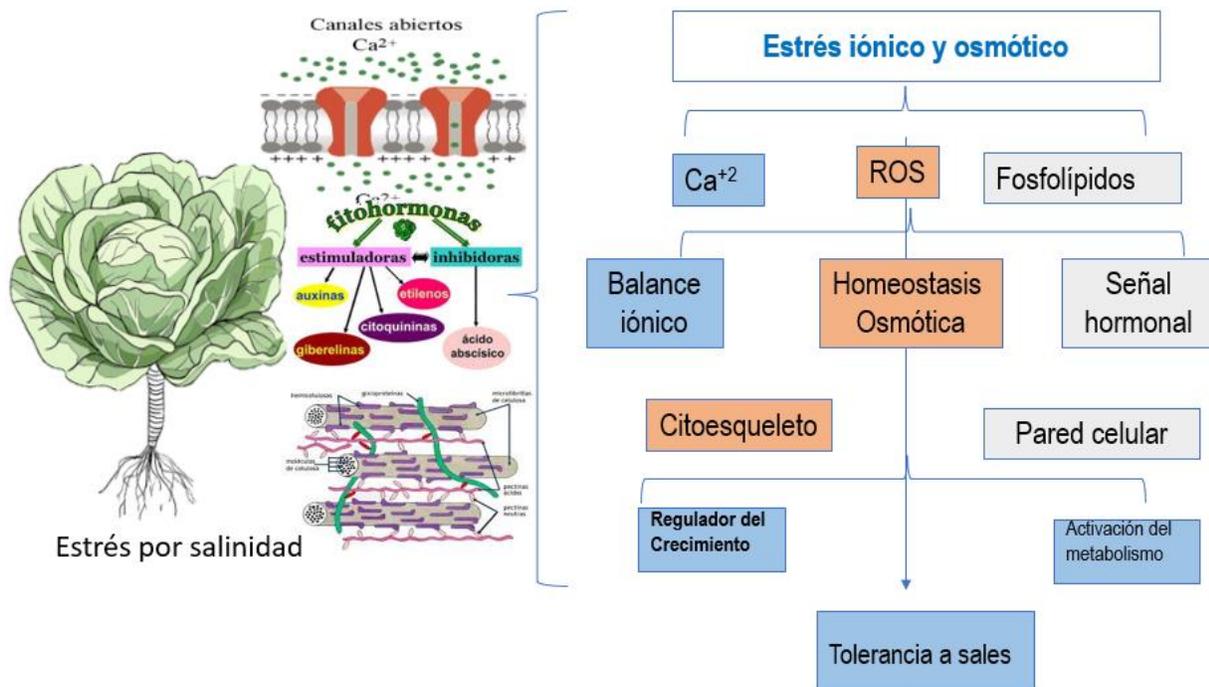


Figura 1. Respuesta de las plantas al estrés provocado por alta concentración salina.

Cambios hormonales por efecto de la salinidad

Las fitohormonas son compuestos orgánicos endógenos de bajo peso molecular que regulan procesos fisiológicos y de desarrollo (Ting *et al.*, 2020) y son las principales moléculas de señalización de las plantas. El ácido abscísico, ácido salicílico, jasmonatos, brasinoesteroides, citoquininas, etileno, auxinas y giberelinas tienen un papel importante en las respuestas fisiológicas de las plantas y su adaptación al estrés por salinidad. El ácido abscísico regula las tasas de transpiración y mantiene la turgencia celular al controlar la apertura y el cierre de las estomas, induce la acumulación de osmoprotectores, activa mecanismos de desintoxicación de ROS y modifica el transporte de iones (Pavlovic *et al.*, 2019).

El azufre en las plantas

El azufre pertenece a los calcógenos ([Francioso et al., 2020](#)) o anfígenos o también llamada familia del oxígeno. El nombre anfígeno se deriva de la propiedad de algunos de sus elementos para formar compuestos con carácter ácido o básico ([Delgado, 2018](#)).

La familia del oxígeno se caracteriza por tener una variedad de estados redox y potenciales redox lo que les permite formar enlaces entre calcógenos y reacciones de intercambio de átomos. Con esto se produce una gran cantidad de especies de azufre que intervienen en los procesos biológicos ([Francioso et al., 2020](#)).

El azufre es un elemento esencial para las plantas y ocupa el cuarto lugar en contenido después del N, P, K y Ca. La concentración de S en el tejido vegetal va de 0.3 a 7.6% ([Zenda et al., 2021](#)).

El S se encuentra en los aminoácidos cisteína y metionina, responsables de la estructura y actividad biológica de las proteínas, y en coenzimas y grupos prostéticos, como los centros Fe-S, ácido lipoico, vitaminas (biotina y tiamina) y coenzima A ([Davidian y Kopriva, 2010](#)), participa en la formación de enlaces disulfuro los cuales son esenciales para el plegamiento de muchas proteínas, ofrece protección frente al daño oxidativo a través del tripéptido glutatión, se encuentra en las fitoquelatinas, la clorofila y S-adenosil-metionina ([Nayaran et al., 2022](#)), también es componente de metabolitos secundarios como los glucosinolatos en la familia Brassicaceae y las alinas en las especies del género *Allium*, que son compuestos de defensa para las plantas ([Kopriva et al., 2015](#)). Por lo tanto, el S desempeña una función importante en la fotosíntesis, la respiración y la formación de estructuras de membrana celular en las plantas ([Li et al., 2020](#)).

En los alimentos los compuestos de S que se encuentran son: aminoácidos o vitaminas, como la metionina, la cisteína, la homocisteína, así como los glucosinolatos y compuestos alílicos de S que se encuentran la familia de las crucíferas ([Francioso et al., 2020](#)).

Asimilación del azufre

Las plantas absorben el S en forma de SO_4^{2-} para posteriormente reducirlo y asimilarlo en compuestos bioorgánicos (Davidian and Kopriva, 2010). La síntesis de L-cisteína a partir de azufre inorgánico es el mecanismo predominante por el cual el azufre reducido se incorpora a los compuestos orgánicos (Kredich, 2008). La principal reserva de S, que no se almacena en las proteínas es el tripéptido glutatión.

La fuente de S más importante son los aniones SO_4^{2-} del suelo, aunque el SO_2 también puede ser absorbido por las partes aéreas de las plantas (Zenda *et al.*, 2021).

El proceso de asimilación del azufre es esencial para la síntesis de grupos de cisteína, metionina y Fe-S así como para la síntesis de cofactores y metabolitos secundarios que tienen una función importante en las respuestas al estrés y la homeostasis redox (Feldman-Salit *et al.*, 2019).

Los transportadores de sulfato lo absorben y distribuyen por toda la planta. Dentro de la célula, el SO_4^{2-} puede almacenarse en la vacuola o entrar a la ruta de asimilación, la cual se divide en dos: asimilación primaria y asimilación secundaria o de sulfatación (Kopriva *et al.*, 2015). El SO_4^{2-} es muy estable por lo que antes de asimilarse debe ser activado (Kopriva *et al.*, 2012), por la ATP sulfurilasa (ATPS) que cataliza el primer paso en la ruta de asimilación del sulfato (Prioretti *et al.*, 2014) en esta reacción el sulfato reemplaza al pirofosfato en la molécula de ATP. La 5'-fosfosulfato de adenosina resultante (APS) es un punto de bifurcación en la asimilación de sulfato primaria y secundaria (Kopriva *et al.*, 2012). La APS es reducida a sulfito por la enzima APS reductasa, después la enzima sulfito reductasa reduce el sulfito a sulfuro el cual se incorpora al esqueleto de aminoácidos de la O-acetilserina para formar cisteína, el primer producto de la asimilación primaria del sulfato. de manera alterna, APS puede ser fosforilada por APS quinasa a 3-fosfoadenosina 5'-fosfosulfato, que es el donante de sulfato para las reacciones de sulfatación en la biosíntesis de metabolitos, como las hormonas peptídicas fitosulfokinas, brasinoesteroides, sulfojasmonato, sulfoflavonoides y los glucosinolatos (Kopriva *et al.*, 2015).

CAPÍTULO I. EFECTO DEL SULFATO EN VARIABLES AGRONÓMICAS Y BIOQUÍMICAS EN PLANTAS DE COL CULTIVADAS BAJO ESTRÉS SALINO

1.1 INTRODUCCIÓN

La salinidad es uno de los principales factores de estrés abiótico que limitan la producción agrícola (Guo *et al.*, 2022). Aproximadamente el 20% de los suelos irrigados se encuentran afectados por la salinización (Zhao *et al.*, 2021). Este porcentaje se encuentra en aumento debido al cambio climático y a las prácticas agrícolas inapropiadas (Kumar *et al.*, 2021), lo que se traduce en un problema debido a que las áreas irrigadas son responsables de un tercio de la producción de alimentos. Además, se espera que para 2050 la población mundial alcance los 9 mil millones de personas, y como consecuencia, la producción mundial de alimentos deberá incrementarse en un 50 % aproximadamente para igualar el crecimiento poblacional (Thu *et al.*, 2017).

Las concentraciones altas de sales en suelos y soluciones de riego producen desequilibrios iónicos y estrés osmótico en las plantas (Kumar *et al.*, 2021), lo que ocasiona cambios fisiológicos y metabólicos, como desequilibrio nutricional, inhibición de la absorción de agua, reducción de la capacidad de germinación de semillas, disminución de la actividad fotosintética, inducción de estrés oxidativo, reducción de la producción de biomasa y del rendimiento y calidad de alimentos (Ondrasek *et al.*, 2022).

El S es un nutriente esencial para las plantas que desempeña diversas funciones en la defensa de los cultivos contra factores de estrés biótico y abiótico. Específicamente en la familia Brassicaceae es precursor de los GSLs, metabolitos secundarios que ayudan a tolerar los diversos tipos de estrés.

El género *Brassica* incluye especies de importancia económica en todo el mundo, que en su mayoría se consumen como vegetales frescos. El rendimiento de estas especies es afectado por el estrés salino ya que este factor reduce su crecimiento y desarrollo al disminuir la fotosíntesis y el intercambio de gases de las hojas, y aumenta la acumulación de iones como Na⁺ y Cl⁻ hasta niveles tóxicos, y la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS). Para mitigar los efectos del estrés salino, es posible usar iones de sulfato en solución (Banerjee, 2021). Por otro lado, estas especies tienen cierta capacidad para

tolerar el estrés salino mediante acumulación de osmolitos orgánicos e inorgánicos, exclusión eficiente de Na^+ y una mejor capacidad de retención de K^+ (Shahzad *et al.*, 2022). El objetivo de este trabajo fue evaluar a través de la medición de variables agronómicas y bioquímicas la tolerancia a la salinidad en plantas de col suministradas con azufre en la solución nutritiva (*Brassica oleracea*) cv. Royal.

1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

1.2.1 Localización

Durante los meses de noviembre de 2022 a enero de 2023 se realizó un experimento en las instalaciones del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, en un invernadero tipo túnel con ventana cenital, estructura de malla antiáfidos en laterales y cubierta plástica; cuyas coordenadas geográficas son 19° 27' 42.98" N, 98° 54' 31.95" O y 2245 m de altitud.

1.2.2 Material vegetal

Se adquirieron plántulas de col cv. Royal, de 30 días de edad, del vivero Agro Servicios El Sembrador ubicado en el municipio de Calpulalpan, Estado de México. Las plántulas se desarrollaron bajo condiciones de invernadero y el sustrato utilizado fue una mezcla de perlita y turba en una proporción 1:1 (v:v).

