



UNIVERSITAT
POLITÈCNICA
DE VALÈNCIA

UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA

Instituto Universitario de Conservación y Mejora de la
Agrodiversidad Valenciana

Estudio comparativo de la respuesta al estrés salino del
híbrido interespecífico *Solanum insanum* x *Solanum*
melongena y de sus parentales en condiciones de cultivo
en invernadero y en hidroponía

Trabajo Fin de Máster

Máster Universitario en Mejora Genética Vegetal

AUTOR/A: Hinojal Vicente, Elena

Tutor/a: Fita Fernández, Ana María

Director/a Experimental: ORTEGA ALBERO, NEUS

CURSO ACADÉMICO: 2022/2023



Estudio comparativo de la respuesta al estrés salino del híbrido interespecífico *Solanum insanum x Solanum melongena* y sus parentales en condiciones de cultivo en invernadero y en hidroponía.

Trabajo Fin de Máster en Mejora Genética Vegetal

ELENA HINOJAL VICENTE

Directores: Dr. Prof. Ana María Fita Fernández

Neus Ortega Albero

Índice

1. Introducción	7
1.1. Taxonomía, origen e importancia económica	7
1.2. Cambio climático y su efecto en la agricultura.....	8
1.3. Efecto de la salinidad en el crecimiento vegetal	9
1.3.1. Mecanismos de respuesta de las plantas.....	10
1.3.2. Relación iones con el funcionamiento de la planta	11
1.4. Respuesta estomática y salinidad.....	13
1.5. Mejora genética	14
2. Objetivos	16
3. Materiales y Métodos	17
3.1. Material vegetal, germinación y crecimiento.....	17
3.2. Tratamiento salino y toma de muestra	18
3.2.1. Crecimiento en cultivo hidropónico	18
3.2.2. Crecimiento en invernadero.....	18
3.3. Conductividad eléctrica	19
3.4. Contenido iónico.....	19
3.5. Cuantificación prolina	19
3.6. Superficie foliar.....	20
3.7. Comportamiento estomático	20
3.8. Comportamiento del híbrido respecto a los parentales	20
3.9. Análisis estadístico.....	21
4. Resultados	22
4.1. Hidropónico	22
4.1.1. Conductividad eléctrica del medio y contenido en agua de la plantas....	22
4.1.2. Patrones de crecimiento	22
4.1.3. Contenido iónico.....	23
4.1.4. Prolina.....	28
4.2. Invernadero.....	28
4.2.1. Conductividad eléctrica del medio y contenido en agua de la plantas....	28
4.2.2. Patrones de crecimiento	29
4.2.3. Superficie foliar.....	30
4.2.4. Contenido iónico.....	31

4.2.5.	Prolina.....	37
4.2.6.	Comportamiento estomático	37
4.2.7.	Tricomas	38
4.3.	Hidropónico vs invernadero	39
4.4.	Comportamiento del híbrido respeto a los parentales	42
5.	Discusión	45
6.	Conclusiones.....	48
7.	Bibliografía	50

Índice de tablas

Tabla 1	Producción de toneladas por países 2021 FAOSTAT (3).....	8
Tabla 2.	Conductividad eléctrica invernadero.....	22
Tabla 3.	Contenido de agua en cultivo hidropónico.....	22
Tabla 4.	Patrones de crecimiento cultivo hidropónico	23
Tabla 5.	Conductividad eléctrica invernadero.....	28
Tabla 6.	Contenido de agua cultivo invernadero.	29
Tabla 7.	Patrones de crecimiento cultivo invernadero.	29
Tabla 8.	Comportamiento estomático cultivo invernadero.....	38
Tabla 9.	Número de tricomas cultivo invernadero.....	39
Tabla 10.	Parámetros con diferencias significativas entre hidropónico e invernadero. 40	
Tabla 11.	Composición de las componentes.....	41
Tabla 12.	Análisis comparación Híbrido (F1) y Parental Medio (PM).....	43

Índice de ilustraciones

Ilustración 1.	Producción media de berenjena por países 2011-2021 FAOSTAT.(3)	7
Ilustración 2.	a) Ilustración botánica berenjena (4). b) Diversidad morfología del fruto de Solanum melongena modificada de (5).....	7
Ilustración 3.	Mapa mundial de afectación de suelos por salinidad (8).....	9
Ilustración 4.	Efectos estrés salino planta modificado de (13)	10
Ilustración 5.	a) Compartimentalización del sodio en la vacuola bomba sodio potasio (15) b) Excreción de sal a través de glándulas modificada (16)	10
Ilustración 6.	a) Deficiencia Cl ⁻ en tomate modificada (20) b) Exceso de Cl ⁻ en vid modificada (21).....	11
Ilustración 7.	Exceso de Na ⁺ en berenjena	12
Ilustración 8.	Deficiencia K ⁺ en tomate modificada (23).....	12
Ilustración 9.	Deficiencia Ca ²⁺ modificada (20)	13
Ilustración 10.	Diagrama apertura y cierre estomático modificado de (31).....	14
Ilustración 11.	a) Sistema soporte hidropónico. b) Sistema crecimiento hidropónico..	17

Ilustración 12. a) Estadio INS pre-tratamiento, b) Estadio MEL pre-tratamiento, c) Estadio HYB pre-tratamiento.....	18
Ilustración 13. Medida apertura estoma.....	20
Ilustración 14. Escaneado de hojas, cultivo invernadero. A) S. insanum control b) S. insanum x S. melongena control c) S. melongena control d) S. insanum sal e) S. insanum x S. melongena sal f) S. melongena sal	30
Ilustración 15. Imágenes microscopio confocal, cultivo invernadero. a) S. insanum control b) S. insanum x S. melongena control c) S. melongena control d) S. insanum sal e) S. insanum x S. melongena sal f) S. melongena sal	38
Ilustración 16. Imágenes tricomas, cultivo invernadero. a) S. insanum control b) S. insanum x S. melongena control c) S. melongena control d) S. insanum sal e) S. insanum x S. melongena sal f) S. melongena sal	39
Ilustración 17. Gráfico de sedimentación PCA y tabla análisis de las componentes principales.....	41

Índice de gráficas

Gráfica 1. Evolución de la producción mundial de berenjena 2011-2021 FAOSTAT (3)..	8
Gráfica 2. Acumulación y distribución Na ⁺ en la planta plantas hidropónico (Hid).	24
Gráfica 3. Concentración Na ⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular.....	24
Gráfica 4. Acumulación y distribución K ⁺ en la planta en cultivo hidropónico (Hid).	25
Gráfica 5. Concentración K ⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular.....	25
Gráfica 6. Ratio Na ⁺ /K ⁺ plantas invernadero a) en las hojas b) en la zona radicular	25
Gráfica 7. Acumulación y distribución Ca ²⁺ en la planta en cultivo hidropónico (Hid)..	26
Gráfica 8. Concentración Ca ²⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular.....	26
Gráfica 9. Acumulación y distribución Cl ⁻ en la planta cultivo hidropónico (Hid).	27
Gráfica 10. Concentración Cl ⁻ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular.....	27
Gráfica 11. Concentración de prolina acumulada plantas cultivo hidropónico.....	28
Gráfica 12. Superficie foliar cultivo invernadero.....	31
Gráfica 13. Acumulación y distribución Na ⁺ en la planta en cultivo invernadero (Inv).	31
Gráfica 14. Concentración Na ⁺ en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.	32
Gráfica 15. Acumulación y distribución K ⁺ en la planta en cultivo invernadero (Inv)....	33
Gráfica 16. Concentración K ⁺ en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.	33
Gráfica 17. Ratio Na ⁺ /K ⁺ plantas invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.....	34
Gráfica 18. Acumulación y distribución Ca ²⁺ en la planta en cultivo invernadero (Inv).	35

Gráfica 19. Concentración Ca^{2+} en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.	35
Gráfica 20. Acumulación y distribución Cl^- en la planta en cultivo invernadero.....	36
Gráfica 21. Concentración Cl^- en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.	36
Gráfica 22. Concentración de prolina acumulada plantas cultivo invernadero.....	37
Gráfica 23. PCA Hidropónico e Invernadero.	41
Gráfica 24. Bigráfica componentes principales.....	42
Gráfica 25. Valores HYB e INS respecto a MEL 100%; a) Control Hidropónico, b) Sal Hidropónico	44
Gráfica 26. Valores HYB e INS respecto a MEL 100%; a) Control invernadero, b) Sal invernadero	44

Resumen

El aumento constante de la población mundial hace que sea necesario un aumento en la producción de alimentos. Uno de los principales factores limitantes a la hora de aumentar la producción es la salinización de aguas y suelos. La berenjena es un cultivo muy extendido y con un gran potencial ante condiciones adversas cuyo acervo genético silvestre (p.ej. a través de recuperación de genes de su ancestro *Solanum insanum*) aún no ha sido explotado en el desarrollo de nuevas variedades cultivadas con una mayor tolerancia a la salinidad. En este contexto, los objetivos del trabajo fueron: I) Comparar la tolerancia al estrés salino de la berenjena (*S. melongena*), de uno de sus parientes silvestres (*S. insanum*) y de su híbrido interespecífico (*S. insanum* x *S. melongena*), mediante medidas morfológicas y bioquímicas; II) Evaluar la posibilidad de un efecto heterótico en relación con la tolerancia a la salinidad y III) Evaluar las diferencias entre el cultivo en hidropónico y el cultivo en sustrato para la evaluación de la tolerancia a la salinidad. Se observaron diferencias significativas entre las condiciones control y salinidad para los tres genotipos en la mayoría de los parámetros estudiados destacando el crecimiento en condiciones control de *S. melongena* pero en condiciones de salinidad su híbrido presentó un mejor comportamiento. El híbrido mostró cierto efecto heterótico para variables de interés en la mejora genética como: el crecimiento radicular y de diámetro, el número de estomas y de tricomas, mayor acumulación de prolina y menor acumulación de iones tóxicos en las hojas. También se pudieron observar diferencias significativas entre los valores obtenidos para el cultivo en suelo y en hidropónico destacando la mayor acumulación iónica del cultivo en hidropónico. Siendo el cultivo hidropónico más estresante, condición que se deberá tener en cuenta genética la hora de realizar futuros ensayos de tolerancia.

Palabras clave: Berenjena, sistemas de cultivo, estomas, estreses abióticos, heterosis, iones, prolina.

Resum

L'augment constant de la població mundial fa que siga necessari un augment en la producció d'aliments. Un dels principals factors limitants a l'hora d'augmentar la producció és la salinització d'aigües i sòls. L'albergínia és un cultiu molt estés i amb un gran potencial davant condicions adverses el patrimoni genètic silvestre de les quals (p. ex. a través de recuperació de gens del seu ancestre *Solanum insanum*) encara no ha sigut explotat en el desenvolupament de noves varietats cultivades amb una major tolerància a la salinitat. En aquest context, els objectius del treball van ser: I) Comparar la tolerància a l'estrés salí de l'albergínia (*S. melongena*), d'un dels seus parents silvestres (*S. insanum*) i del seu híbrid interespecífic (*S. insanum* x *S. melongena*), mitjançant mesures morfològiques i bioquímiques; II) Avaluar la possibilitat d'un efecte heterotípic en relació amb la tolerància a la salinitat i III) Avaluar les diferències entre el cultiu en hidropònic i el cultiu en substrat per a l'avaluació de la tolerància a la salinitat. Es van

observar diferències significatives entre les condicions control i salinitat per als tres genotips en la majoria dels paràmetres estudiats destacant el creixement en condicions control de *S. melongena* però en condicions de salinitat la seua hibride va presentar un millor comportament. L'híbrid va mostrar un cert efecte heterotíic per a variables d'interés en la millora genètica com: el creixement radicular i de diàmetre, el nombre d'estomes i de tricomes, major acumulació de prolina i menor acumulació d'ions tòxics en les fulles. També es van poder observar diferències significatives entre els valors obtinguts per al cultiu en sòl i en hidropònic destacant la major acumulació iònica del cultiu en hidropònic. Sent el cultiu hidropònic més estressant, condició que s'haurà de tindre en compte genètica l'hora de realitzar futurs assajos de tolerància.