1.2.3 Tratamientos y diseño experimental

Se condujo un experimento bifactorial (3×3), compuesto por tres niveles de SO_4^{-2} (3.5, 4.25 y 5 mM) y tres niveles de NaCl (0, 75 y 150 mM). Los tratamientos resultantes fueron los siguientes: T1: (3.5 mM SO_4^{-2} –0 mM NaCl); T2: (3.5 mM SO_4^{-2} –75 mM NaCl); T3: (3.5 mM SO_4^{-2} –150 mM NaCl); T4: (4.25 mM SO_4^{-2} –0 mM NaCl); T5: (4.25 mM SO_4^{-2} –75 mM NaCl); T6: (4.25 mM SO_4^{-2} –150 mM NaCl); T7: (5 mM SO_4^{-2} –0 mM NaCl); T8: (5 mM SO_4^{-2} –75 mM NaCl); y, T9: (5 mM SO_4^{-2} –150 mM NaCl). Los tratamientos fueron suministrados en la solución universal de Steiner, misma que se modificó para establecer las tres concentraciones de SO_4^{-2} sin alterar el potencial osmótico de la solución (**Cuadro 1.1**). Cada tratamiento tuvo cuatro repeticiones y se dispusieron en un diseño experimental completamente al azar. Las unidades experimentales estuvieron compuestas por macetas de 12 L acondicionadas para sostener tres plantas cada una.

Cuadro 1.1. Solución nutritiva de Steiner modificada con distintas concentraciones de SO_4^{2-} .

| SO_4^{2-} (mM) | NO_3^- | H_2PO_4^- | SO_4^{2-} | K^+ | Ca^{+2} | Mg^{+2} | Potencial osmótico (MPa) |
|----------------------------|-------------------------------------|---------------------------|--------------------|--------------|------------------|------------------|--------------------------------|
| | (mol _c m ⁻³) | | | | | | |
| 3.50 | 12.667 | 1.056 | 7.389 | 7.389 | 9.500 | 4.2220 | - 0.076 |
| 4.25 | 11.964 | 0.997 | 8.474 | 7.502 | 9.646 | 4.2876 | - 0.076 |
| 5.00 | 11.688 | 0.974 | 9.740 | 7.329 | 9.423 | 4.1880 | - 0.076 |

1.2.4 Condiciones del experimento

Las plantas se desarrollaron en un sistema de raíz flotante en el cual es necesario oxigenar la solución para esto se colocaron mangueras dentro de las macetas conectadas a bombas de oxigenación y adaptadas a un temporizador de ocho tiempos programado cada 2 h con tiempos de oxigenación de 15 min.

1.2.5 Trasplante

Se preparó una solución nutritiva Steiner al 50% a pH 5, posteriormente se agregaron 10 L de solución por maceta. A las plántulas se les retiró el sustrato evitando dañar las raíces y se colocaron en las macetas utilizando polifón para sujetarlas como se muestra en la **Figura 1.1**. El pH de la solución de las macetas se monitoreo todos los días y se ajustó a 5 usando H_2SO_4 . Las plantas permanecieron bajo estas condiciones durante 14 d, periodo de adaptación.



Figura 1.1. Trasplante de plántulas de col cv. Royal en un sistema de raíz flotante.

1.2.6 Aplicación de tratamientos

Transcurrido el periodo de adaptación se aplicaron los diferentes tratamientos (**Figura 1.2**), para esto se prepararon tres tipos de soluciones nutritivas a pH 5 utilizando como base la Solución Universal de Steiner: 1) 3.5 mM SO_4^{2-} , 2) 4.25 mM SO_4^{2-} y 3) 5 mM SO_4^{2-} . A las macetas previamente etiquetadas se les agregaron 10 L de la solución nutritiva correspondiente; posteriormente y de acuerdo con el diseño experimental se realizó la incorporación del NaCl directamente en los contenedores.

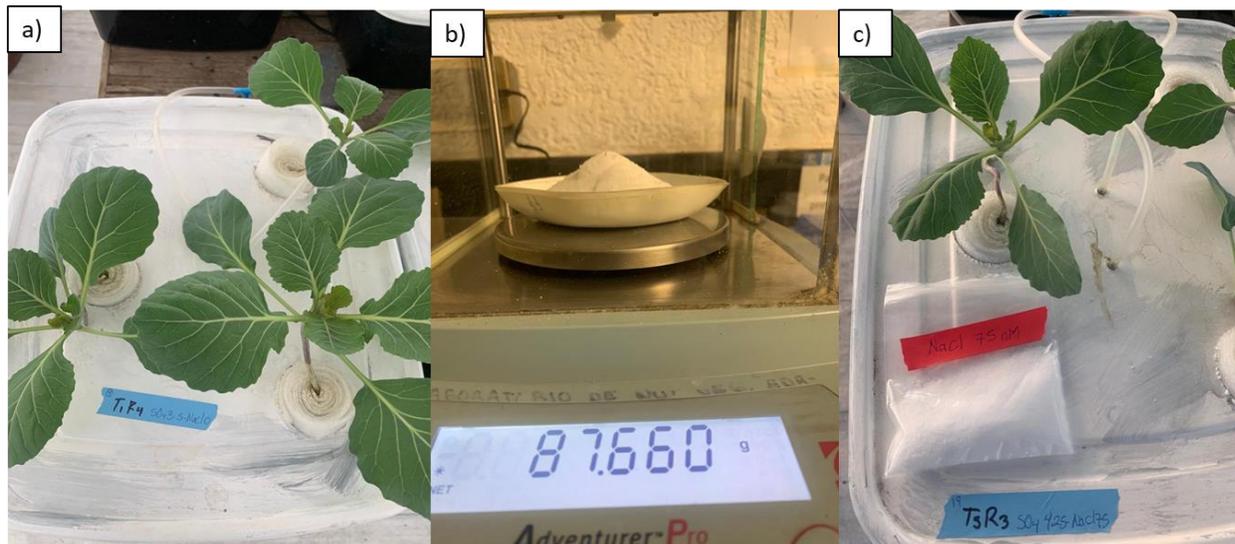


Figura 1.2. Aplicación de tratamientos: a) Etiquetado de macetas, b) pesaje de reactivos, c) aplicación de NaCl.

1.2.7 Variables evaluadas

Después de 40 d de tratamiento las plantas se retiraron de la solución nutritiva y se procedió a separar el vástago de la raíz. Las variables evaluadas se describen a continuación:

Variables agronómicas

Peso de biomasa fresca. Parte aérea y raíz por separado se pesaron en una balanza analítica (Adventurer Ohaus Pro AV213C; Parsippany, NJ, EE. UU.).

Peso de biomasa seca. Las muestras de vástago y raíz se colocaron en una estufa de aire forzado (Riossa HCF-125) a 70 °C hasta peso constante, posteriormente se pesaron en una balanza analítica (Adventurer Ohaus Pro AV213C; Parsippany, NJ, EE. UU.).

Contenido de agua en vástago. Con los datos de peso fresco y seco de vástago se procedió a realizar una sustracción.

Contenido de agua en raíz. Con los datos de peso fresco y seco de raíz se procedió a realizar una sustracción.

Porcentaje de agua en vástago. Se calculó realizando una regla de tres entre el peso fresco y seco de vástago.

Porcentaje de agua en raíz. Se calculó realizando una regla de tres entre el peso fresco y seco de raíz.

Área foliar. Se determinó con un integrador de área foliar (LI-COR-3000A; Lincoln, NE, EE. UU.).

Área foliar específica. Los datos de área foliar se dividieron entre el peso seco de vástago.

Área foliar media de una hoja. Se obtuvo con el cociente de área foliar y número de hojas.

Peso medio de una hoja. Es el cociente del peso fresco de vástago y el número de hojas.

Variables de calidad

Después de la cosecha, las plantas destinadas a la determinación de variables bioquímicas fueron colocadas en un ultracongelador a -60 °C y posteriormente se molieron con nitrógeno líquido con ayuda de un mortero. A continuación, se detallan las determinaciones realizadas.

Sólidos solubles totales (°Brix)

Esta variable se midió al momento de la cosecha. Se tomó una hoja de col y se maceró en un mortero hasta obtener una consistencia líquida la cual se colocó en un refractómetro digital (HANNA, 96801. EE. UU) para su cuantificación.

Concentración de clorofilas, a, b y carotenoides

La extracción se realizó con acetona al 80% descrita por [Sumanta et al. \(2014\)](#). Se pesaron 0.5 g de muestra de hoja previamente molida con nitrógeno líquido, se adicionaron 10 mL de acetona al 80 % y se maceraron con ayuda de un mortero. Las muestras homogeneizadas se centrifugaron a 10 000 rpm durante 15 min. EL sobrenadante fue separado en un tubo limpio y de ahí se tomaron 100 µL y se mezclaron con 900 µL del disolvente. Finalmente, las muestras se leyeron en las siguientes longitudes de onda: 470, 646.8 y 663.2 nm en un espectrofotómetro (JENWAY, 6715 UV/Vis. Spectrophotometer, Multi-cell changer. UK). El blanco utilizado fue acetona al 80%. Para la determinación de clorofila a, b y carotenoides se usaron las siguientes ecuaciones:

$$\text{Clorofila } a = 12.25A_{663.2} - 2.79A_{646.8}$$

$$\text{Clorofila } b = 21.54A_{646.8} - 5.1A_{663.2}$$

$$\text{Carotenoides} = \frac{1000A_{470} - 1.82C_a - 85.02C_b}{198}$$

Dónde: A es, absorbancia.

Concentración de nutrimentos

Para la determinación de N se pesaron 0.250 g de material seco y molido de cada muestra vegetal (hoja y raíz), se transfirieron a tubos y se adicionaron 4 mL de una mezcla biácida (H₂SO₄ + HClO₄ en proporción 4:1, v:v) y 2 mL de H₂O₂, y se colocaron en una plancha de digestión a 300 °C. Después las muestras se retiraron y dejaron enfriar. Cada muestra se aforó a 25 mL y se filtró en un recipiente de plástico previamente etiquetado.

El N se determinó mediante el método micro-Kjeldahl. Se tomaron 10 mL de la muestra digerida y se transfirieron a tubos de ensayo, posteriormente en el equipo de destilación se colocaron 10 mL de NaOH al 50% y los 10 mL de la muestra. El nitrógeno se recolectó al final del tubo del refrigerante en matraces Erlenmeyer que contenían 20 mL de una solución de H_3BO_3 al 4% con una mezcla de indicadores (verde de bromocresol y rojo de metilo), finalmente se realizó la titulación con H_2SO_4 0.05 N.

Para la determinación de S se pesaron 0.5 g de cada muestra vegetal (hoja y raíz) en tubos y se adicionó una mezcla biácida de HNO_3 con $HClO_4$ (2:1, v:v). Posteriormente se colocaron en una plancha de digestión a 300 °C. Después las muestras se retiraron y se dejaron enfriar. Las concentraciones de S, P, K, Ca, Mg, Fe, B, Na, Mn, Zn se leyeron en el equipo de espectroscopia de emisión atómica de inducción por plasma acoplado (Agilent, ICP-Optical Emission Spectrometer, 725-ES, EEUU).

Azúcares totales solubles

Para su determinación se utilizó la metodología descrita por [Bailey \(1958\)](#). Se pesó 1 g de tejido fresco de hoja previamente macerado con nitrógeno líquido y se adicionaron 50 mL de etanol al 80%. Posteriormente, se colocó el matraz en una plancha en ebullición hasta obtener una cantidad inferior a 20 mL que se dejó enfriar para después filtrar, posteriormente aforar a 20 mL con etanol al 80% y dejarlo en refrigeración a -20 °C durante 24 h. Al siguiente día, se tomó 1 mL de la muestra y se colocó en un matraz que se puso en baño María hasta evaporar la muestra. Al matraz con la solución evaporada se agregaron 20 mL de agua destilada y se agitó perfectamente. Se preparó una solución de antrona con ácido sulfúrico, mientras que para la curva de calibración se usaron 5 mg de sacarosa en 50 mL de agua destilada. Se tomó 1 mL de la solución deshidratada y se agregaron 2 mL de agua destilada más 6 mL de la solución de antrona, posteriormente se colocaron en baño María durante 3 min. Finalmente, las muestras se leyeron a una longitud de onda de 620 nm en un espectrofotómetro (JENWAY, 6715 UV/Vis. Spectrophotometer, Multi-cell Changer. UK).