Paraules clau: *Albergínia, sistemes de cultiu, estomes, estresos abiòtics, heterosis, ions, prolina.*

Abstract

The constant increase in the world population necessitates an increase in food production. One of the main limiting factors in increasing production is the salinization of water and soil. Eggplant is a widely cultivated crop with great potential under adverse conditions, whose wild genetic stock (e.g., through the recovery of genes from its ancestor *Solanum insanum*) has not yet been exploited in the development of new cultivated varieties with higher salt tolerance. In this context, the objectives of the study were: I) To compare salt stress tolerance in eggplant (*S. melongena*), one of its wild relatives (*S. insanum*), and its interspecific hybrid (*S. insanum* x *S. melongena*) through morphological and biochemical measurements; II) To evaluate the possibility of a heterotic effect in relation to salt tolerance, and III) To assess the differences between hydroponic and substrate-based cultivation for evaluating salt tolerance. Significant differences were observed between the control and salinity conditions for all three genotypes in most of the parameters studied, with *S. melongena* showing better growth under control conditions but the hybrid performing better under salinity conditions. The hybrid exhibited a certain heterotic effect for important genetic improvement variables such as root and stem diameter growth, stomata and trichome density, higher proline accumulation, and lower accumulation of toxic ions in the leaves. Significant differences were also observed between the values obtained for soil-based and hydroponic cultivation, with hydroponic cultivation showing greater ion accumulation. Hydroponic cultivation was found to be more stressful, a condition that should be taken into account when conducting future tolerance experiments.

Opening keyword: *Eggplant, cultivation systems, stomata, abiotic stresses, heterosis, ions, proline.*

1. Introducción

1.1. Taxonomía, origen e importancia económica

La berenjena (*Solanum melongena* L.) es una planta perteneciente a la clase Magnoliopsida, subclase Lamiidae, superorden Solananae, orden Solanales, familia Solanaceae, subfamilia Solanoideae, tribu Solaneae, género *Solanum*, subgénero *Leptostemonum*, sección *Melongena* y serie *Incaniformia*.

Muchos estudios indican que la berenjena ha sido el resultado de la domesticación de la especie silvestre *S. insanum*, con origen en el sudeste de Asia (1). La teoría más aceptada sobre su domesticación establece la india como centro primario de diversificación, desde donde se expandió horizontalmente hacia China y hacia la región mediterránea siendo estos los centros de diversificación secundarios (2). Este desplazamiento horizontal se ve reflejado en la ilustración 1, la cual representa la producción de berenjena por países.

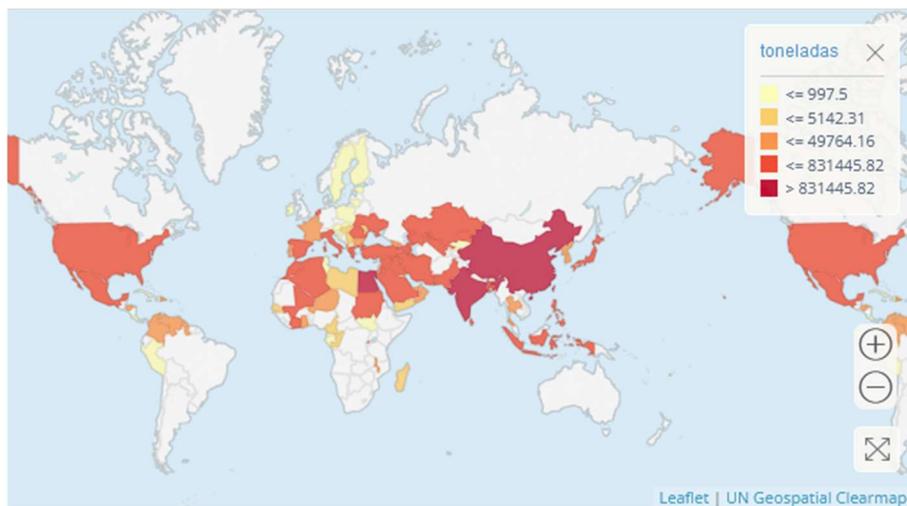


Ilustración 1. Producción media de berenjena por países 2011-2021 FAOSTAT.(3)

La berenjena es un cultivo hortícola de gran interés a causa de su gran diversidad (Ilustración 2) y de su valor nutricional, dado a su riqueza en compuestos fenólicos, a los contenidos en vitamina A, B1, B2, C y E, minerales, contenido en fibra y carbohidratos (2).



Ilustración 2. a) Ilustración botánica berenjena (4). b) Diversidad morfología del fruto de *Solanum melongena* modificada de (5)

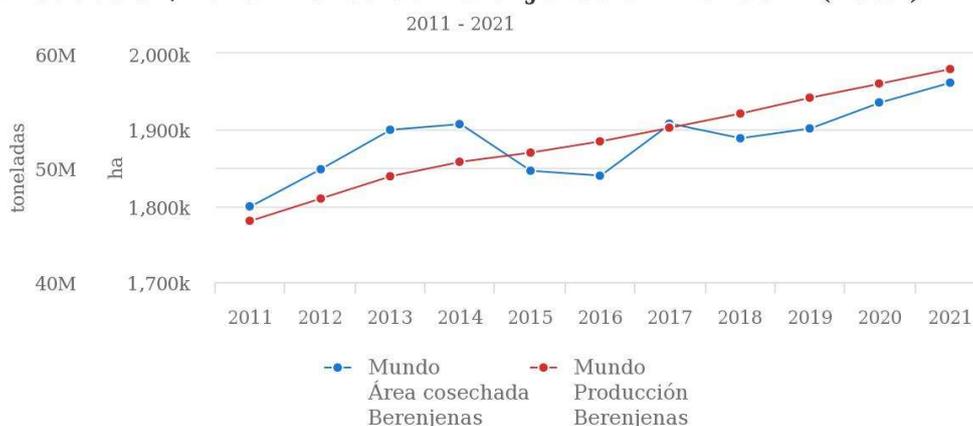
Estas características han hecho que la berenjena tenga una gran importancia económica, siendo la sexta hortaliza más cultivada a nivel mundial en 2021. Según FAOSTAT se produjeron 58.646.098 toneladas de berenjena, siendo el principal país productor China con una producción de 37.459.234 toneladas, y colocándose España como el 10^a país productor (Tabla 1) (3).

Tabla 1 Producción de toneladas por países 2021 FAOSTAT (3).

Área	Producción (Toneladas)
China	37.459.234
India	12.874.000
Egipto	1.286.470
Turquía	832.938
Indonesia	676.339
Irán	598.356
Bangladesh	587.000
Italia	306.440
Japón	282.231
España	265.290
República Árabe Siria	252.990

La producción de berenjena ha aumentado un 29% desde el 2011 al 2021 y, simultáneamente, el área cosechada ha aumentado un 9% (Gráfica 1, Ilustración 2). Este desfase entre aumento de producción y aumento de área cosechada viene dado por un conjunto de mejoras en el manejo del cultivo y la mejora genética de la berenjena, pudiendo aumentar considerablemente la producción sin necesidad de aumentar el área cosechada (6,7).

Producción/Rendimiento de Berenjenas en Mundo + (Total)



Source: FAOSTAT (jun. 18, 2023)

Gráfica 1. Evolución de la producción mundial de berenjena 2011-2021 FAOSTAT (3).

1.2. Cambio climático y su efecto en la agricultura

El cambio climático fue definido en la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) como “un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante periodos de tiempo.”

Entre las consecuencias generadas por el cambio climático se encuentra un aumento en la fuerza y la frecuencia de las tormentas, inundaciones generadas por estas, largos periodos de sequía y aumento del nivel del mar. Estos fenómenos generan cambios en los patrones climáticos generando una inseguridad en lo referente a la producción alimentaria. Además, se ha observado una creciente tendencia de salinización de terrenos cultivables y aguas de riego; considerando que un suelo está salinizado a partir de 40 mM de NaCl (límite donde pueden crecer las plantas glicófitas como se explicará más adelante), según la FAO más de 833 millones de hectáreas (Ilustración 3) de suelo en todo el mundo están afectados por la salinidad dificultando su uso.

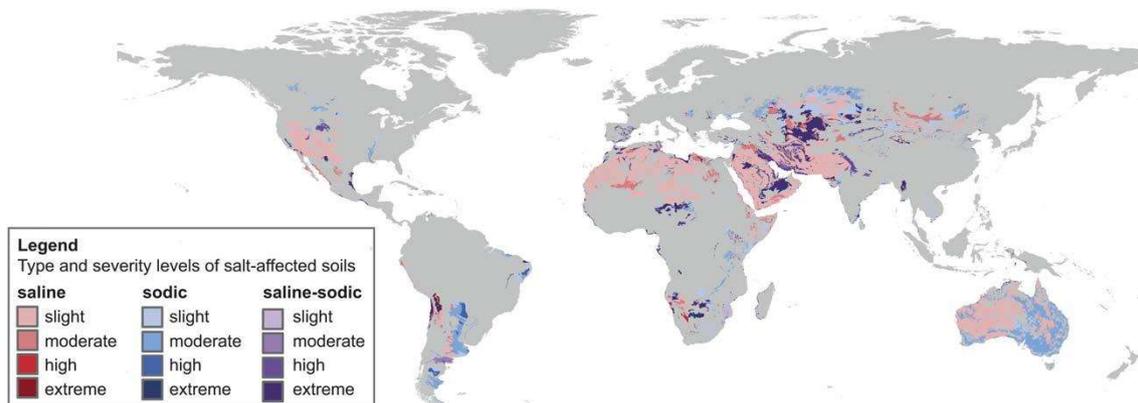


Ilustración 3. Mapa mundial de afectación de suelos por salinidad (8)

Este fenómeno se une a que en este año 2023 se han sobrepasado los 8.000 millones de personas en el mundo y Naciones Unidas estima que para el año 2100 se sobrepasen los 11.200 millones de personas. Este aumento constante de la población hace que sea necesario un aumento de producción, lo cual entra en conflicto con la tendencia en aumento de la desertificación y salinización de los terrenos.

Una vía muy interesante para explorar es la obtención de variedades cultivadas con una mayor tolerancia a la salinidad, para, conjuntamente con una mayor tecnificación de la agricultura, poder aumentar la producción y los rendimientos.

1.3. Efecto de la salinidad en el crecimiento vegetal

Los efectos de la salinidad varían dependiendo de las condiciones climáticas y de la especie vegetal. Teniendo en cuenta esto, las plantas se dividen en halófitas y glicófitas. Las plantas glicófitas son aquellas que son capaces de tolerar concentraciones superiores a 100 mM, las halófitas son aquellas que son capaces de crecer en ambientes con concentraciones de hasta 40 mM (9).