Concentración de nitrato

La determinación de la concentración de nitrato se realizó mediante el método de Cataldo. Se tamizaron las muestras secas y molidas a través de una malla de 50 mm para posteriormente secarlas nuevamente en un horno a 70 °C. Se pesaron 100 mg del material y se les agregó 10 mL de agua desionizada. Estas suspensiones se incubaron a 45 °C durante 1 h. Las muestras se homogeneizaron con ayuda de un vórtex y después se centrifugaron a 5000 rpm por 15 min para posteriormente filtrarlas.

Para realizar la curva de calibración se usaron matraces aforados de 100 mL y se tomaron alícuotas de una solución de KNO₃ a 500 ppm, se aforaron con agua destilada y se agitaron.

Del extracto obtenido se tomaron 200 µL y se les adicionó 800 µL de ácido salicílico-ácido sulfúrico, transcurridos 2 min se adicionaron 19 mL de NaOH 2 N. Finalmente las muestras se leyeron a una longitud de onda de 410 nm en un espectrofotómetro (JENWAY, 6715 UV/Vis. Spectrophotometer, Multi-cell changer. UK).

1.2.8 Análisis estadístico

Los datos obtenidos se procesaron estadísticamente utilizando el programa SAS 9.0. Se efectuó un análisis de varianza para todas las variables medidas. Así mismo, se realizó una comparación múltiple de media, utilizando la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Los resultados obtenidos se presentan en figuras y cuadros para su mejor comprensión y discusión.

1.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.3.1 Variables agronómicas

De manera general, las plantas que se desarrollan en condiciones salinas se caracterizan por un crecimiento lento, crecimiento reducido de nuevos brotes y una disminución de su altura (Hao *et al.*, 2021). Los resultados de este estudio permiten observar que las variables de crecimiento fueron influenciadas por el estrés salino (**Cuadro 1.2**). El PFV, PFR, PSV, PSR, PFT y PST disminuyeron significativamente a medida que se incrementaron las concentraciones de NaCl. En todos los casos la concentración 150 mM NaCl fue la que más redujo las variables agronómicas evaluadas. El estrés salino reduce el crecimiento de las plantas al disminuir el contenido de agua en los tejidos o al causar la acumulación de iones Na^+ o Cl^- a niveles tóxicos (Shahzad *et al.*, 2022). Una alta concentración de sal reduce la capacidad de las plantas para adquirir agua, lo que se conoce como estrés osmótico (Machado *et al.*, 2017). El CAV se relacionó de manera inversa con la concentración de NaCl en la solución nutritiva de forma significativa. En caso del CAR no existió diferencia significativa a concentraciones de 0 y 75 mM NaCl, aunque si hubo una disminución del contenido de agua de 13.5 %, pero cuando la concentración fue de 150 mM NaCl esta variable disminuyó significativamente. El PAV no tuvo diferencias estadísticas. Por otra parte, PAR únicamente mostró diferencias significativas a 150 mM NaCl (**Cuadro 1.3**).

La hoja es un órgano importante de la planta ya que desempeña funciones vitales del metabolismo primario como la fotosíntesis. El área foliar se ha utilizado como índice para evaluar el efecto de la salinidad. Cuando las plantas son expuestas a concentraciones elevadas de sales por tiempos prolongados el consumo de energía puede ser mayor que su producción por lo que se reduce el suministro de energía y el área foliar (Yu *et al.*, 2019). Los resultados de este estudio mostraron que el AF y AFMUH tuvieron la misma tendencia, y no se observaron diferencias significativas a concentraciones de 0 y 75 mM NaCl, aunque si hubo una reducción de 17.9 % del AF y 11.5 % del AFMUH, mientras que a dosis de 150 mM NaCl existieron diferencias estadísticas significativas. El AFE no presentó efecto significativo de ningún factor de estudio ni de las interacciones, pero se observó un aumento gradual de acuerdo con las concentraciones de NaCl en 3.6 % y 6.1

%, respectivamente. En caso de PMUH el efecto por NaCl fue significativo siendo la concentración de 150 mM la que causó la disminución más alta de esta variable después de 75 mM NaCl (**Cuadro 1.4**).

Cuadro 1.2. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄⁻² en el peso fresco de vástago (PFV), peso fresco de raíz (PFR), peso fresco total (PFT), peso seco de vástago (PSV), peso seco de raíz (PSR), y peso seco total (PST) en plantas de col cv. Royal.

| NaCl (mM) | PFV | PFR | PFT (g) | PSV | PSR | PST |
|--------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|--------------|---------------|
| 0 | 208.55 ± 29.71a | 17.50 ± 1.86a | 226.05 ± 30.51a | 20.37 ± 3.25a | 1.53 ± 0.19a | 21.91 ± 3.28a |
| 75 | 161.16 ± 23.25b | 14.83 ± 1.60b | 176.00 ± 24.40b | 15.89 ± 2.07b | 1.03 ± 0.09b | 16.92 ± 2.04b |
| 150 | 87.66 ± 11.37c | 11.55 ± 1.15c | 99.22 ± 12.36c | 8.28 ± 1.16c | 0.72 ± 0.07c | 9.00 ± 1.13c |

Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

Cuadro 1.3. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄⁻² en el contenido de agua en vástago (CAV), contenido de agua en raíz (CAR), porcentaje de agua en vástago (PAV) y porcentaje de agua en raíz (PAR) en plantas de col cv. Royal.

| NaCl (mM) | CAV | CAR | PAV % | PAR |
|--------------|-----------------------------|---------------|---------------|---------------|
| 0 | 188.18 ± 29.86 ^a | 15.96 ± 1.83a | 10.55 ± 2.29a | 9.04 ± 1.32a |
| 75 | 145.26 ± 22.87b | 13.80 ± 1.64a | 10.74 ± 2.13a | 7.45 ± 1.45ab |
| 150 | 79.37 ± 12.09c | 10.83 ± 1.13b | 10.48 ± 2.65a | 6.37 ± 0.74b |

Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

Cuadro 1.4. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄-2 en el área foliar (AF), área foliar específica (AFE), área foliar media de una hoja (AFMUH) y peso medio de una hoja (PMUH) en plantas de col cv. Royal.

| NaCl (mM) | AF (cm ²) | AFE (cm ² g ⁻¹) | AFMUH (cm ²) | PMUH (g) |
|--------------|-------------------------------|---|-----------------------------|---------------------------|
| 0 | 2325.76 ± 428.49 ^a | 125.51 ± 30.76 ^a | 137.22 ± 21.03 ^a | 12.33 ± 1.38 ^a |
| 75 | 1907.58 ± 319.38 ^a | 130.15 ± 35.95 ^a | 121.32 ± 20.03 ^a | 10.17 ± 1.18 ^b |
| 150 | 994.22 ± 113.81 ^b | 133.22 ± 29.34 ^a | 73.36 ± 7.23 ^b | 6.46 ± 0.74 ^c |

Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

En esta investigación también se observó una disminución de las variables agronómicas a medida que aumentó la concentración de NaCl, debido a que en estas condiciones el estrés osmótico limita la absorción de agua por las plantas y el estrés iónico aumenta el contenido de Na⁺ y Cl⁻ en las células. Es decir que, la disminución del contenido de agua y el aumento de concentraciones tóxicas de iones afecta el proceso fotosintético lo que impacta en la producción de energía. En respuesta, las plantas para adaptarse reducen el área foliar y con ello disminuyen la transpiración y la demanda de nutrientes. Finalmente, todos estos procesos provocan una reducción del crecimiento y desarrollo de las plantas. De manera similar el resultado obtenido se correlacionó de manera directa con una disminución del PF, PS, DT, VR y NH.

Los SST aumentaron cuando las dosis de NaCl fueron más elevadas (**Cuadro 1.5**). Concentraciones de 0 y 75 mM NaCl no mostraron diferencias estadísticas entre ellas, pero a concentraciones de 150 mM los valores fueron estadísticamente diferentes. Para el DT todas las dosis de NaCl presentaron diferencias significativas, de manera que a mayor salinidad menor volumen de raíz. El NH de plantas de col disminuyó de forma significativa a concentraciones de 150 mM NaCl.

Los efectos de cada factor de estrés abiótico difieren entre sí, aunque sus efectos finales son la reducción del crecimiento debido a una disminución de la tasa de fotosíntesis, la alteración de los fitoquímicos y la producción de biomasa en general ([Shin et al., 2021](#)). [Farooq et al. \(2022\)](#) en un estudio realizado con *Oryza sativa* observaron que todas las características agronómicas disminuyeron cuando se sometieron a estrés salino.

Cuadro 1.5. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄⁻² en los sólidos solubles totales (SST), diámetro total (DT), y número de hojas (NH) en plantas de col cv. Royal.

| NaCl (mM) | SST °Brix | DT (cm) | VR (mL) | NH |
|--------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| 0 | 8.51 ± 0.40 ^b | 10.70 ± 0.50 ^a | 150.38 ± 96.70 ^c | 16.72 ± 0.70 ^a |
| 75 | 8.91 ± 0.50 ^{ab} | 9.15 ± 0.44 ^b | 413.50 ± 1.69 ^a | 15.61 ± 0.92 ^a |
| 150 | 9.51 ± 0.32 ^a | 8.10 ± 0.50 ^c | 410.50 ± 1.56 ^b | 13.50 ± 0.52 ^b |

Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

1.3.2 Concentración de clorofila a, b, total y carotenoides

Los pigmentos fotosintéticos desempeñan funciones importantes entre las que se encuentran la captación de radiación y protección de los fotosistemas. El contenido de clorofila es un indicador de la capacidad fotosintética, mientras que los carotenoides están involucrados en la captación de luz y la fotoprotección (Shah *et al.*, 2017). Con relación a los pigmentos analizados en este estudio los resultados mostraron que las plantas de col que se desarrollaron con el tratamiento 3.5 mM SO₄⁻² – 0 mM NaCl presentaron concentraciones más altas de clorofila a, b, total y carotenoides respecto a los tratamientos que se les aplicó NaCl, resultando con diferencias estadísticas significativas. El tratamiento 4.25 mM SO₄⁻² – 75 mM NaCl siguió en concentración de clorofila a, b y total al tratamiento anterior con diferencia significativa (**Figuras 1.3A, 1.3B y 1.3C**); mientras que, el tratamiento con 5 mM SO₄⁻² – 150 mM NaCl disminuyó las concentraciones con diferencia estadística. En caso de carotenoides el tratamiento 4.25 mM SO₄⁻² – 150 mM NaCl redujo significativamente su concentración (**Figura 1.D**). Las concentraciones de clorofilas disminuyeron significativamente con el tratamiento de mayor contenido de NaCl, por lo que se pudo demostrar que el estrés salino afectó el proceso fotosintético. Por otro lado, las concentraciones de carotenoides no variaron significativamente, lo que demuestra que hubo una producción de estos para contrarrestar los efectos negativos de la salinidad.

El tratamiento 4.25 mM SO₄⁻² – 150 mM aumentó la concentración de clorofilas y disminuyó la concentración de carotenoides, lo que podría indicar que hubo una mayor capacidad de reacción frente a las condiciones salinas.

El estrés por salinidad interrumpe la permeabilidad de la membrana y el cierre de estomas, y desequilibra las concentraciones de iones; esto reduce la tasa fotosintética, así como los niveles de pigmentos fotosintéticos, el crecimiento y los rendimientos hasta en un 20%, en los diferentes cultivos (Shin *et al.*, 2021).