Los principales problemas que genera el estrés salino en las plantas son (Ilustración 4) (10–12):

- Alteración de la presión osmótica del suelo. Se aumenta la presión osmótica, haciendo que la planta no sea capaz de captar agua e incluso deshidratándola a causa de la extrusión de agua para intentar equilibrar la presión osmótica.
- Altas concentraciones de sodio que interrumpen la absorción y movimiento del calcio y potasio, generando alteraciones metabólicas.

- El sodio y el cloro pueden generar efectos tóxicos en las membranas y en los sistemas enzimáticos
- Un aumento de las especies reactivas de oxígeno, destructivas para los lípidos, ácidos nucleicos y proteínas de la planta.

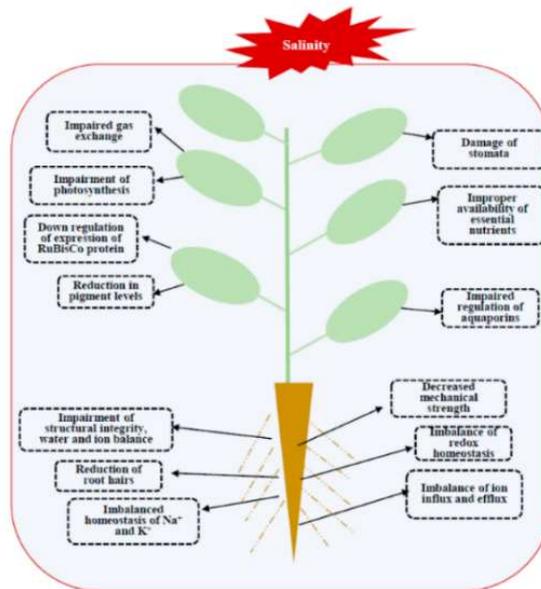


Ilustración 4. Efectos estrés salino planta modificado de (13)

1.3.1. Mecanismos de respuesta de las plantas

Los mecanismos de respuesta se clasifican dependiendo de si son empleados por especies exclusivas o especies inclusivas (14).

En el caso de las plantas exclusivas, los principales mecanismos son: I. la selectividad, capacidad de excluir los iones sodio y cloro de los nutrientes absorbidos mediante sustitución elemental priorizando el potasio sobre el sodio; II. la compartimentalización (Ilustración 5 a), acumulación del exceso de sales en ciertos órganos y restringiendo el transporte hacia el resto de la planta.

En el caso de las plantas inclusivas los principales mecanismos son: I. la excreción (Ilustración 5 b), mediante la secreción de las sales a través de poros y glándulas en brotes y hojas generando unos cristales debido a la evaporación del agua; II. la dilución, las sales son almacenadas en órganos suculentos, que, al tener una mayor cantidad de agua, permiten una mayor acumulación de iones tóxicos.

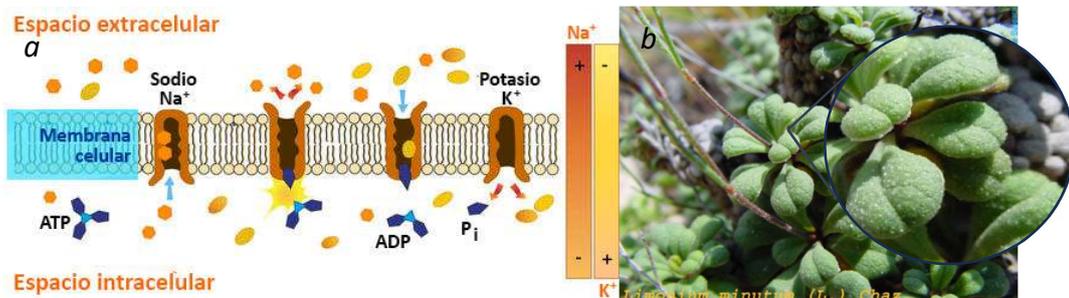


Ilustración 5. a) Compartimentalización del sodio en la vacuola bomba sodio potasio (15) b) Excreción de sal a través de glándulas modificada (16)

Además, también se ha visto que muchas especies vegetales acumulan el aminoácido no polar prolina libre en respuesta a la salinidad, sequía y frío lo cual sugiere que este participa en diversos roles en respecto a la tolerancia actuando como agente osmótico (17). Su capacidad para acumularse en grandes cantidades en las células vegetales en respuesta a situaciones de estrés osmótico y deshidratación contribuye a mantener el equilibrio hídrico y la turgencia celular en momentos de escasez de agua (17).

A parte de su función osmorreguladora, la prolina también se ha identificado como un componente esencial en la protección de las estructuras celulares y las enzimas frente a daños causados por la salinidad y las bajas temperaturas (18). Esta molécula actúa como un estabilizador de las membranas celulares y las proteínas, reduciendo la posibilidad de desnaturalización y agregación inducida por el estrés. En conjunto, la acumulación de prolina en las plantas representa un mecanismo adaptativo fundamental para contrarrestar los efectos negativos de la salinidad, la sequía y el frío, permitiendo a las especies vegetales sobrevivir y prosperar en condiciones ambientales desafiantes (18).

1.3.2. Relación iones con el funcionamiento de la planta

Cloro Cl^-

El cloro es un oligoelemento esencial, tiene una función regulatoria de la presión osmótica y sobre el balance catiónico en la savia celular vegetal. Cl^- actúa como anión en los flujos rápidos de K^+ , manteniendo la turgencia, y la distensión de las células guardianas.

La deficiencia de Cl^- en la planta se presenta como una pérdida de turgencia además de la aparición de clorosis (ilustración 6 a). Un exceso de cloro se presenta como una necrosis alrededor de los márgenes de la hoja (ilustración 6 b) (19).

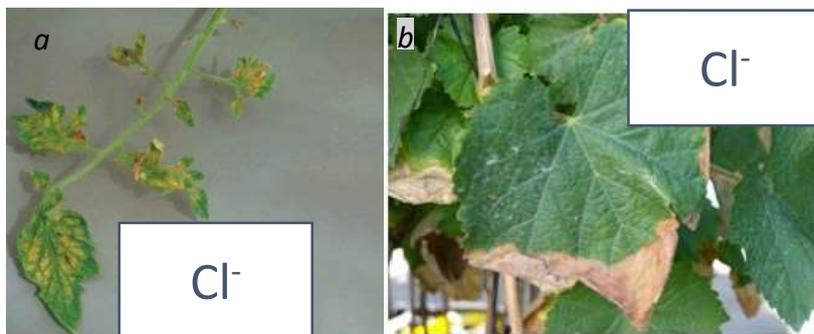


Ilustración 6. a) Deficiencia Cl^- en tomate modificada (20) b) Exceso de Cl^- en vid modificada (21).

Sodio Na^+

El sodio es un elemento abundante en el medio, con poca importancia nutritiva, pero necesario para el correcto desarrollo.

La deficiencia de Na^+ en la planta es muy rara de observar, ya que este es un elemento presente naturalmente en el agua y como impurezas en los fertilizantes. En el caso de déficit de Na^+ se puede observar cómo clorosis y necrosis en hojas o problemas de floración.

El exceso de Na^+ afecta principalmente a la capacidad de absorción del agua (Ilustración 7 a), produciendo una germinación lenta e irregular, marchitamiento repentino, retraso e incluso detención del crecimiento, quemaduras en los márgenes de las hojas, amarilleamiento y caída de las hojas (Ilustración 7 b), y reducción del crecimiento radicular. Los niveles de gravedad vienen dados por la concentración del medio y por la tolerancia de la planta, pudiendo conllevar a la muerte de esta (22).

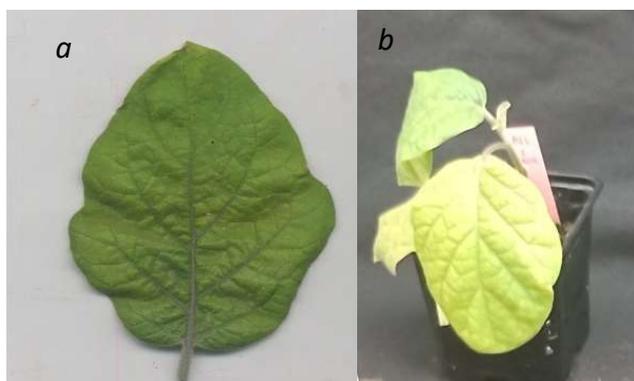


Ilustración 7. Exceso de Na^+ en berenjena

Potasio K^+

El potasio es un elemento esencial en la nutrición de las plantas, junto con el nitrógeno y el fósforo, siendo de estos tres el que se encuentra en menor cantidad.

El potasio desempeña un papel importante en la conformación activa de numerosas enzimas y como cofactor enzimático en el metabolismo de los carbohidratos y proteínas. Además, se necesitan concentraciones adecuadas de potasio para neutralizar los aniones solubles y macromoleculares presentes en el citoplasma, que contiene pocos cationes orgánicos contribuyendo significativamente al potencial osmótico de la célula. El ion K^+ también parece estar involucrado en diversas funciones fisiológicas, como el transporte en el floema, la turgencia de las células guardianas de los estomas, los movimientos foliares de los peciolo y el crecimiento celular.

La deficiencia de potasio genera una clorosis internerval de las hojas maduras pudiendo darse necrosis en los márgenes de las hojas (Ilustración 8), una reducción del crecimiento, síntomas de marchitez, bajo rendimiento y calidad de fruto.

Niveles excesivos pueden causar fenómenos de antagonismo con otros nutrientes como el magnesio o el calcio (19).



Ilustración 8. Deficiencia K^+ en tomate modificada (23)

Calcio Ca^{2+}

El calcio (Ca^{2+}) es un elemento esencial para las plantas, acumulado especialmente en las hojas, donde se deposita de forma irreversible. Desempeña un papel fundamental en el crecimiento de los meristemos y, en particular, en el crecimiento y funcionamiento adecuado de las raíces. En algunas plantas que sintetizan oxalato, se puede encontrar una alta concentración de oxalato de calcio, un producto insoluble depositado en la vacuola, lo que sugiere una función antitóxica (19).

El Ca^{2+} desempeña un papel crucial en la protección de la membrana celular, manteniendo su integridad y evitando la fuga de sustancias intracelulares. Se cree que el calcio actúa como regulador de la división y la elongación celular mediante la activación de una proteína modulada por Ca^{2+} llamada calmodulina.

El calcio parece modular la acción de todas las hormonas vegetales, regulando procesos como la germinación, el crecimiento y la senescencia. Retarda la senescencia y la abscisión de hojas y frutos. El ion calcio desempeña un papel importante en el desarrollo vegetal y en la regulación metabólica.

Se reconoce que el ion calcio libre tiene un papel destacado como regulador intracelular en numerosos procesos bioquímicos y fisiológicos en las plantas.

La deficiencia de calcio afecta principalmente a las partes en desarrollo de las plantas, como las yemas (Ilustración 9) y los frutos (20).