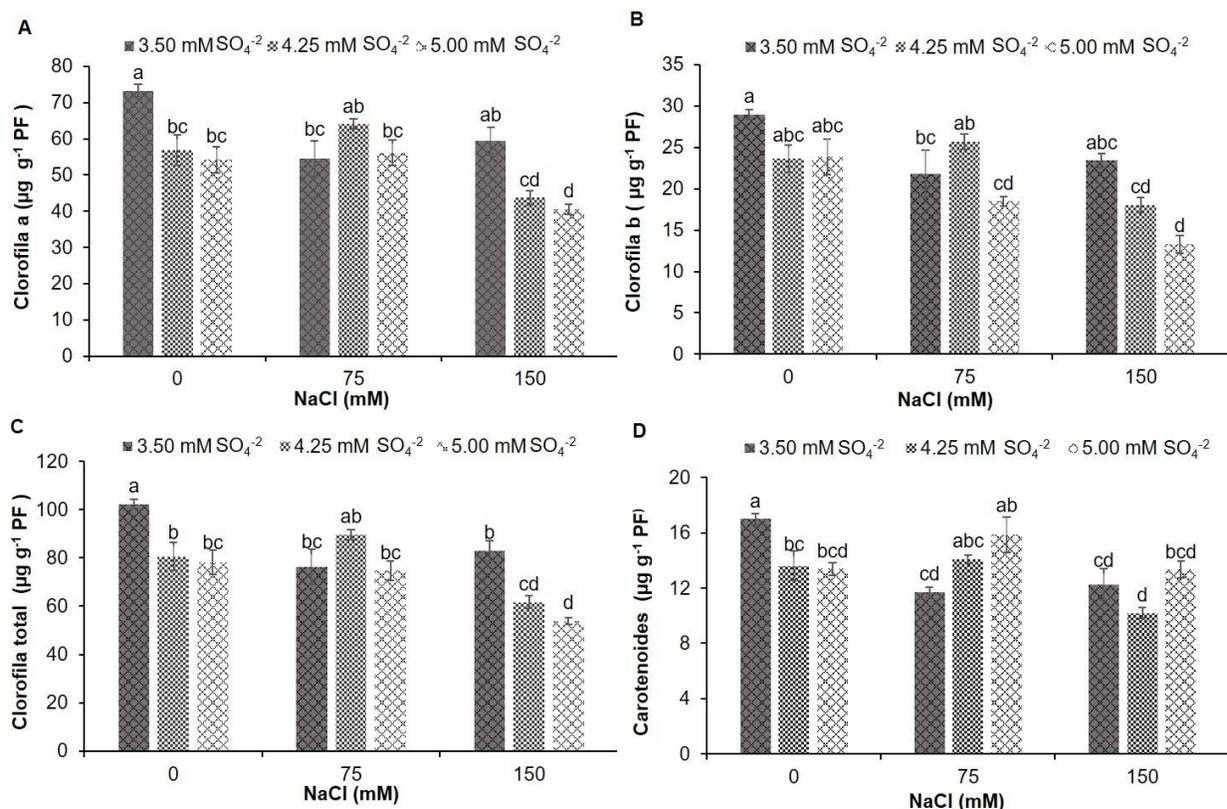


Figura 1.3. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos en plantas de col cv. Royal. (A) Concentración de clorofila a, (B) Concentración de clorofila b, (C) Concentración de clorofila total, (D) Concentración de carotenoides. Medias \pm ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

Las relaciones entre los pigmentos fotosintéticos se muestran en las **Figuras 1.4.** y **1.5** Los datos permiten observar que no hay diferencia significativa entre las relaciones de clorofila a y b con el factor NaCl (**Figura 1.4A**). Sin embargo, para el factor SO_4^{2-} se observó una disminución estadística significativa en plantas tratadas con 4.25 mM respecto a las tratadas con 5 mM SO_4^{2-} .

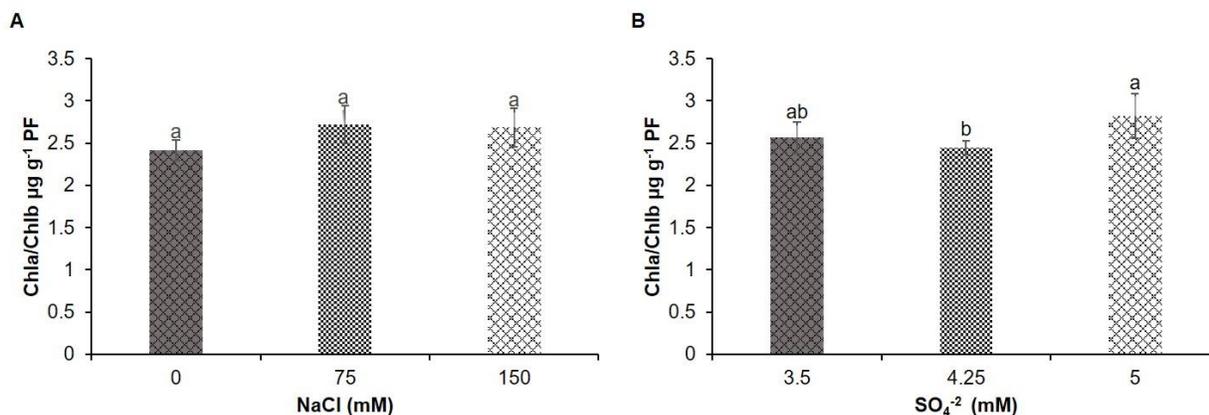


Figura 1.4. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la relación de Chla y Chlb. (A) Relación entre clorofila a y b en plantas de col bajo tratamiento con NaCl. (B) relación entre clorofila a y b en plantas de col.

La relación de Car/Chla aumentó significativamente con el tratamiento 5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl seguido del tratamiento 5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl. Los tratamientos 3.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl, 4.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl y 3.5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl disminuyeron significativamente la relación de Car/Chla. Por otro lado, la relación ChIT/Car fue más alta con los tratamientos 3.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl, 4.25 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl y 3.5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl, mientras que el tratamiento 5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl redujo significativamente la relación. La relación Car/ChIT fue significativamente más elevada con el tratamiento 5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl, y esta disminuye con 3.5 mM SO_4^{2-} – 0 mM NaCl, 4.25 mM SO_4^{2-} – 0 mM NaCl, 3.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl, 4.25 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl, 3.5 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl y 4.25 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl. Por lo que las concentraciones 5 mM SO_4^{2-} con las tres concentraciones de NaCl no redujeron las relaciones de Car/ChIT (**Figura 1.5**).

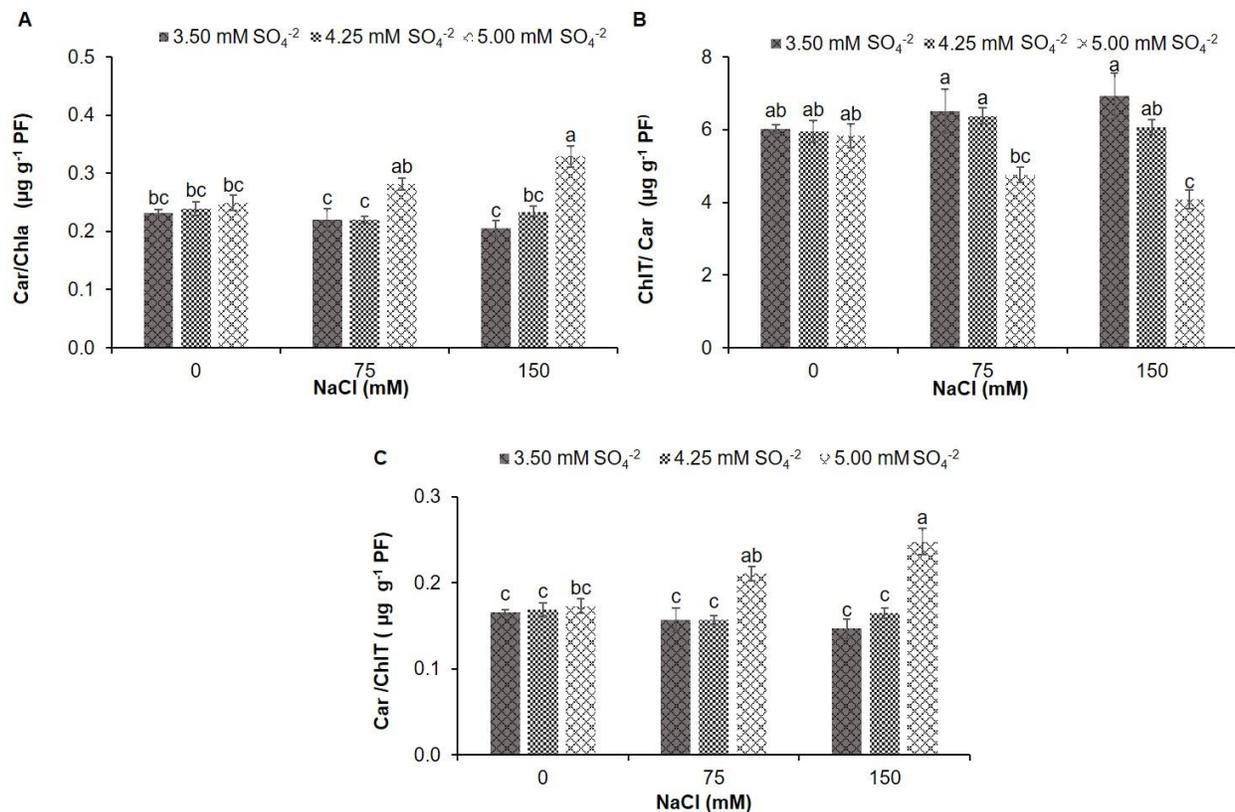


Figura 1.5. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄²⁻ en las relaciones de concentración de pigmentos fotosintéticos en plantas de col cv. Royal. (A) Relación entre Car y Chla. (B) relación entre ChlT y Car. (C) relación entre Car y ChlT. Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$). Chla=clorofila a, Chlb=clorofila b, ChlT=clorofila total, Car=carotenoides.

1.3.3 Contenido de macronutrientes en vástago

El estrés salino causa un desequilibrio de nutrientes a nivel de toda la planta (Qiu *et al.*, 2017). El efecto salino del NaCl causa estrés osmótico, desbalance iónico y toxicidad que afecta los procesos metabólicos (Munns *et al.*, 2006; Turhan y Eris, 2007), restringe la absorción de agua lo que resulta en una deficiencia de nutrientes (Seifijalhor *et al.*, 2019), y existe una mayor captación y translocación de Na⁺ y Cl⁻ a expensas de otros elementos esenciales.

Los resultados del presente experimento muestran que el tratamiento 3.5 mM SO₄²⁻ – 0 mM NaCl presentó el contenido nutrimental más alto de los elementos analizados, con diferencia significativa respecto a los demás tratamientos. Cuando las concentraciones de azufre aumentaron a 4.25 y 5 mM SO₄²⁻ con 0 mM NaCl, los contenidos nutrimentales

disminuyeron significativamente. Los tratamientos de 150 mM NaCl con 3.5, 4.25 y 5 mM SO_4^{2-} redujeron significativamente los contenidos de todos los elementos esenciales analizados (**Figura 1.6**).

Se ha demostrado ampliamente que el mantenimiento de concentraciones óptimas de los nutrientes minerales de las plantas mejora significativamente la productividad del cultivo y la resistencia a diversos tipos de estrés ([Fatma et al., 2016](#)). En condiciones de estrés salino, un aumento en el contenido de Na^+ provoca desequilibrios metabólicos y conduce a una deficiente absorción de K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y de otros iones minerales en la planta.