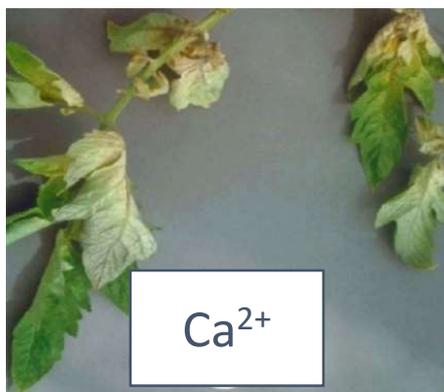


Ilustración 9. Deficiencia Ca^{2+} modificada (20)

1.4. Respuesta estomática y salinidad

La fotosíntesis es uno de los principales procesos en las células de las plantas. La nutrición de las plantas depende de la eficiencia del proceso fotosintético, que puede verse seriamente alterado bajo diferentes estímulos (24). Los estomas tienen un papel esencial en la producción de energía celular y sus características influyen en el proceso de intercambio gaseoso (25). Por lo tanto, bajo estrés externo, los estomas pueden cambiar en número, densidad, forma, tamaño y posición en la hoja, junto con otros atributos de la hoja como el número de células epidérmicas, lo que puede determinar la supervivencia de la planta (26–28).

El cierre de los estomas ha sido estudiado en diferentes especies de plantas bajo estrés hídrico y salino para evitar la pérdida de agua debido a la evapotranspiración, lo que conduce a la inhibición del crecimiento de la planta (29,30).

El funcionamiento estomático, específicamente la apertura y cierre de los estomas, es controlado principalmente por cambios en la turgencia de las células guardas, que a su vez son influenciados por diversos factores endógenos y exógenos. Uno de los principales mecanismos reguladores de este proceso es la homeostasis iónica, en particular la concentración de iones de potasio (K^+) y iones de cloruro (Cl^-) en el interior de las células guardas (Ilustración 10) (31).

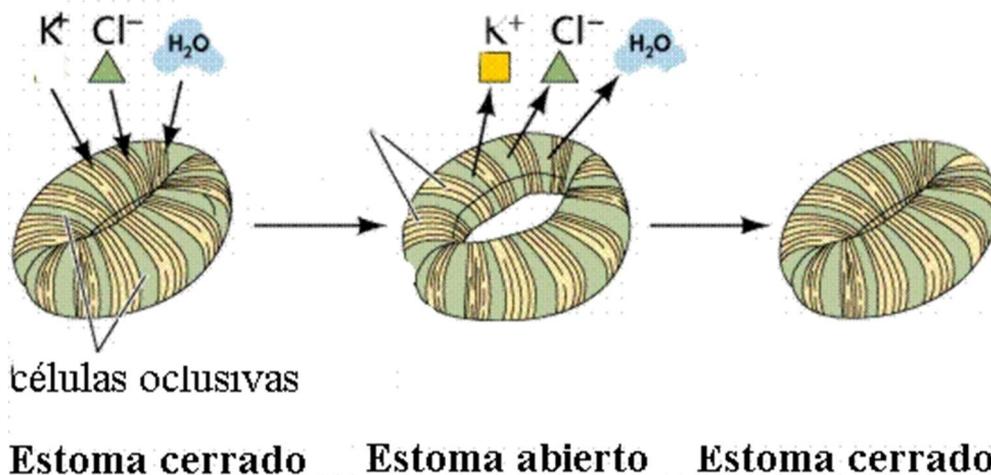


Ilustración 10. Diagrama apertura y cierre estomático modificado de (31)

Cuando las células guardas presentan un estado turgente, es decir, llenas de agua, los estomas tienden a abrirse. En este estado, los iones de potasio (K^+) y otros solutos se acumulan en las células guardas, generando un gradiente osmótico favorable para la entrada de agua (Ilustración 10). Como resultado, las células guardas se hinchan, provocando la apertura del ostíolo, realizando el intercambio de gases con el ambiente.

Por el contrario, en situaciones de estrés hídrico o cuando la planta requiere conservar agua, se activa el cierre estomático. En este proceso, los iones de potasio (K^+) son transportados activamente fuera de las células guardas, lo que disminuye el gradiente osmótico y reduce la entrada de agua. Además, los iones de cloruro (Cl^-) regulan la actividad de los canales de iones de potasio en el cierre estomático.

1.5. Mejora genética

La hibridación sexual entre parentales cuidadosamente seleccionados es una de las técnicas tradicionales de mejora genética, utilizada para optimizar los procesos de producción, el desarrollo de portainjertos, y las características organolépticas de las nuevas variedades.

En los últimos tiempos, en el cultivo de la berenjena, las empresas de semillas han enfocado sus esfuerzos en la producción de variedades de híbridos F1 especialmente diseñados para ser cultivados bajo condiciones de invernadero, priorizando características, como desarrollo vegetativo reducido, ausencia de espinas en el cáliz del fruto y buena fructificación bajo condiciones sub-óptimas (2).

Actualmente ha ganado bastante importancia la mejora genética frente a estreses abióticos. La berenjena tiene un gran potencial de mejora gracias a su capacidad de

cruzarse con muchos parientes silvestres pertenecientes a los grupos génicos primario, secundario y terciario adaptados a una amplia gama de ambientes (32).

Por lo tanto, debería ser posible identificar nuevas fuentes de variación genética en parientes silvestres adaptados a áreas salinas. *Solanum insanum* forma parte del primer acerbo genético de *Solanum melongena* (32), gracias a su cercanía genética los híbridos interespecíficos muchas veces presentan características intermedias y cercanas a la berenjena facilitando el uso de esta especie a la hora de realizar programas de mejora genética (33). Aunque se haya observado en estudios anteriores que *S. insanum* no presenta una respuesta mucho mejor que *S. melongena* (33–36) se ha podido observar una respuesta diferencial que se puede usar para la mejora del carácter (35).

Los ensayos en hidropónico son los más utilizados para su uso en estudios genéticos y genómicos por su reproducibilidad (37), su rapidez, la posibilidad del uso de un volumen elevado de materiales en un espacio reducido y el control sobre las condiciones (38), aunque, sin embargo también se ha observado anteriormente que en estos estudios en hidropónico no se refleja con precisión las condiciones en el campo y muchas veces sucede que el estrés no se presenta de forma gradual o es demasiado severo (39). Haciendo necesarios los ensayos en campo para complementar los estudios realizados en hidropónico dando una mejor comprensión sobre las utilidades de cada técnica.

2. Objetivos

Teniendo en cuenta lo descrito anteriormente en la introducción los objetivos del presente trabajo son:

- I) Comparar la tolerancia al estrés salino de la berenjena (*S. melongena*), de uno de sus parientes silvestres (*S. insanum*) y de su híbrido interespecífico (*S. insanum* x *S. melongena*), mediante medidas morfológicas (altura, número de hojas, diámetro, peso parte aérea, peso parte radicular, humedad y superficie foliar), y bioquímicas (prolina, ion sodio, ion potasio, ion cloro e ion calcio)
- II) Evaluar la posibilidad de un efecto heterótico en relación con la tolerancia a la salinidad
- III) Evaluar las diferencias entre el cultivo en hidropónico y el cultivo en sustrato para la evaluación de la tolerancia a la salinidad.

3. Materiales y Métodos

3.1. Material vegetal, germinación y crecimiento

Las semillas de *Solanum melongena* 5 (MEL), *Solanum insanum* 1 (INS); obtenidas originalmente de Sri Lanka y mantenidas en la colección de berenjena del COMAV (en la Universidad Politécnica de Valencia) (32); y su híbrido *S. insanum* x *S. melongena* (HYB) de la colección de berenjena del COMAV, fueron germinadas siguiendo el protocolo modificado de Ranil et al. (40). Las semillas se sumergieron en agua destilada durante 24h, seguidas por un tratamiento de ácido giberélico (GA) 500 ppm durante otras 24h. Después del tratamiento las semillas se colocaron en placas Petri de 12 mm de diámetro con algodón estéril y papel de filtro, humedecidos con una disolución de nitrato potásico (KNO_3) 1000 ppm. Las placas fueron incubadas a 4°C cubiertas por papel de aluminio durante siete días y, trascurrido este periodo, se incubaron durante 24h a 37°C. Finalmente, se pasaron a cámara de germinación (25 °C, 78% humedad y un fotoperiodo de 16/8 h con una intensidad lumínica de 1000 lux). (34)

Se realizaron dos experimentos, en el primero, las plantas se colocaron en cultivo hidropónico y en el segundo, las plantas fueron llevadas a invernadero para el tratamiento y evaluación. En el caso de las plantas en cultivo hidropónico, una vez emergida la radícula y desprendida la testa se transfirieron a un tubo eppendorf de 1,5 mL recortado y relleno con una matriz de agarosa al 0,1% (Ilustración 11a) poniendo en contacto la radícula con el medio Hoagland (Ilustración 11b)(41). Una vez las plantas alcanzaron el estadio de 3 hojas verdaderas, se inició el tratamiento.

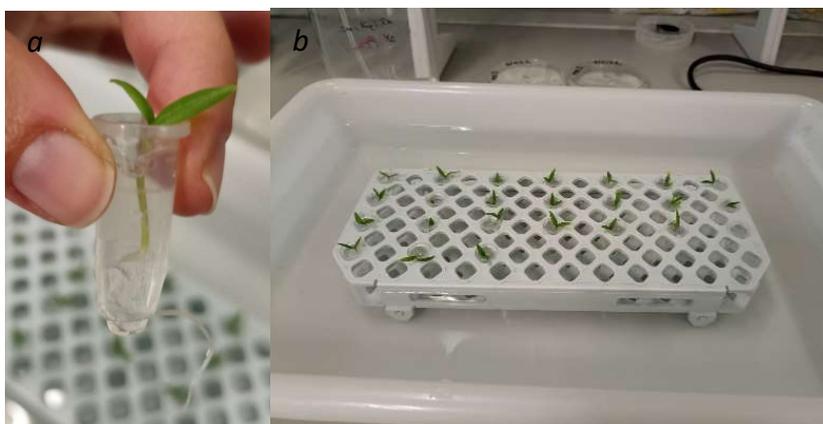


Ilustración 11. a) Sistema soporte hidropónico. b) Sistema crecimiento hidropónico.

En el caso de las plantas para invernadero, una vez desprendida la testa de los cotiledones se transfirieron a macetas (9 cm alto x 7 cm diámetro) rellenas de tierra comercial (Neuhaus Huminsubstrat S). Estas plantas se mantuvieron en cámara hasta que llegaron al estado de 3 hojas verdaderas cuando fueron trasladadas al invernadero y tras una semana de aclimatación, se empezó con el tratamiento (Ilustración 12^a, b y c).



Ilustración 12. a) Estadio INS pre-tratamiento, b) Estadio MEL pre-tratamiento, c) Estadio HYB pre-tratamiento.

3.2. Tratamiento salino y toma de muestra

3.2.1. Crecimiento en cultivo hidropónico

Ocho plantas de cada genotipo fueron tratadas con 250 mM de NaCl diluida en el medio Hoagland, y manteniendo el medio Hoagland en el caso de las plantas control.

A tiempo 0 del tratamiento (justo antes de iniciar el tratamiento) se realizó el primer muestreo en el que se anotaron el incremento de número de hojas (NH), la altura (cm) (AP), el diámetro del tallo (mm) (DT) y la longitud de raíz (cm) (LR). A los 7 días de tratamiento se volvieron a medir los parámetros anteriores y adicionalmente se obtuvieron el peso fresco de raíz (PFR) y parte aérea (g) (PFA). Además, se obtuvo el peso seco de raíz (PSR) (g) y parte aérea (PSA) (g) dejando secar el material en una estufa de 60° durante tres días. Otra parte del material fresco se congeló sumergiéndolo en nitrógeno líquido para realizar algunos análisis bioquímicos. El contenido de agua (CA) se calculó usando la ecuación 1 (42) donde PF es el peso fresco y PS es el peso seco.

$$CA (\%) = [(PF - PS) / PF] \times 100 \quad (\text{Ecuación 1})$$

Para NH, AP, DT, LR se obtuvo los valores de crecimiento mediante la resta de Tfinal-T0.

3.2.2. Crecimiento en invernadero

Diez plantas de cada genotipo fueron tratadas con una solución de 250 mM de NaCl en el caso de las salinizadas, y agua en el caso de las plantas control tres días a la semana durante 24 días.

A tiempo 0 del tratamiento se realizó el primer muestreo anotando el NH, AP (cm) y el DT (mm). Al finalizar el experimento se anotan los mismos caracteres y adicionalmente se midió la LR (cm), la superficie foliar (SF) (cm²), raíz (PFR, PSR), tallo (PFT, PST) y hojas

(PFA, PSA) (g) siguiendo el mismo protocolo que en el punto 3.2.1. Una parte del material fresco se congeló sumergiéndolo en nitrógeno líquido para realizar algunos análisis bioquímicos. El contenido de agua se calculó usando la ecuación 1 (42).

3.3. Conductividad eléctrica

La conductividad eléctrica del sustrato ($EC_{1:5}$) se midió en el experimento del invernadero al final del tratamiento, usando una suspensión de la tierra 1:5 (tierra : agua) utilizando agua desionizada. Esta suspensión se puso en agitación (600 rpm) y a 4°C durante 2 horas (34).

La conductividad eléctrica en hidroponía (EC) se midió directamente con la dilución preparada con medio Hoagland (37).

La $EC_{1:5}$ y la EC (dSm^{-1}) se midieron con el conductímetro Crison Conductivity-meter 522 (Crison Instruments SA, Barcelona, Spain)).

3.4. Contenido iónico

El contenido iónico fue determinado a partir de muestras de 0,1- 0,05g de peso seco, en el caso del hidropónico de parte aérea y de raíz, en el caso de las del invernadero de hojas, tallo y raíz.

Las extracciones se realizaron siguiendo el protocolo de Weimberg (43) con algunas modificaciones (34). En un tubo eppendorf se introdujo el peso seco y un par de bolitas de vidrio para triturar la muestra, una vez triturada se añadió 1ml de agua milliQ y se homogeneizó. Estos se llevaron a un baño de agua precalentado a 95°C durante una hora y después se mantuvo en agitación durante 24 horas, tras las cuales se le añadió otro mililitro de agua milliQ. Esto se centrifugó a 12.000 rpm durante 10 minutos y se prepararon las diluciones en agua milliQ para realizar las lecturas.

Las lecturas de los cationes Na^+ , K^+ y Ca^{2+} se realizaron mediante el espectrofotómetro de llama PFP7 (Jenway Inc., Burlington, VT, USA) y el anión Cl^- se cuantificó con el lector Corning 926. Las concentraciones se expresaron en $\mu mol g^{-1}$ peso seco

3.5. Cuantificación prolina

La extracción de la prolina (Pro) se realizó a partir de 0,05-0,1g de materia fresca con 2 mL de ácido sulfosalicílico al 3% y cuantificada siguiendo el método de ninhidrina (43), descrito en (44). La extracción junto con la ninhidrina se calentó en baño a 95 °C durante 1 hora, la reacción se detuvo con choque térmico mediante hielo durante 15 minutos y se extrajo la prolina mediante tolueno. La cuantificación se realizó mediante espectrofotómetro de absorbancia a 520 nm y las concentraciones se expresaron en $\mu mol g^{-1}$ peso seco.

3.6. Superficie foliar

La medición de la superficie foliar (SF) se realizó mediante un escaneado de una hoja de cada planta. Este escaneado se procesó mediante el programa Digimizer. Los datos obtenidos se expresan en cm^2 .

3.7. Comportamiento estomático

La Oclusión Estomática (OE) se midió en las plantas de cultivo en invernadero a los 7 días de tratamiento y a los 21 mediante análisis de imágenes de microscopía confocal. Para las mediciones se utilizaron discos foliares extraídos de la segunda hoja desde el vértice de 2 plantas de cada genotipo por cada tratamiento y se obtuvieron 8 imágenes de estomas de cada planta. La oclusión estomática se midió como el ratio de la distancia mayor del estoma, dividida por la distancia más corta (Ilustración 13) Mediante el programa Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018.

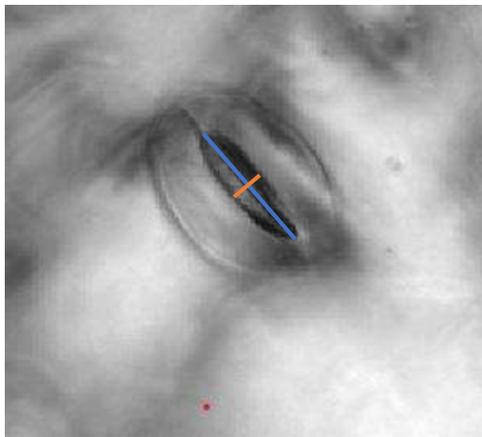


Ilustración 13. Medida apertura estoma.

También se contabilizaron el número de estomas (NE) y el número de tricomas (NT) a los 21 días de tratamiento por unidad de superficie. Para el número de estomas se contabilizaron en imágenes de microscopía confocal y para el número de tricomas mediante una lupa. Las mediciones se realizaron mediante discos foliares extraídos de la segunda hoja desde el vértice de 2 plantas de cada genotipo por cada tratamiento y se obtuvieron 10 imágenes de cada planta.

3.8. Comportamiento del híbrido respecto a los parentales

Para establecer la posible heterosis del híbrido respecto a sus parentales se calcularon, la heterosis mediante la ecuación 2 (33) donde PM es el valor del parental medio, el ratio F_1/PM (33) y el ratio de potencia mediante la ecuación 3 (33) donde P_{max} es el valor del máximo parental y P_{min} el que menor valor presenta. Las diferencias estadísticas se calcularon mediante un t-test o test de Student entre el valor del híbrido F_1 y el parental medio para cada uno de los parámetros estudiados.

$$\text{Heterosis} = 100 \times [(F_1 - PM) / PM] \quad (\text{Ecuación 2})$$

$$Pr = 100 \times [(F_1 - PM) / ((P_{max} - P_{min}) / 2)] \quad (\text{Ecuación 3})$$

Los valores de Pr iguales a 0 indican falta de dominancia, valores de Pr entre -1 y 1 indican dominancia parcial, valores de Pr iguales a 1 indican dominancia completa y valores de Pr mayores que 1 o menores que -1 indican superdominancia o herencia transgresiva.

3.9. Análisis estadístico

Los datos generados fueron analizados utilizando el Software Statgraphics Centurion v.XVII (Statpoint Technologies, Warrenton, VA, USA). Se realizó análisis de la varianza de los parámetros estudiados considerando como factores tanto el tratamiento como el genotipo. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls', estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Las comparaciones entre los dos tipos de cultivos se realizarán mediante el Software Statgraphics Centurion v.XVII (Statpoint Technologies, Warrenton, VA, USA). De los parámetros estudiados, únicamente se toman en cuenta aquellos que pueden ser directamente comparables, por lo que no se compararán parámetros de crecimientos netos, únicamente los porcentajes de crecimiento respecto el control. Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls', estas diferencias están marcadas con * dentro de genotipo entre control y sal de cada uno de los cultivos.

El análisis de componentes principales (PCA) se realizó utilizando el Statgraphics Centurion v.XVII (Statpoint Technologies, Warrenton, VA, USA) siguiendo la metodología (45).

4. Resultados

4.1. Hidropónico

4.1.1. Conductividad eléctrica del medio y contenido en agua de la plantas.

La conductividad eléctrica (Tabla 2) del tratamiento alcanzó los 28 dS/m siendo como era de espera significativamente diferente a la conductividad del tratamiento control.

En estas condiciones las plantas mostraron deshidratación (Tabla 3)

Tabla 2. Conductividad eléctrica invernadero

Hidropónico			
		Control	250 mM
Conductividad eléctrica (dS/m)	INS	1,532 A *	28,353 a
	HYB	2,240 A *	28,690 a
	MEL	1,570 A *	28,272 a

Conductividad eléctrica (EC) (dS/m) (Valor del medio) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

En el contexto del tratamiento de salinidad, el contenido de agua en la zona aérea y radicular no presenta diferencias significativas (Tabla 3), manteniéndose aproximadamente al 80% para la parte aérea y alrededor del 87% para la raíz. Sin embargo, en las plantas de control, el genotipo INS presentó menor contenido de agua tanto en la parte aérea como en la radicular.

En el caso del contenido de agua en la raíz y en la hoja, el genotipo HYB presentó ligeramente menor contenido en agua en las plantas tratadas con sal respecto a las de control.

Tabla 3. Contenido de agua en cultivo hidropónico

Hidropónico			
		Control	250 mM
Contenido agua parte aérea (%)	INS	89,58 ± 1,11 B*	71,17 ± 9,4 a
	HYB	90,85 ± 0,38 A*	80,74 ± 9,71 a
	MEL	90,91 ± 0,66 A*	76,65 ± 8,65 a
Contenido agua raíz (%)	INS	89,81 ± 3,8 B	88,61 ± 2,16 a
	HYB	92,72 ± 0,68 A*	89,57 ± 3,79 a
	MEL	93,16 ± 0,85 A	84,43 ± 18,87 a

Contenido en agua parte aérea y raíz (CA) (%) (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

4.1.2. Patrones de crecimiento

Los pesos se expresan en valores absolutos y cómo % de los valores medios correspondientes a las plantas tomando el valor medio del genotipo en condiciones control como el 100%.

En todos los parámetros evaluados se encontraron diferencias significativas entre salinidad y control (Tabla 2), excepto en el caso del crecimiento de la raíz de HYB, donde no se observaron diferencias.

En relación con los patrones de crecimiento, en salinidad no se observan diferencias estadísticamente significativas en los parámetros estudiados.

Dentro del grupo de plantas de control, se encuentran diferencias morfológicas significativas, siendo superior el genotipo MEL en términos de peso fresco tanto aéreo como radicular que, sin embargo, mostró un menor diámetro de tallo (DT).