La disminución del contenido de N a altas concentraciones de NaCl puede estar asociado con la competencia que existe entre el Cl^- y el NO_3^- , lo que puede restringir su absorción, transporte y asimilación de nitrato. Además, la salinidad también afecta enzimas y genes involucrados en el metabolismo del N ([Nazir et al., 2023](#)).

En la planta la absorción, distribución y difusión del P son afectados por el estrés salino ([Dey et al., 2021](#)). La deficiencia de este elemento afecta procesos como respiración y fotosíntesis, las hojas disminuyen su tamaño, son delgadas y cambian de color debido a una acumulación de carbohidratos y retraso en la síntesis de proteínas. La salinidad también perturba la asimilación de CO_2 , ya que el P está implicado en el transporte de carbono fijado desde los cloroplastos al citosol con su forma de triosa-fosfato ([Loudari et al., 2022](#)). Tales alteraciones están directamente relacionadas con la reducción de crecimiento y rendimiento de los cultivos. No obstante, existen contradicciones entre las interacciones de la salinidad y el P, ya que algunos estudios sugieren que las plantas de maíz con deficiencia de P son más tolerantes a la sal que las plantas con suficiente P ([Tang et al., 2019](#)).

El K^+ es un componente fundamental para modular la homeostasis de iones y la presión osmótica ([Seifijalhor et al., 2019](#)). También está involucrado en procesos como la fotosíntesis, la activación de enzimas dentro de la planta, la translocación y la regulación de la apertura y cierre de estomas. Cuando la concentración de Na^+ es alta se inhibe competitivamente la absorción de K^+ . En plantas creciendo bajo estrés salino, la

deficiencia de K^+ es severa, lo que conduce a una evidente inhibición del crecimiento. Esto significa que la sensibilidad al estrés salino es atribuible casi exclusivamente a la deficiencia de K^+ (Assaha *et al.*, 2017).

El Ca^{2+} actúa como segundo mensajero en la señalización del estrés en plantas. La percepción del estrés salino conduce a una señal de calcio citosólico que activa proteínas sensores de calcio SOS (Salt Overly Sensitive) (Ma *et al.*, 2019). Segundos después de la exposición al estrés salino se produce un rápido aumento del Ca^{2+} citosólico (Seifijalhor *et al.*, 2019).

Con el tratamiento 4.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl hubo un aumento del contenido de los nutrimentos (**Figura 1.6**), posiblemente debido a que esta concentración de SO_4^{2-} mitiga los efectos negativos del NaCl a esa concentración probada. A una concentración de 150 mM NaCl, los contenidos nutrimentales disminuyeron significativamente.

El S es esencial para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Saad-Allah *et al.*, 2020), ya que es componente determinante de moléculas como cisteína, metionina, glutatión, proteínas, coenzima A, sulfolípidos, grupos de hierro-azufre, glucosinolatos, vitaminas (biotina y tiamina), y el sistema de tiorredoxina que tienen el potencial de modular los procesos fisiológicos de las plantas para aliviar el efecto negativo del estrés salino (Fatma *et al.*, 2016). El S y los compuestos que lo contienen actúan como moléculas de señalización en el manejo del estrés (Narayan *et al.*, 2022).

Los glucosinolatos son metabolitos secundarios (Nguyen *et al.*, 2020), que se acumulan en altos niveles en especies de la familia Brassicaceae (Karovela *et al.*, 2010) y brindan tolerancia a las plantas a diversos tipos de estrés abiótico que incluyen sequía, salinidad, metales y metaloides tóxicos, así como deficiencias nutricionales. Un suministro adecuado de S puede aumentar el contenido de glutatión y mejorar las características fotosintéticas y de crecimiento en plantas estresadas por sal (Anjum *et al.*, 2015).

Por su parte, aun cuando el sodio no es un elemento esencial para las plantas, puede ser usado en pequeñas cantidades como acelerador del metabolismo o como sustituto parcial de potasio en la apertura y el cierre de estomas, lo cual ayuda a regular el equilibrio interno de agua. Sin embargo, cuando las concentraciones superan los 50 mg

kg⁻¹ puede competir con K⁺, Ca⁺², Mg⁺², NH₄⁺, provocando una disminución en la absorción de estos iones y una concomitante deficiencia nutricional, como se observa en los resultados de este estudio.

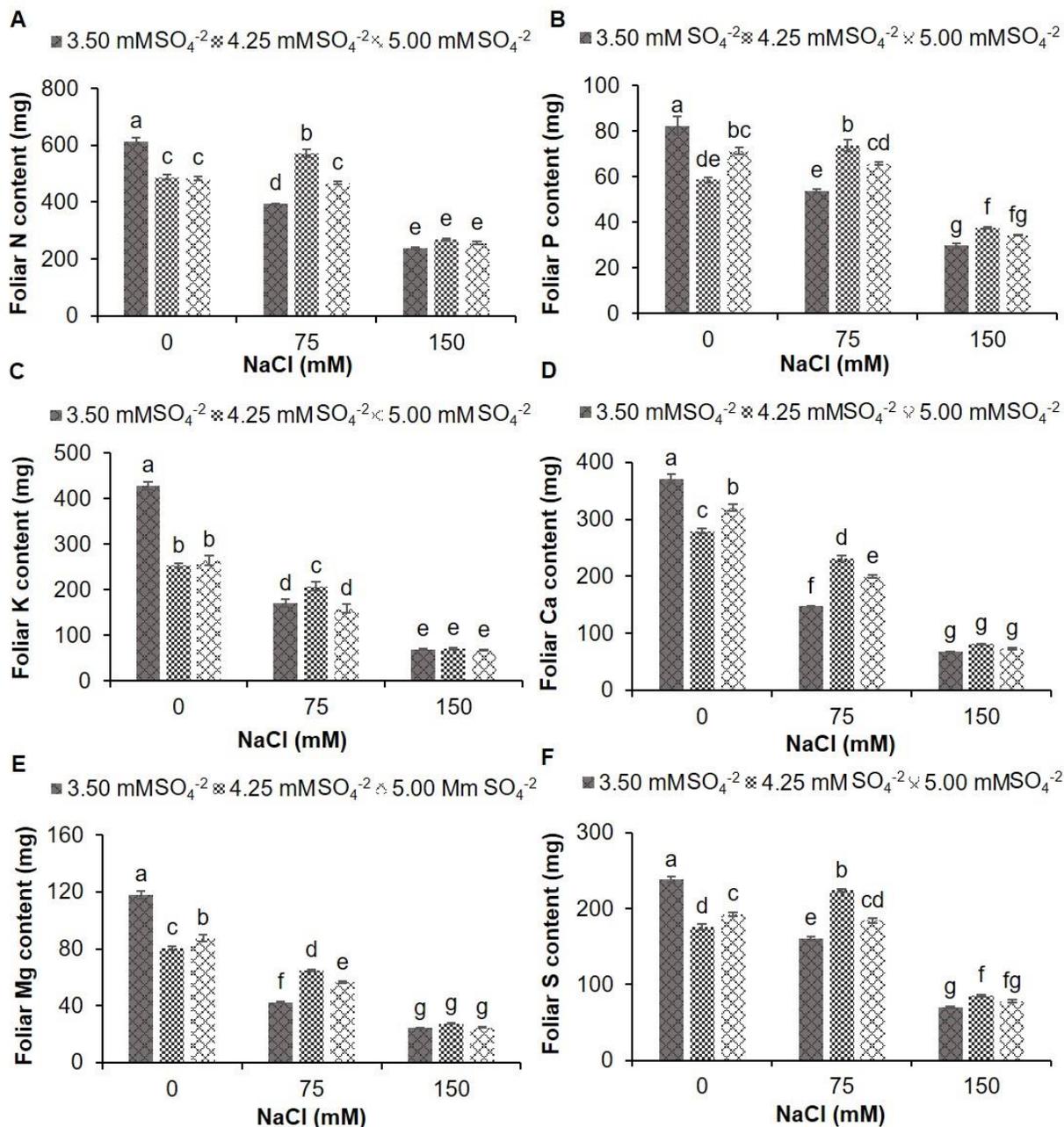


Figura 1.6. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄²⁻ en el contenido nutricional de macronutrientes en hojas de col cv. Royal. (A) Contenido de N, (B) Contenido de P, (C) Contenido de K, (D) Contenido de Ca, (E) Contenido de Mg, (F) Contenido de S. Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, *p* ≤ 0.05).

1.3.4 Contenido de micronutrientes en vástago

El estrés salino produce trastornos nutricionales como la disponibilidad de micronutrientes, la competencia de su absorción, asimilación y movimiento en las plantas. En estas condiciones la disponibilidad de los micronutrientes depende de su solubilidad, pH de la solución y el potencial redox del medio (Hussain *et al.*, 2018).

Los resultados del contenido foliar de Fe, Cu, Zn, Mn, B y Na en plantas de col se presentan en la **Figura 1.7**. El tratamiento 3.5 mM SO_4^{2-} – 0 mM NaCl presentó el contenido más alto de Fe, Cu, Zn, Mn y B con diferencia significativa. Cuando las plantas se con 4.25 mM SO_4^{2-} - 75 mM NaCl, los elementos Fe, Zn y Mn no disminuyeron respecto a los otros tratamientos con concentraciones de NaCl. En caso del Cu y B el tratamiento 3.5 mM SO_4^{2-} - 75 mM NaCl no redujo el contenido de estos elementos bajo esas concentraciones de salinidad. Los contenidos de micronutrientes disminuyeron significativamente en concentraciones 150 mM NaCl, para Cu y Mn el tratamiento 4.25 mM SO_4^{2-} a esa misma concentración sus contenidos no disminuyeron significativamente. El contenido más alto de Na se presentó con el tratamiento 4.25 mM SO_4^{2-} - NaCl 75, por lo que este tratamiento provocó en los nutrientes un aumento de su contenido en la planta. El tratamiento 5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl le siguió en contenido y después el tratamiento 3.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl junto con 4.25 mM SO_4^{2-} – 150 mM NaCl y 5 mM SO_4^{2-} - 150 mM N.

Las altas concentraciones de Na^+ y Cl^- tienen un impacto directo en las concentraciones de los micronutrientes, al igual que en el contenido de macronutrientes. El tratamiento 4.5 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl aumentó los contenidos de micronutrientes lo cual se puede relacionar con una concentración adecuada de S que tiene funciones importantes en la mitigación de los diferentes tipos de estrés.

En condiciones de estrés salino, aplicaciones foliares de micronutrientes pueden aumentar la absorción de nutrientes. Los micronutrientes mejoran la tolerancia a la salinidad mediante la activación de algunos osmoprotectores, como el Fe, Mn y Zn que aumentan los niveles de prolina cuando las plantas se encuentran bajo estrés por salinidad (Hussain *et al.*, 2018).

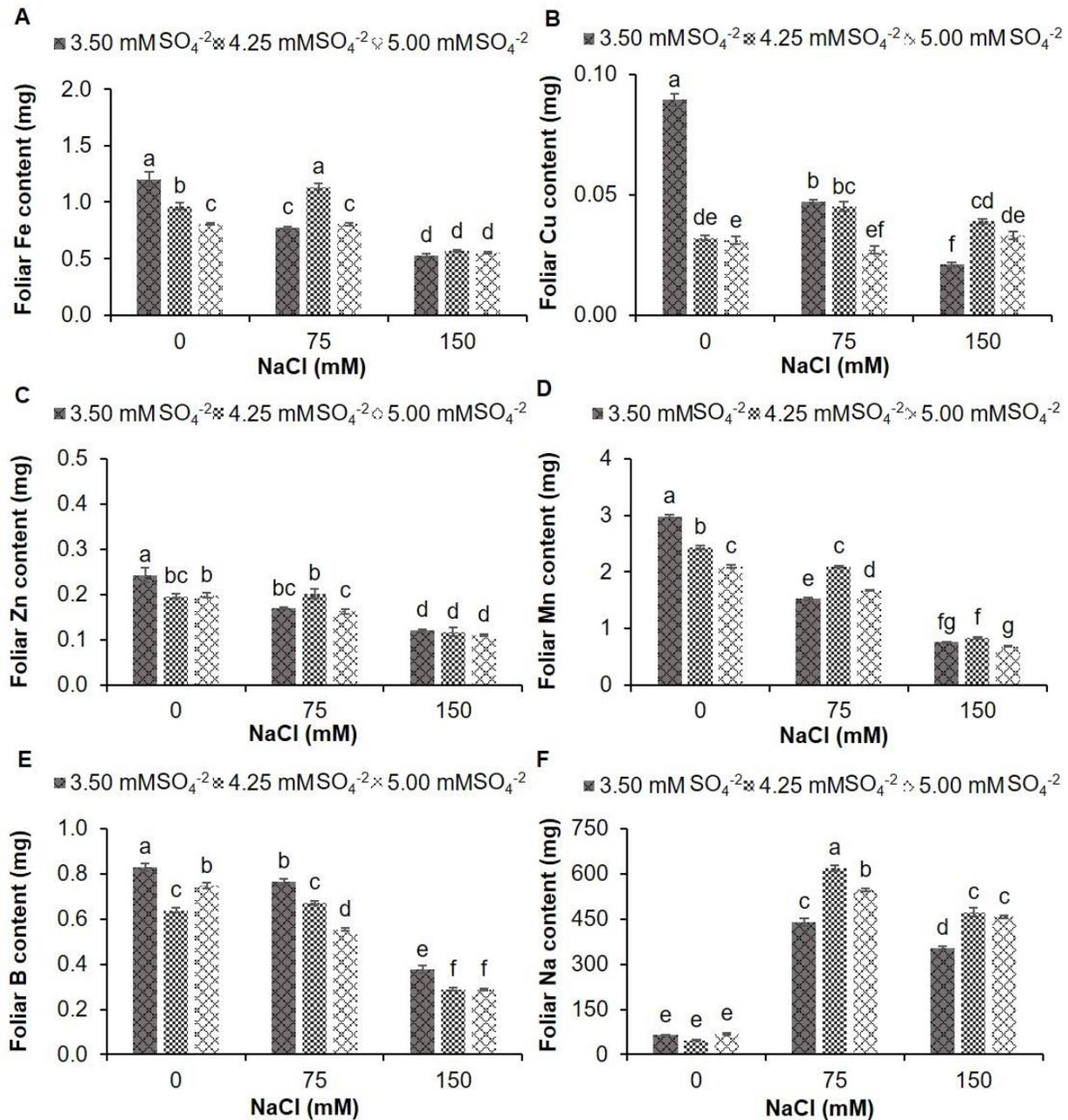


Figura 1.7. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄²⁻ en el contenido nutrimental de micronutrientes en hojas de plantas de col cv. Royal. (A) Contenido de Fe, (B) Contenido de Cu, (C) Contenido de Zn, (D) Contenido de Mn, (E) Contenido de B, (F) Contenido de Na. Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

1.3.5 Relaciones

El estrés salino provoca un aumento del contenido de Na^+ en la planta (**Figura 1.7F**) debido a una mayor concentración de este en el medio. Bajo esas condiciones es necesario mantener la relación balanceada entre K/Na , puesto que un aumento de la concentración de Na^+ provoca una disminución de la absorción de K^+ debido a que los transportadores de iones no son capaces de discriminar su flujo de entrada debido a la gran similitud de los radios iónicos hidratados entre Na^+ y K , ([Seifijalvor et al., 2019](#)). Algunas plantas aumentan la concentración de K^+ a valores elevados de Na^+ manteniendo una relación estable lo que se traduce como una tolerancia al estrés salino ([Kumar et al., 2021](#)). De igual forma el aumento en el contenido de Na^+ provoca trastornos en el metabolismo y conduce a la mala absorción de K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y otros iones minerales en la planta ([Li et al., 2021](#)).

Los resultados de este estudio mostraron una reducción de las relaciones K/Na , Ca/Na y Mg/Na significativas después de los tratamientos con NaCl (**Figura 1.8**), lo que demuestra la baja capacidad de la col de mantener las relaciones iónicas equilibradas para mejorar la tolerancia a la salinidad.

La regulación de la absorción y transporte de Na^+ en plantas bajo estrés salino ha sido ampliamente interpretada en el contexto de mantener altas proporciones de K^+ / Na^+ en los tejidos y, por lo tanto, altas proporciones de K^+/Na^+ citosólico, lo que se ha convertido en un rasgo clave de la tolerancia a la sal ([Assaha et al., 2017](#)).

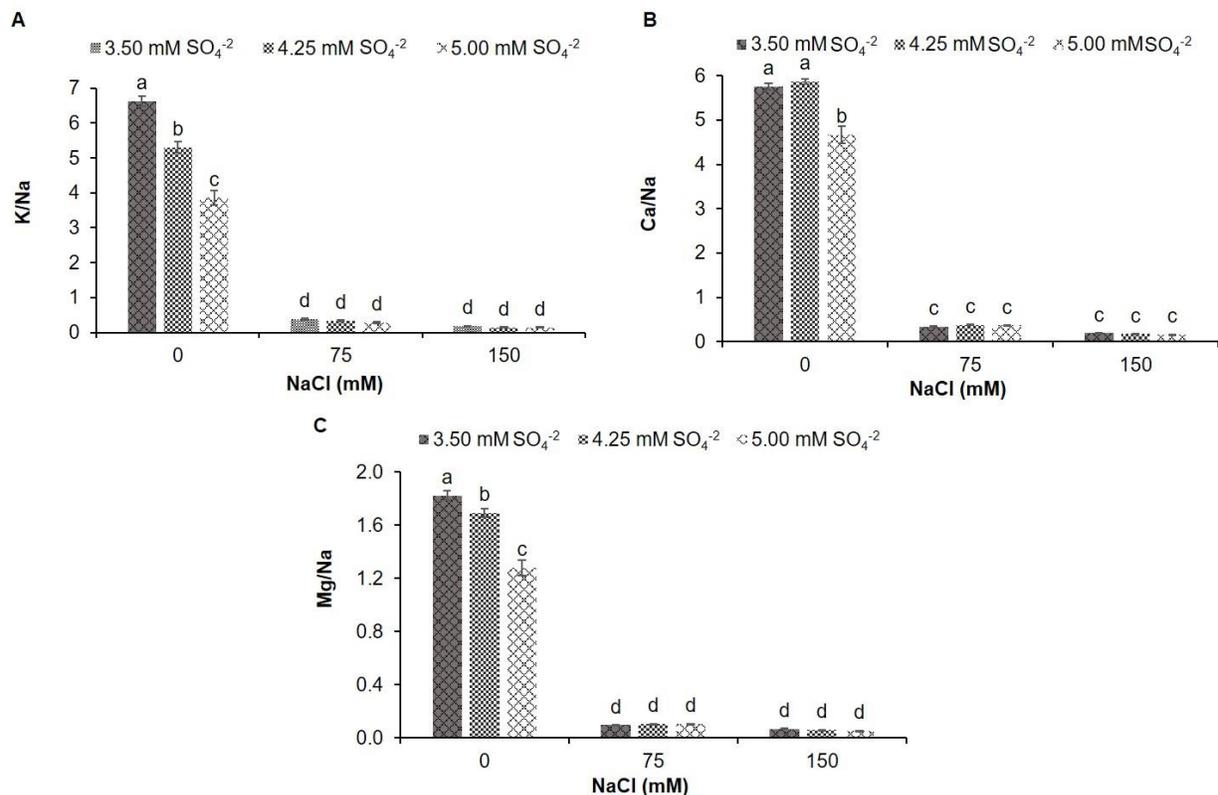


Figura 1.8. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO₄²⁻ en las relaciones nutrimentales en hojas de col cv. Royal. (A) Relación K/Na, (B) Relación Ca/Na, (C) Relación Mg/Na. Medias ± ES con letra distinta son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

1.3.6 Concentración de azúcares

En respuesta al estrés oxidativo, las plantas acumulan osmolitos, solutos osmoprotectores, como prolina, glicina-betaína, poliaminas y azúcares (manitol, sorbitol y trehalosa), que tienen funciones de osmorregulación, es decir mejoran el potencial celular para mantener el agua sin obstaculizar el metabolismo (Sharma *et al.*, 2019). Se ha demostrado que para mitigar el estrés salino, la planta acumula carbohidratos como azúcares (glucosa, fructosa, trehalosa) y almidón (Singh *et al.*, 2022).

El efecto de diferentes concentraciones de SO₄²⁻ y NaCl en la concentración de azúcares de plantas de col se observa en la **Figura 1.9**. Los datos mostraron una relación inversamente proporcional entre la concentración de azúcares y la concentración de NaCl. La concentración más alta de azúcares se presentó en plantas que no estuvieron expuestas a NaCl. Sin embargo, a una concentración de 75 mM NaCl hubo una

disminución significativa de 35.2 %, mientras que a 150 mM NaCl la concentración de azúcares se redujo en un 69.4 % (**Figura 1.9A**). En caso del factor SO_4^{2-} esta variable tuvo un comportamiento directamente proporcional con la concentración de SO_4^{2-} . A una concentración de 5 mM SO_4^{2-} se tuvo la concentración más alta de azúcares totales, pero ésta disminuyó en 16.1 % con 4.25 mM SO_4^{2-} . Cuando se compara 5 mM SO_4^{2-} y 3.5 mM SO_4^{2-} , se observa una diferencia significativa y una reducción de la concentración de azúcares del 30.5 % (**Figura 1.9B**).

Una disminución en la concentración de azúcares totales puede estar relacionado con una baja tolerancia de las plantas de col al estrés salino. Por otro lado, la planta acumuló sólidos solubles totales bajo concentraciones elevadas de NaCl (150 Mm) (**Cuadro 1.5**) lo que indica una respuesta favorable y la síntesis de osmoprotectantes de otro tipo.

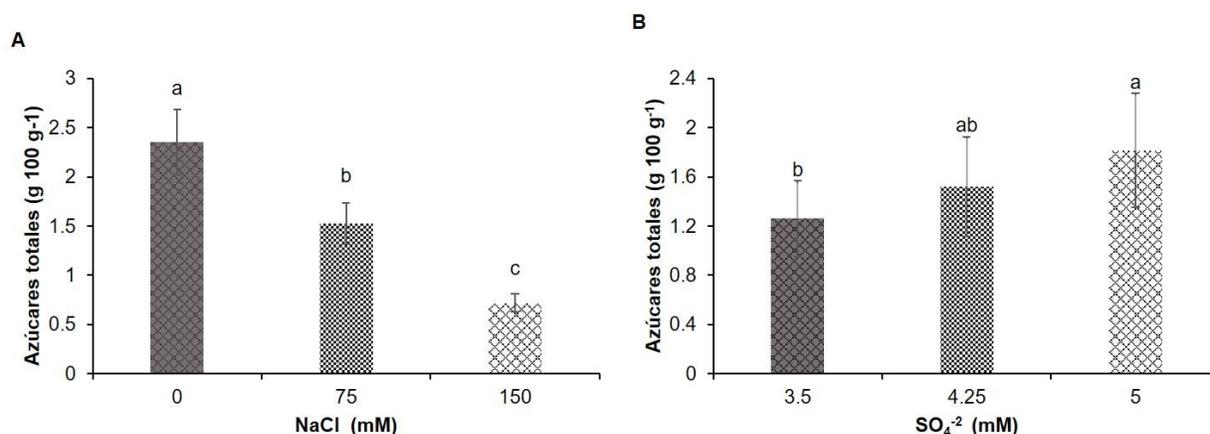


Figura 1.9. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la concentración de azúcares en vástago de plantas de col cv. Royal.