Tabla 4. Patrones de crecimiento cultivo hidropónico

		Hidropónico	
		Control	250 mM
N.º hojas	INS	1 ± 0,53 A*	0 ± 0 a
	HYB	0,38 ± 0,52 A	0 ± 0 a
	MEL	1 ± 0,53 A*	0,13 ± 0,35 a
Peso fresco aéreo (g)	INS	2,53 ± 1,14 A*	0,82 ± 0,8 a
	HYB	2,57 ± 0,73 A*	0,89 ± 0,39 a
	MEL	5,01 ± 2,25 B*	0,99 ± 0,56 a
% Peso fresco aéreo	INS	100 ± 45,91 A*	33,07 ± 29,21 a
	HYB	100 ± 29,32 A*	36,01 ± 15,86 a
	MEL	100 ± 45,3 A*	20,1 ± 11,6 a
Peso fresco raíz (g)	INS	0,68 ± 0,35 A*	0,36 ± 0,22 a
	HYB	0,73 ± 0,2 A*	0,28 ± 0,11 a
	MEL	1,54 ± 0,85 B*	0,39 ± 0,28 a
% Peso fresco raíz	INS	100 ± 36,85 A*	55,67 ± 28,3 a
	HYB	100 ± 27,67 A*	38,16 ± 15,6 ab
	MEL	100 ± 54,49 A*	28,27 ± 15,04 b
Crecimiento altura (cm)	INS	1,66 ± 0,53 A*	0,54 ± 0,47 a
	HYB	0,77 ± 0,38 A*	0,18 ± 0,26 a
	MEL	1,3 ± 1,18 A*	0,3 ± 0,37 a
Crecimiento diámetro (mm)	INS	1,09 ± 0,55 A*	0,53 ± 0,55 a
	HYB	1,2 ± 0,57 A*	0,59 ± 0,57 a
	MEL	0,65 ± 0,34 B*	0,1 ± 0,13 a
Crecimiento raíz (cm)	INS	4,81 ± 1,22 A*	0,5 ± 0,76 a
	HYB	1,19 ± 1,67 B	1,06 ± 0,82 a
	MEL	3,38 ± 3,78 AB*	0,19 ± 0,53 a

Valores crecimiento plantas; N° hojas, crecimiento altura, diámetro y raíz son referidos como el valor Tiempo final (TF) menos valor tiempo inicial (T0); % Peso fresco referido al 100% el valor medio del control del mismo genotipo; (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

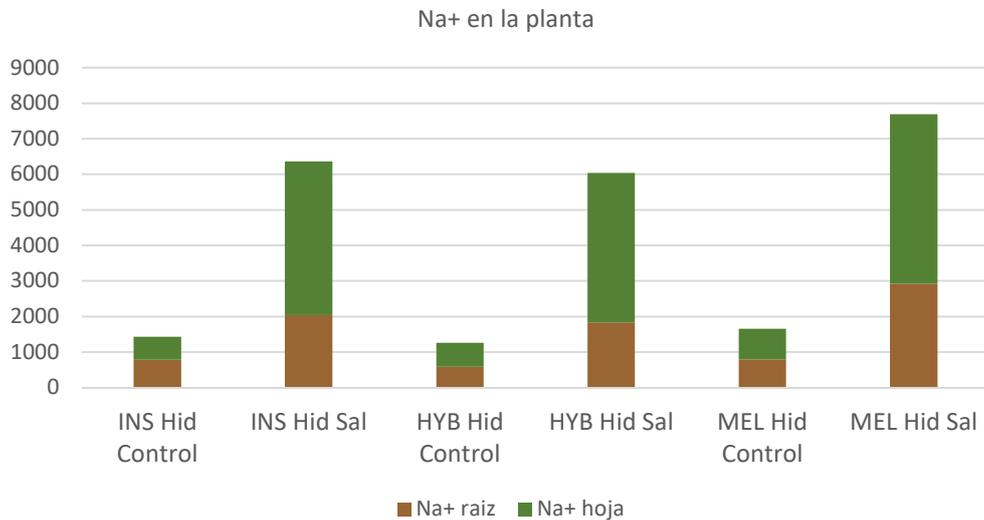
4.1.3. Contenido iónico

Na⁺

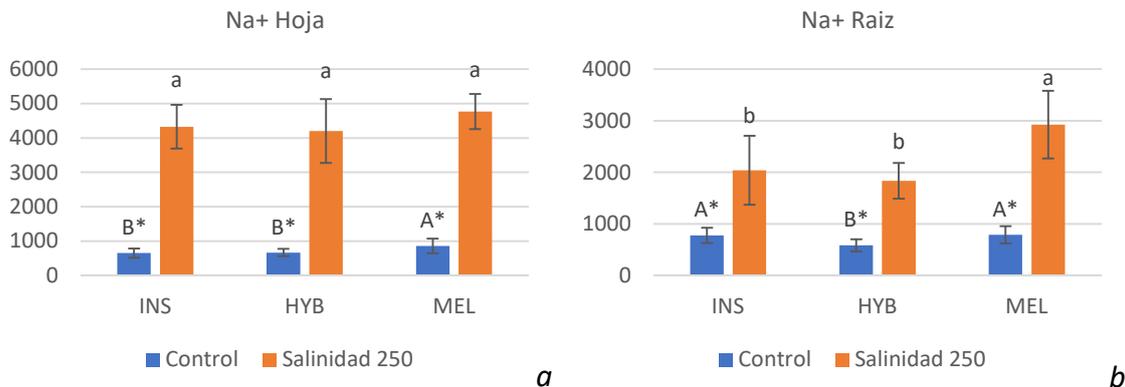
El contenido iónico de Na⁺ mostró un aumento significativo en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas del grupo control (Gráfica 2). Se observó una mayor acumulación de Na⁺ en las hojas en comparación con la zona radicular en el caso de las plantas tratadas con salinidad (Gráfica 3).

Dentro del tratamiento de salinidad, no se encontraron diferencias significativas entre genotipos en el contenido de Na⁺ en las hojas, pero sí se observaron diferencias significativas en las raíces, siendo INS y HYB los que acumularon menor cantidad de Na⁺.

En las plantas del grupo control, se observaron diferencias significativas tanto en la acumulación de Na⁺ en las hojas como en las raíces. En las hojas, los genotipos INS e HYB presentaron la menor acumulación basal, mientras que, en las raíces, el genotipo HYB fue el que mostró la menor acumulación.



Gráfica 2. Acumulación y distribución Na⁺ en la planta plantas hidropónico (Hid). Distribución Na⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



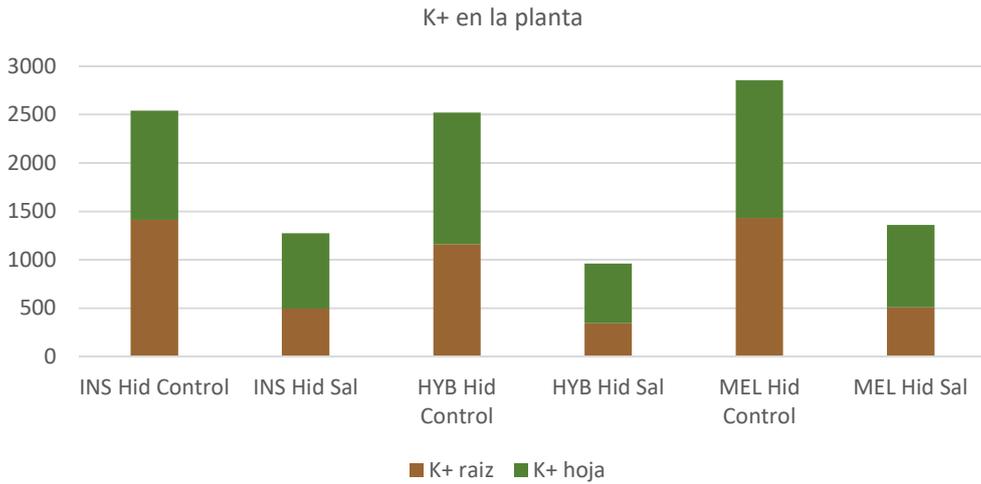
Gráfica 3. Concentración Na⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular. Concentración Na⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' (p < 0.05), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

K⁺

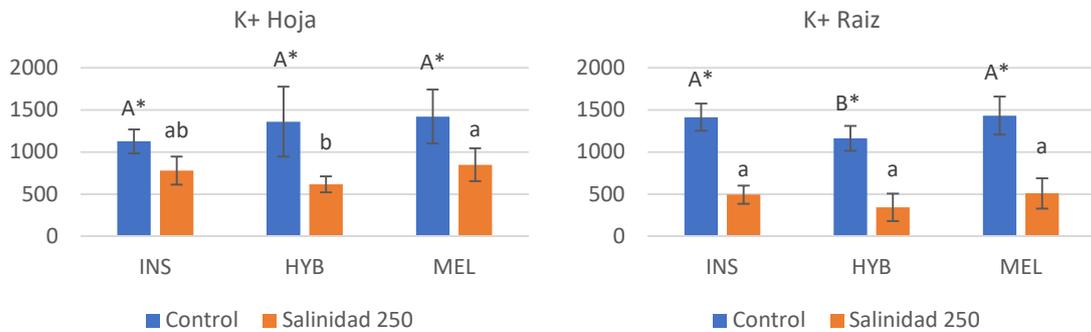
En lo referente a la acumulación de K⁺ podemos observar una disminución significativa del contenido en K⁺ en las plantas tratadas respecto a las plantas control (Gráfica 4).

Dentro del tratamiento de salinidad, se observaron diferencias significativas en la acumulación de K⁺ en las hojas entre los genotipos MEL e HYB, siendo este último el que presenta la menor cantidad acumulada de potasio (Gráfica 5a).

En las plantas control, a nivel de las raíces, se pudo notar una menor acumulación de K⁺ en el genotipo HYB en comparación con los dos genotipos parentales (Gráfica 5b).



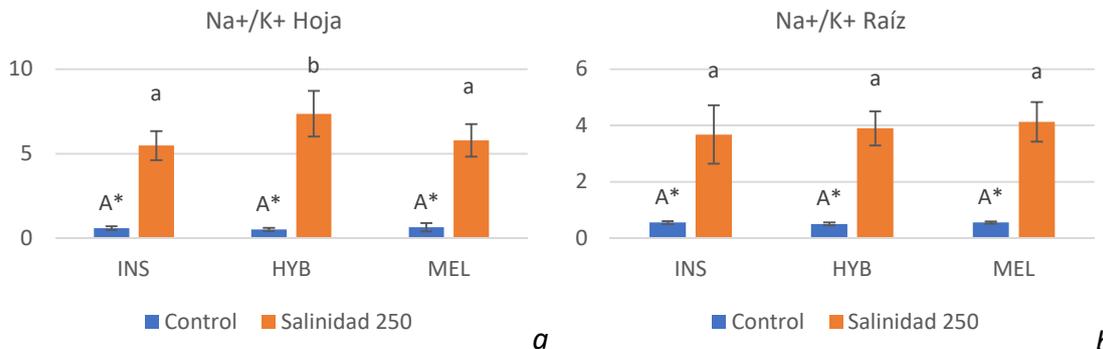
Gráfica 4. Acumulación y distribución K⁺ en la planta en cultivo hidropónico (Hid). Distribución K⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



Gráfica 5. Concentración K⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular. Concentración K⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' (p < 0.05), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Ratio Na⁺/K⁺

Se pudo observar un aumento significativo en el ratio Na⁺/K⁺ en las plantas tratadas con salinidad con respecto a las plantas control (Gráfica 6) en todos los genotipos. Dentro del grupo de salinidad se puede observar en el ratio en la hoja HYB mostró un ratio mayor que sus parentales.