A consecuencia de la elevada concentración de Na^+ a la que se expuso a las plantas de col, los contenidos de nutrimentos se redujeron, lo que tuvo efectos negativos en las plantas. Por ejemplo, se observó una disminución de las concentraciones de clorofilas, a consecuencia de una deficiente absorción y asimilación de Fe, Mg, N y S, que son elementos clave en la estructura y correcto funcionamiento de la molécula, lo que tuvo un impacto negativo y directo en el proceso fotosintético, por lo que también disminuyó la producción de energía. Otro factor importante es la relación K^+/Na^+ que impacta en el potencial osmótico de la célula. Finalmente, el crecimiento de las plantas se redujo como respuesta a estas condiciones salinas. Como mecanismo de defensa al estrés salino, las

plantas mantuvieron las concentraciones de carotenoides y aumentaron las concentraciones de solidos solubles totales.

1.3.7 Concentración de nitrato

Como elemento esencial de las plantas, el N desempeña una función importante en la tolerancia al estrés salino por la acumulación de compuestos nitrogenados como osmoprotectantes (Sa *et al.*, 2019). La salinidad afecta negativamente la absorción y asimilación de N (Tian *et al.*, 2021).

En este estudio, las concentraciones de nitrato disminuyeron significativamente cuando se aplicó la dosis más alta de NaCl. Sin embargo, se puede observar que los tratamientos que contenían 75 mM NaCl mantuvieron las concentraciones de nitrato excepto el tratamiento con la concentración 3.5 mM SO_4^{2-} . Posiblemente a concentraciones de 75 mM NaCl las plantas mantienen procesos para tolerar el estrés salino, pero a concentraciones de 150 mM el exceso de Na^+ supera por mucho las concentraciones de NO_3^- por lo que la disminución es inevitable (**Figura 1.10**).

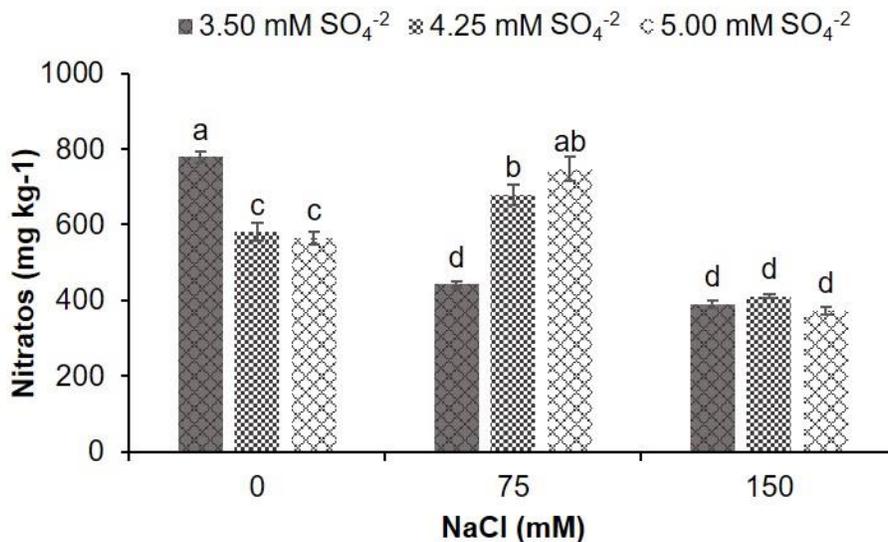


Figura 1.10. Efecto de diferentes concentraciones de NaCl y SO_4^{2-} en la concentración de nitrato en vástago de plantas de col cv. Royal.

1.4 CONCLUSIÓN

Las condiciones de estrés salino afectaron negativamente las variables agronómicas evaluadas en col, en las condiciones experimentales aquí probadas.

El alto nivel de sulfato suministrado no mitigó la reducción las concentraciones de clorofilas, contenido de nutrimentos y las relaciones Na/Ca, Na/K y Na/Mg cuando fue suministrada la dosis alta de NaCl. Sin embargo, con el tratamiento 4.25 mM SO_4^{2-} – 75 mM NaCl tuvo un efecto positivo en los contenidos de nutrimentos al aumentar su concentración.

El estrés provocado por el NaCl disminuyó las concentraciones de azúcares, pero aumentó las concentraciones de solidos solubles totales.

Por otro lado, las concentraciones de azúcares solubles totales aumentaron cuando los sulfatos fueron aplicados en la dosis más alta.

CONCLUSIÓN GENERAL

El estrés salino afecta el crecimiento y desarrollo de plantas de col a través de la disminución de las variables agronómicas.

En este estudio la salinidad disminuyó el crecimiento de las plantas de col, el contenido de nutrimentos y de clorofilas. El S tuvo un impacto positivo en el contenido de nutrimentos con concentraciones de 4.25 mM solo a un nivel de 75 mM NaCl.

Las plantas de col cv. Royal no toleran concentraciones elevadas de NaCl (150 mM).

Las concentraciones de SO_4^{-2} usadas no ayudaron en la tolerancia al estrés salino cuando las plantas se desarrollaron en concentraciones de 150 mM NaCl.

Se deben estudiar concentraciones más elevadas de SO_4^{-2} .

LITERATURA CITADA

- Anjum NA, Gill R, Kaushik M, Hasanuzzaman M, Pereira E, Ahmad I, Tuteja N, Gill SS. 2015. ATP-sulfurylase, sulfur-compounds, and plant stress tolerance. *Frontiers in Plant Science* 6:210. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00210>
- Anjum NA, Gill SS, Dhankher OP, Jimenez JF, Tuteja N. 2018. Editorial: The Brassicaceae —agri-horticultural and environmental perspectives. *Frontiers in Plant Science* 9:1141. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01141>
- Assaha DVM, Ueda A, Saneoka H, Al-Yahyai R, Yaish MW. 2017. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. *Frontiers in Physiology* 8:509. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00509>
- Bailey CD, Koch MA, Mayer M, Mummenhoff K, O’Kane SL Jr, Warwick SI, Windham MD, Al-Shehbaz IA. 2006. Toward a global phylogeny of the Brassicaceae. *Molecular Biology and Evolution* 23(11): 2142-2160. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl087>
- Banerjee S. 2021. Plant sulfate transporters dealing with drought and salinity stress. *Transporters and Plant Osmotic Stress 2021*: 77-87. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817958-1.00006-2>
- Bareen F-e. 2012. Chelate assisted phytoextraction using oilseed brassicas. *In*: Anjum N, Ahmad I, Pereira, M, Duarte A, Umar S, Khan N. (eds.) *The Plant Family Brassicaceae. Environmental Pollution*, vol 21. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3913-0_11
- Björkman M, Klingen I, Birch AN, Bones AM, Bruce TJ, Johansen TJ, Meadow R, Mølmann J, Seljåsen R, Smart LE, Stewart D. 2011. Phytochemicals of Brassicaceae in plant protection and human health--influences of climate, environment and agronomic practice. *Phytochemistry* 72(7):538-556. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.01.014>
- CEDRSSA. 2020. Análisis de la producción y consumo de hortalizas. http://www.cedrssa.gob.mx/files/b/13/88Ana%CC%81lisis_produccio%CC%81n_consumo_hortalizas.pdf
- Das K, Roychoudhury A. 2014. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science* 2:53. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Davidian JC, Kopriva S. 2010. Regulation of sulfate uptake and assimilation- - the same or not the same? *Molecular Plant* 3(2):314-325. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq001>
- Delgado ZY. 2018. Calcógenos: comportamiento de los elementos oxígeno y azufre. *Ciencia Tecnología Sociedad y Ambiente* 10(15), 39-44.

- Dey G, Banerjee P, Sharma RK, Maity JP, Etesami H, Shaw AK, Huang Y-H, Huang H-B, Chen C-Y. 2021. Management of phosphorus in salinity-stressed agriculture for sustainable crop production by salt-tolerant phosphate-solubilizing bacteria—A Review. *Agronomy* 11(8):1552. <https://doi.org/10.3390/agronomy11081552>
- Etesami H, Beattie GA. 2018. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers in Microbiology* 9:148. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00148>
- Evelin H, Devi TS, Gupta S, Kapoor R. 2019. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: Current understanding and new challenges. *Frontiers in Plant Science* 10:470. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00470>
- Farooq M, Asif S, Jang Y-H, Park J-R, Zhao D-D, Kim E-G, Kim K-M. 2022. Effect of different salts on nutrients uptake, gene expression, antioxidant, and growth pattern of selected rice genotypes. *Frontiers in Plant Science* 13:895282. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.895282>
- Fatma M, Masood A, Per TS, Khan NA. 2016. Nitric oxide alleviates salt stress inhibited photosynthetic performance by interacting with sulfur assimilation in mustard. *Frontiers in Plant Science* 7:521. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00521>
- Feldman-Salit A, Veith N, Wirtz M, Hell R, Kummer U. 2019. Distribution of control in the sulfur assimilation in *Arabidopsis thaliana* depends on environmental conditions. *New Phytologist* 222(3):1392–1404. <https://doi.org/10.1111/nph.15704>
- Francioso A, Baseggio A, Mosca L, Fontana M. 2020. Chemistry and Biochemistry of sulfur natural compounds: key intermediates of metabolism and redox biology. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity* 2020:8294158. <https://doi.org/10.1155/2020/8294158>
- Guo X, Ahmad N, Zhao S, Zhao C, Zhong W, Wang X, Li G. 2022. Effect of salt stress on growth and physiological properties of asparagus seedlings. *Plants* 11(21): 2836. <https://doi.org/10.3390/plants11212836>
- Hao S, Wang Y, Yan Y, Liu Y, Wang J, Chen S. 2021. A review on plant responses to salt stress and their mechanisms of salt resistance. *Horticulturae* 7(6):132. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7060132>
- Hassani A, Azapagic A, Shokri N. 2021. Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century. *Nature Communications* 12:6663. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26907-3>
- He M, He C-Q, Ding N-Z. 2018. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. *Frontiers in Plant Science* 9:1771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01771>

- Hossain S. 2019. Present scenario of global salt affected soils, its management and importance of salinity research. *International Research Journal of Biological Sciences* 1(1):1-3.
- Hussain S. 2018. Role of micronutrients in salt stress tolerance to plants. *In: Hasanuzzaman, M, Fujita M, Oku H, Nahar K, Hawrylak-Nowak, B. (eds) Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance.* Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-9044-8_15
- Isayenkov SV., Maathuis FJM. 2019. Plant salinity stress: Many unanswered questions remain. *Frontiers in Plant Science* 10:80. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00080>
- Karoleva OA, Gibson TM, Cramer R, Stain C. 2010. Glucosinolate-accumulating S-cell in *Arabidopsis* leaves and flower stalks undergo programmed cell death at early stages of differentiation. *The Plant Journal* 64:456-469. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04339.x>
- Kopriva S, Calderwood A, Weckopp S, Koprivova A. 2015. Plant sulfur and big data. *Plant Science* 241:1-10. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.09.014>
- Kopriva S, Mugford SG, Baraniecka P, Lee BR, Matthewman CA, Koprivova A. 2012. Control of sulfur partitioning between primary and secondary metabolism in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* 3:163. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00163>
- Krendich NM. 2008. Biosynthesis of cysteine. *EcoSal Plus* 3(1). <https://doi.org/10.1128/ecosalplus.3.6.1.11>
- Kumar S, Li G, Yang J, Huang X, Ji Q, Liu Z, Ke W, Hou H. 2021. Effect of salt stress on growth, physiological parameters, and ionic concentration of water dropwort (*Oenanthe javanica*) cultivars. *Frontiers in Plant Science* 12:660409. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.660409>.
- Li N, Zhang Z, Chen Z, Cao B, Xu K. 2021. Comparative transcriptome analysis of two contrasting chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) genotypes reveals that ion homeostasis is a crucial biological pathway involved in the rapid adaptive response to salt stress. *Frontiers in Plant Science* 12:683891. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683891>.
- Li Q, Gao Y, Yang A. 2020. Sulfur homeostasis in plants. *International Journal of Molecular Sciences* 21(23):8926. <https://doi.org/10.3390/ijms21238926>
- Liang W, Ma X, Wan P, Liu L. 2018. Plant salt-tolerance mechanism: A review. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 495(1):286-291. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.11.043>