Gráfica 6. Ratio Na⁺/K⁺ plantas invernadero a) en las hojas b) en la zona radicular. Ratio Na⁺/K⁺ en planta (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron

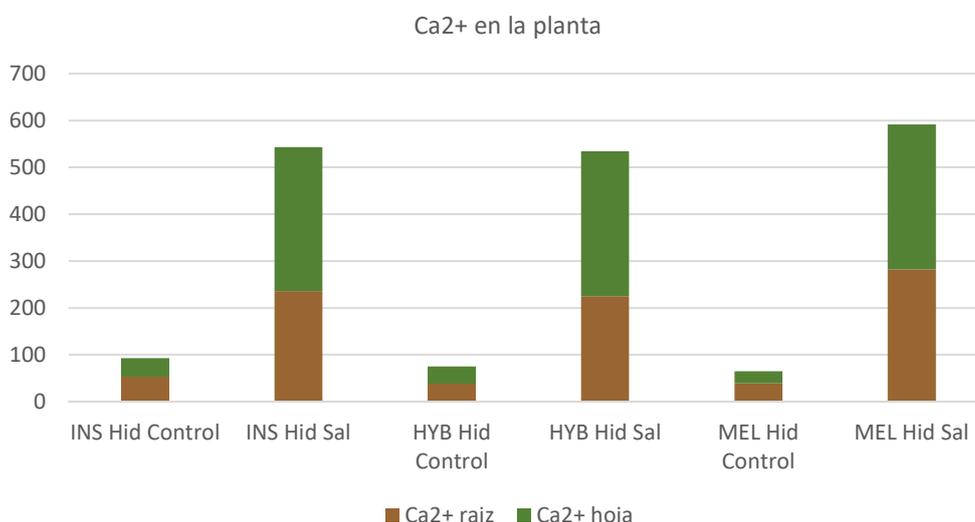
evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Ca⁺

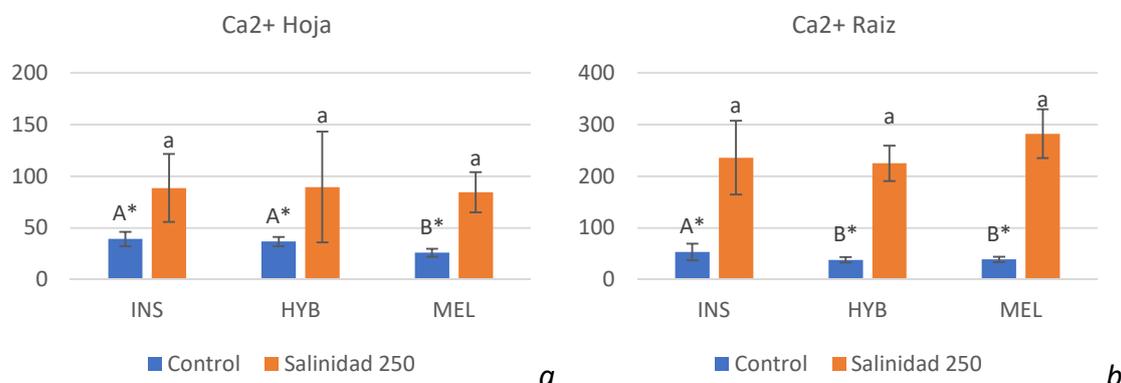
Se observó un aumento significativo en el contenido iónico de Ca²⁺ en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas del grupo control para todos los genotipos (Gráfica 7). En el grupo control, se observó una mayor acumulación de Ca²⁺ en las raíces en comparación con la zona aérea. Sin embargo, en las plantas tratadas con salinidad, esta tendencia se invirtió, mostrando una mayor acumulación de Ca²⁺ en la zona aérea.

Dentro de las plantas tratadas con salinidad, en ninguno de los casos se observan diferencias significativas (Gráfica 8).

En el grupo control, los genotipos INS y HYB fueron los que acumularon la mayor cantidad de Ca²⁺ en las hojas (Gráfica 8a), mientras que el genotipo INS fue el que mostró la mayor acumulación de Ca²⁺ en la zona radicular (Gráfica 8b).



Gráfica 7. Acumulación y distribución Ca²⁺ en la planta en cultivo hidropónico (Hid). Distribución Ca²⁺ en planta (µmol g⁻¹ peso seco) (media; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



Gráfica 8. Concentración Ca²⁺ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular. Concentración Ca²⁺ en planta (µmol g⁻¹ peso seco) (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas

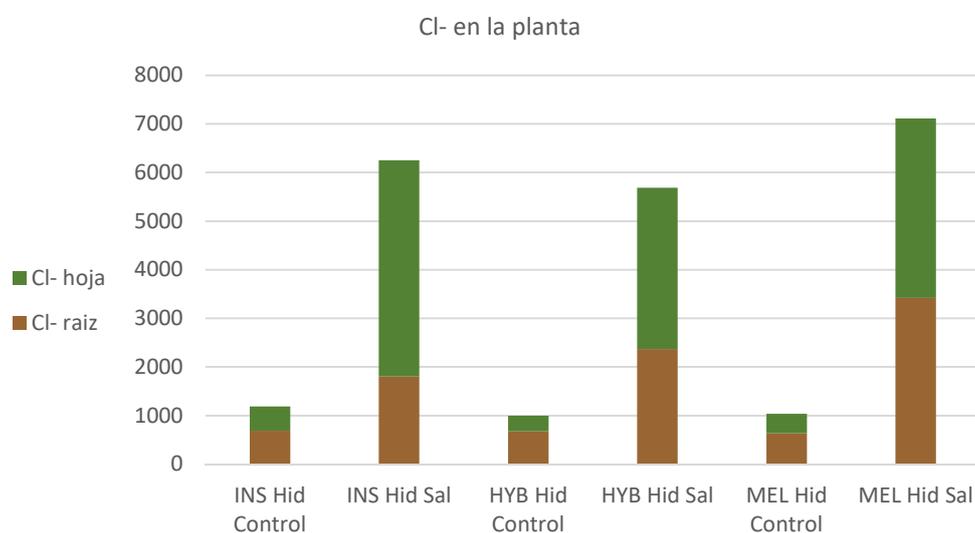
diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Cl⁻

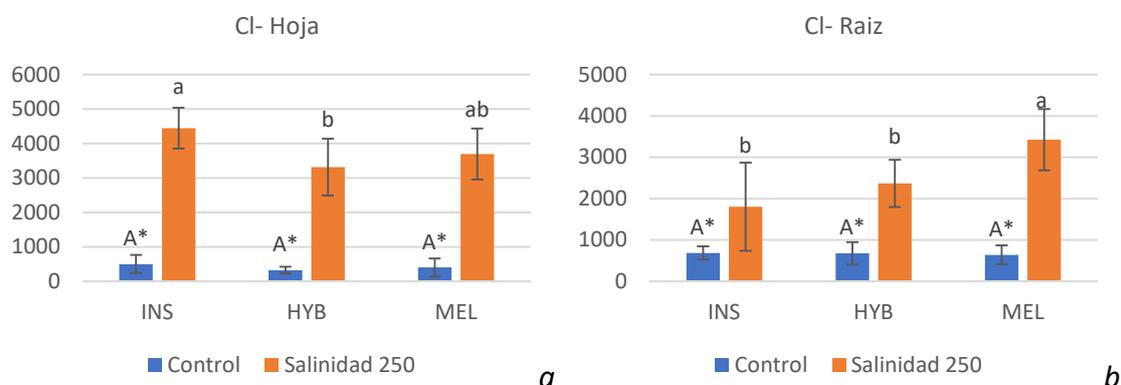
En relación con el contenido de ion cloro (Cl⁻) en las plantas sometidas a tratamiento de salinidad, se observó un aumento significativo en comparación con las plantas del grupo control (Gráfica 9). En el grupo control, se detectó una mayor acumulación de Cl⁻ en las raíces en comparación con la zona aérea. Sin embargo, en las plantas tratadas con salinidad, esta tendencia se invirtió, presentando una mayor acumulación de Cl⁻ en la zona aérea.

Dentro del grupo de plantas tratadas con salinidad, INS acumuló la mayor cantidad de cloro en la hoja que HYB (Gráfica 10a). En la acumulación de Cl⁻ en las raíces, el genotipo MEL fue el que mostró la mayor cantidad acumulada (Gráfica 10b).

Dentro del grupo de plantas control, no se encontraron diferencias entre genotipos.



Gráfica 9. Acumulación y distribución Cl⁻ en la planta cultivo hidropónico (Hid). Distribución Cl⁻ en planta (µmol g⁻¹ peso seco) (media; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).

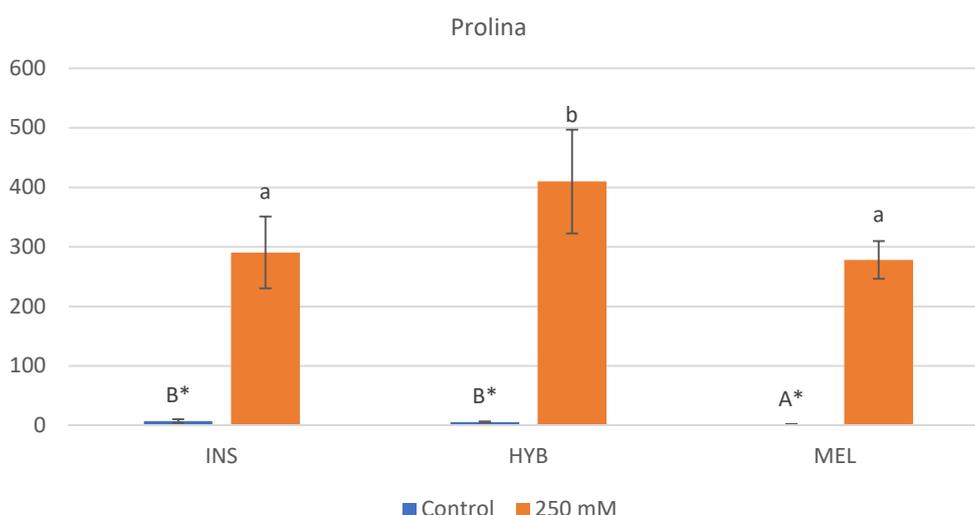


Gráfica 10. Concentración Cl⁻ en cultivo hidropónico a) en las hojas b) en la zona radicular. Concentración Cl⁻ en planta (µmol g⁻¹ peso seco) (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' (p < 0.05), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

4.1.4. Prolina

En relación con la prolina, se observa un aumento significativo en su acumulación en las plantas expuestas a la salinidad en comparación con las plantas no sometidas a este estrés (Gráfica 11). Se observaron aumentos de, aproximadamente, 138 veces más en el caso de MEL, 39 veces más en INS y 69 veces más en el caso de HYB.

En las plantas sometidas a salinidad, HYB fue el genotipo que acumuló mayor cantidad de prolina. En el grupo de las plantas control, la acumulación de prolina es prácticamente insignificante, aunque se pueden notar diferencias significativas entre los diferentes genotipos, siendo MEL el genotipo que acumula la menor cantidad.



*Gráfica 11. Concentración de prolina acumulada plantas cultivo hidropónico. Acumulación de prolina (Pro) ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media \pm SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.*

4.2. Invernadero

4.2.1. Conductividad eléctrica del medio y contenido en agua de la plantas.

En el caso de la conductividad eléctrica se observaron diferencias significativas en las plantas control respecto a las tratadas con salinidad (Tabla 5) pero no se observaron diferencias significativas entre genotipos con un valor cercano a 1,4 dS/m en control y 6,7 dS/m en salinidad.

Tabla 5. Conductividad eléctrica invernadero.

		Invernadero	
		Control	250 mM
Electro conductividad (dS/m)	INS	1,29 \pm 0,41 A *	6,48 \pm 1,12 a
	HYB	1,52 \pm 0,45 A *	6,81 \pm 1,56 a
	MEL	1,57 \pm 0,39 A *	6,68 \pm 0,88 a

*Conductividad eléctrica del medio (EC) (dS/m) (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.*

En general, se observaron diferencias entre el contenido de agua en la raíz, que aumentó para los tres genotipos (Tabla 6). En cuanto a hoja, el porcentaje fue aproximadamente de 80% para los tres genotipos y se redujo ligeramente en salinidad. En cuanto al tallo, presentó un contenido medio en agua de 75% en condiciones control y de 70% para salinidad.