- Linić I, Šamec D, Grúz J, Vujčić Bok V, Strnad M, Salopek-Sondi B. 2019. Involvement of phenolic acids in short-term adaptation to salinity stress is species-specific among Brassicaceae. *Plants* (Basel) 8(6):155. <https://doi.org/10.3390/plants8060155>.
- Loudari A, Mayane A, Zeroual Y, Colinet G, Oukarroum A. 2022. Photosynthetic performance and nutrient uptake under salt stress: Differential responses of wheat plants to contrasting phosphorus forms and rates. *Frontiers in Plant Science*. 13:1038672. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1038672>
- Ma Y, Wang L, Wang J, Zhong Y, Cheng Z-M. 2019. Isolation and expression analysis of Salt Overly Sensitive gene family in grapevine (*Vitis vinifera*) in response to salt and PEG stress. *PLoS ONE* 14(3): e0212666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212666>
- Machado RMA, Serralheiro RP. 2017. Soil salinity: effect on vegetable crop growth. Management practices to prevent and mitigate soil salinization. *Horticulturae* 3:30. <https://doi.org/10.3390/horticulturae3020030>
- Mansoor S, Ali Wani O, Lone JK, Manhas S, Kour N, Alam P, Ahmad A, Ahmad P. 2022. Reactive oxygen species in plants: from source to sink. *Antioxidants* 11(2):225. <https://doi.org/10.3390/antiox11020225>
- Mondal S, Chakraborty K. 2020. Brassicaceae plants response and tolerance to salinity. *In: Hasanuzzaman M. (ed.) The Plant Family Brassicaceae*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-6345-4_6
- Munns R, James RA, Läuchli A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57(5):1025–1043, <https://doi.org/10.1093/jxb/erj100>
- Narayan OP, Kumar P, Yadav B, Dua M, Johri AK. 2022. Sulfur nutrition and its role in plant growth and development. *Plant Signaling & Behavior* 7:2030082. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2030082>
- Nazir F, Mahajan M, Khatoon S, Albaqami M, Ashfaq F, Chhillar H, Chopra P, Khan MIR. 2023. Sustaining nitrogen dynamics: A critical aspect for improving salt tolerance in plants. *Frontiers in Plant Science*. 14:1087946. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1087946>
- Nguyen V, Stewart J, Lopez M, Ioannou I, Allais F. 2020. Glucosinolates: Natural occurrence, biosynthesis, accessibility, isolation, structures, and biological activities. *Molecules* 25(19):4537. <https://doi.org/10.3390/molecules25194537>
- Oloyede OO, Wagstaff C, Methven L. 2021. Influence of cabbage (*Brassica oleracea*) accession and growing conditions on myrosinase activity, glucosinolates and their hydrolysis products. *Foods* 10(12):2903. <https://doi.org/10.3390/foods10122903>

- Ondrasek G, Rathod S, Manohara KK, Gireesh C, Anantha MS, Sakhare AS, Parmar B, Yadav BK, Bandumula N, Raihan F, Zielińska-Chmielewska A, Meriño-Gergichevich C, Reyes-Díaz M, Khan A, Panfilova O, Seguel Fuentealba A, Romero SM, Nabil B, Wan C, Shepherd J, Horvatinec J. 2022. Salt stress in plants and mitigation approaches. *Plants*. 11(6):717. <https://doi.org/10.3390/plants11060717>
- Pavlović I, Mlinarić S, Tarkowská D, Oklestkova J, Novák O, Lepeduš H, Bok VV, Brkanac SR, Strnad M, Salopek-Sondi B. 2019. Early Brassica crops responses to salinity stress: A comparative analysis between chinese cabbage, white cabbage, and kale. *Frontiers in Plant Science* 10:450. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00450>
- Poveda J, Zabalgoceazcoa I, Soengas P, Rodríguez VM, Cartea ME, Abilleira R, Velasco P. 2020. *Brassica oleracea* var. *acephala* (kale) improvement by biological activity of root endophytic fungi. *Scientific Reports* 10(1):20224. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77215-7>
- Prioretti L, Gontero B, Hell R, Giordano M. 2014. Diversity and regulation of ATP sulfurylase in photosynthetic organisms. *Frontiers in Plant Science* 5:1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00597>
- Qiu N, Liu Q, Li J, Zhang Y, Wang F, Gao J. 2017. Physiological and transcriptomic responses of Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *Pekinensis*) to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences* 18(9):1953. <https://doi.org/10.3390/ijms18091953>
- Ramirez D, Abellán-Victorio A, Beretta V, Camargo A, Moreno DA. 2020. Functional ingredients from Brassicaceae species: Overview and perspectives. *International Journal of Molecular Sciences* 21(6):1998. <https://doi.org/10.3390/ijms21061998>
- Rasool S, Hameed A, Azooz MM, Muneeb-u-Rehman Siddiqi TO, Ahmad P. 2013. Salt stress: causes, types and responses of plants. *In*: Ahmad P, Azooz MM, Prasad, MNV. (eds) *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_1
- Raza A, Salehi H, Rahman MA, Zahid Z, Madadkar Haghjou M, Najafi-Kakavand S, Charagh S, Osman HS, Albaqami M, Zhuang Y, Siddique KHM, Zhuang W. 2022. Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants. *Frontiers in Plant Science* 13:961872. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961872>
- Robin AHK, Hossain MR, Park J-I, Kim HR and Nou I-S. 2017. Glucosinolate profiles in cabbage genotypes influence the preferential feeding of diamondback moth (*Plutella xylostella*). *Frontiers in Plant Science*. 8:1244. [10.3389/fpls.2017.01244](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01244)
- Sa G, Yao J, Deng C, Liu J, Zhang Y, Zhu Z, Zhang Y, Ma X, Zhao R, Lin S, Lu C, Polle A, Chen S. 2019. Amelioration of nitrate uptake under salt stress by ectomycorrhiza with and without a Hartig net. *New Phytologist* 222(4):1951-1964. [10.1111/nph.15740](https://doi.org/10.1111/nph.15740)

- Saad-Allah KM, Ragab GA. 2020. Sulfur nanoparticles mediated improvement of salt tolerance in wheat relates to decreasing oxidative stress and regulating metabolic activity. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 26(11):2209-2223. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00899-8>.
- Seifikalhor M, Aliniaiefard S, Shomali A, Azad N, Hassani B, Lastochkina O, Li T. 2019. Calcium signaling and salt tolerance are diversely entwined in plants. *Plant Signaling Behavior* 14(11):1665455. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1665455>.
- Shah S.H, Houbor, R, McCabe M.F. 2017. Response of chlorophyll, carotenoid and SPAD-502 measurement to salinity and nutrient stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy* 7(3):61. <https://doi.org/10.3390/agronomy703006>
- Shahid MA, Sarkhosh A, Khan N, Balal RM, Ali S, Rossi L, Gómez C, Mattson N, Nasim W, Garcia-Sanchez F. 2020. Insights into the physiological and biochemical impacts of salt stress on plant growth and development. *Agronomy* 10(7):938. <https://doi.org/10.3390/agronomy10070938>
- Shahid SA, Zaman M, Heng L. 2018. Soil Salinity: Historical perspectives and a world overview of the problem. *In: Guideline for salinity assessment, mitigation and adaptation using nuclear and related techniques*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96190-3_2
- Shahzad B, Rehman A, Tanveer M, Wang L, Park SK, Ali A. 2022. Salt stress in *Brassica*: Effects, tolerance mechanisms, and management. *Journal of Plant Growth Regulation* 41(4):1-15. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10338-x>
- Sharma A, Shahzad B, Kumar V, Kohli SK, Sidhu GPS, Bali AS, Handa N, Kapoor D, Bhardwaj R, Zheng B. 2019. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules* 9(7):285. <https://doi.org/10.3390/biom9070285>
- Shin YK, Bhandari SR and Lee JG. 2021. Monitoring of salinity, temperature, and drought stress in grafted watermelon seedlings using chlorophyll fluorescence. *Frontiers in Plant Science* 12:786309. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.786309>
- Shrivastava P, Kumar R. 2015. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal Biological Sciences* 22:(2) <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001>
- Singh P, Choudhary KK, Chaudhary N, Gupta S, Sahu M, Tejaswini B, Sarkar S. 2022. Salt stress resilience in plants mediated through osmolyte accumulation and its crosstalk mechanism with phytohormones. *Frontiers in Plant Science*. 13:1006617. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1006617>
- Stavi I, Thevs N, Priori S. 2021. Soil salinity and sodicity in drylands: a review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. *Frontiers in Environmental Science* 9:712831. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.712831>

- Sumanta N, Haque CI, Nishika J, Suprakash R. 2014. Spectrophotometric analysis of chlorophylls and carotenoids from commonly grown fern species by using various extracting solvents. *Research Journal of Chemical Sciences* 4(9):63-69.
- Tang H, Niu L, Wei J, Chen X, Chen Y. 2019. Phosphorus limitation improved salt tolerance in maize through tissue mass density increase, osmolytes accumulation, and Na⁺ uptake inhibition. *Frontiers in Plant Science* 10:856. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00856>
- Thu T, Yasui H, Yamakawa T. 2017. Effects of salt stress on plant growth characteristics and mineral content in diverse rice genotypes. *Soil Science and Plant Nutrition* 63(3):264-273. <https://doi.org/10.1080/00380768.2017.1323672>
- Tian J, Pang Y, Zhao Z. 2021. Drought, salinity, and low nitrogen differentially affect the growth and nitrogen metabolism of *Sophora japonica* (L.) in a semi-hydroponic phenotyping platform. *Frontiers in Plant Science*. 12:715456. [10.3389/fpls.2021.715456](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.715456)
- Ting H-M, Cheah BH, Chen Y-C, Yeh P-M, Cheng C-P, Yeo FKS, Vie AK, Rohloff J, Winge P, Bones AM, Kissen R. 2020. The role of a glucosinolate-derived nitrile in plant immune responses. *Frontiers in Plant Science* 11:257. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00257>
- Turhan, E. y A. Eris. 2007. Growth and stomatal behaviour of two strawberry cultivars under long-term salinity stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 31(1): 55-61.
- Warwick SI, Francis A, Al-Shehbaz IA. 2006. Brassicaceae: Species checklist and database on CD-Rom. *Plant Systematics and Evolution* 259:249-258. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0422-0>
- Yu X, Shi P, Hui C, Miao L, Liu C, Zhang Q, Feng C. 2019. Effects of salt stress on the leaf shape and scaling of *Pyrus betulifolia* Bunge. *Symmetry* 11(8):991. <https://doi.org/10.3390/sym11080991>
- van Zelm E, Zhang Y, Tesrerink C. 2020. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology* 71:403-433. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005>
- Zenda T, Liu S, Dong A, Duan, H. 2021. Revisiting sulphur—the once neglected nutrient: It's roles in plant growth, metabolism, stress tolerance and crop production. *Agriculture* 11(7):626. <https://doi.org/10.3390/agriculture11070626>
- Zhao S, Zhang Q, Liu M, Zhou H, Ma C, Wang P. 2021. Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Science* 22(9):4609. <https://doi.org/10.3390/ijms22094609>