Tabla 6. Contenido de agua cultivo invernadero.

		Invernadero	
		Control	250 mM
Contenido agua hoja (%)	INS	80,71 ± 6,24 A	72,85 ± 10,19 a
	HYB	79,51 ± 2,54 A	73,91 ± 13,9 a
	MEL	80,49 ± 1,48 A *	72,68 ± 7,9 a
Contenido agua tallo (%)	INS	73,34 ± 2,86 A *	67,45 ± 2,86 a
	HYB	75,17 ± 8,62 A	69,57 ± 3,12 a
	MEL	77,39 ± 2,45 A	74,78 ± 1,63 b
Contenido agua raíz (%)	INS	69,15 ± 3,7 A *	77,77 ± 1,01 b
	HYB	73,54 ± 1,92 B *	76,43 ± 1,94 a
	MEL	77,55 ± 1,56 C *	80,52 ± 1,16 c

Contenido en agua parte aérea, tallo y raíz (CA) (%) (media ± SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

4.2.2. Patrones de crecimiento

En la mayoría de los casos, se encontraron diferencias significativas entre las plantas de control y las tratadas con salinidad, excepto en el peso fresco de la raíz (PFR) de INS y, por lo tanto, en el porcentaje de peso fresco de la raíz de INS (PFR%) (Tabla 7).

En el grupo de plantas tratadas con salinidad, INS redujo más el peso fresco del tallo, pero presentó el mayor porcentaje de peso fresco en la raíz. En cuanto a crecimiento del diámetro y la altura, el genotipo HYB destacó por su mayor crecimiento (Tabla 7).

Dentro del grupo de plantas de control, MEL mostró mayores pesos que INS y HYB.

Tabla 7. Patrones de crecimiento cultivo invernadero.

		Invernadero	
		Control	250 mM
N.º hojas	INS	-0,1 ± 1,1 A *	-2,8 ± 0,92 a
	HYB	0,5 ± 0,71 A *	-2,6 ± 0,97 a
	MEL	-0,3 ± 0,67 A *	-3,2 ± 0,63 a
Peso fresco hoja (g)	INS	8,99 ± 1,98 A *	1,53 ± 0,66 a
	HYB	13,54 ± 1,74 B *	1,92 ± 0,5 4 ab
	MEL	12,72 ± 1,74 B *	2,52 ± 1,1 b
% Peso fresco hoja	INS	100 ± 22,06 A *	17 ± 7,33 a
	HYB	100 ± 15,36 A *	14,19 ± 3,99 a
	MEL	100 ± 13,86 A *	20,14 ± 8,79 a
Peso fresco tallo (g)	INS	3,13 ± 0,53 A *	0,82 ± 0,21 a
	HYB	3,59 ± 0,51 AB *	1,28 ± 0,21 b
	MEL	3,94 ± 0,62 B *	1,28 ± 0,25 b
% Peso fresco tallo	INS	100 ± 16,93 A *	26,26 ± 6,65 a
	HYB	100 ± 14,14 A *	35,75 ± 5,97 b
	MEL	100 ± 15,99 A *	32,43 ± 6,41 b
Peso fresco raíz (g)	INS	2,8 ± 0,52 A	2,51 ± 0,75 a
	HYB	5,9 ± 0,89 B *	3,48 ± 0,51 b
	MEL	7,45 ± 1,32 C *	4,57 ± 1,12 c

	INS	100 ± 18,38 A	89,67 ± 26,74 a
	HYB	100 ± 15,12 A *	59,01 ± 8,67 b
% Peso fresco raíz	MEL	100 ± 17,68 A *	61,42 ± 14,99 b
Crecimiento altura (cm)	INS	9,23 ± 2,05 A *	-0,75 ± 1,69 a
	HYB	7,6 ± 2,27 A *	1,05 ± 1,99 b
	MEL	8,25 ± 2,28 A *	0 ± 0,71 ab
Crecimiento diámetro (mm)	INS	1,6 ± 0,33 A *	-0,58 ± 0,36 a
	HYB	1,44 ± 0,3 A *	0,9 ± 0,36 c
	MEL	1,44 ± 0,43 A *	0,21 ± 0,14 b
Crecimiento raíz (cm)	INS	24,16 ± 5,07 A *	14,82 ± 2,98 a
	HYB	19,72 ± 3,67 A *	15,65 ± 1,88 a
	MEL	21,57 ± 3,19 A *	15,28 ± 2,72 a

*Valores crecimiento plantas; N^o hojas, crecimiento altura y crecimiento diámetro son referidos como el valor Tiempo final (TF) menos valor tiempo inicial (T0); % Peso fresco referido al 100% el valor medio del control del mismo genotipo; (media ± SD; n=10) de Solanum melongena (MEL), Solanum insanum (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' (p < 0.05), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.*

4.2.3. Superficie foliar

Se evidenció una disminución de la superficie foliar en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas control (Ilustración 14).

No se observaron diferencias en la superficie foliar entre los distintos genotipos en condiciones de salinidad, aunque en el grupo de plantas control, los genotipos HYB y MEL presentaron la mayor superficie foliar (Gráfica 12).

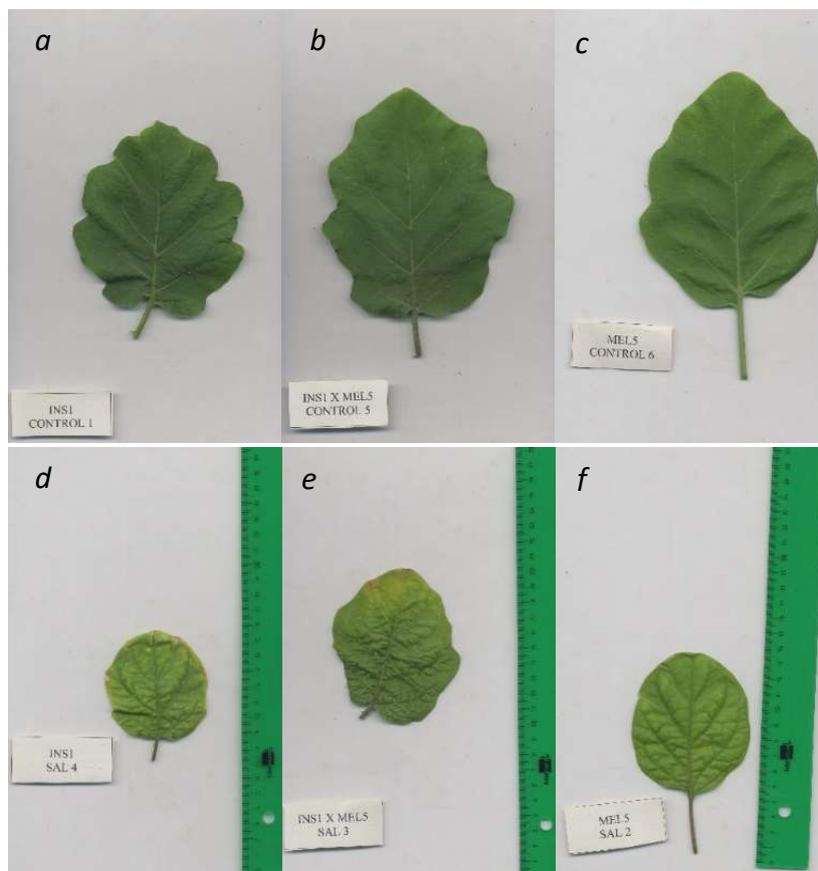
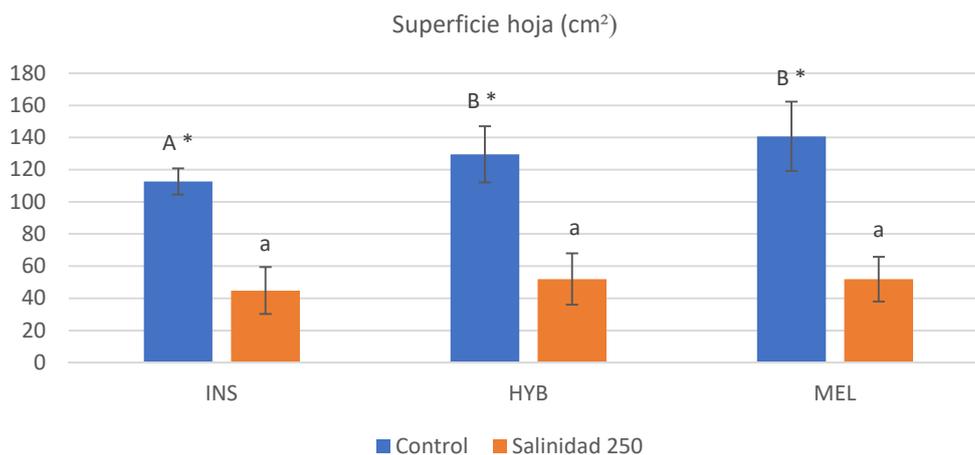


Ilustración 14. Escaneado de hojas, cultivo invernadero. A) *S. insanum* control b) *S. insanum* x *S. melongena* control c) *S. melongena* control d) *S. insanum* sal e) *S. insanum* x *S. melongena* sal f) *S. melongena* sal



Gráfica 12. Superficie foliar cultivo invernadero.

Superficie foliar (SF) (cm²) (media ± SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

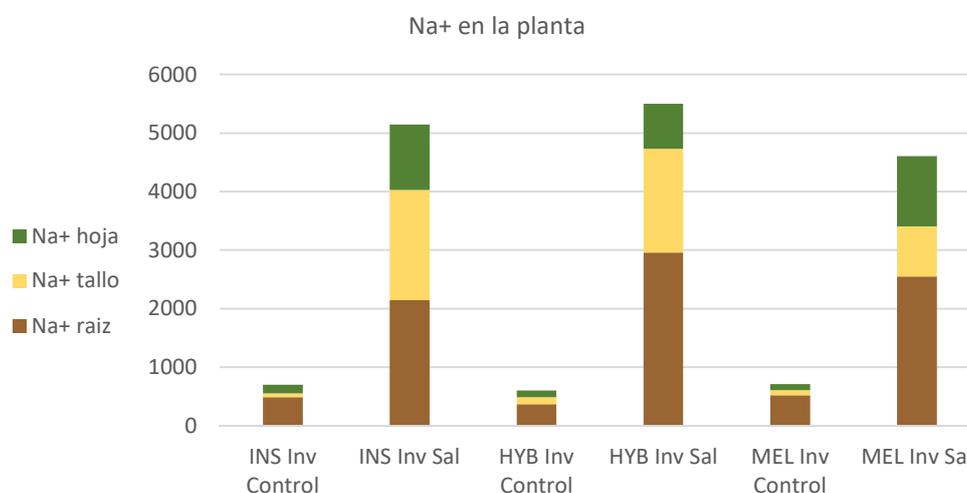
4.2.4. Contenido iónico

Na⁺

En relación con el contenido iónico de sodio (Na⁺), se observó un incremento significativo en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas control (Gráfica 13). Se destacó una mayor acumulación de Na⁺ en la zona radicular en ambas condiciones.

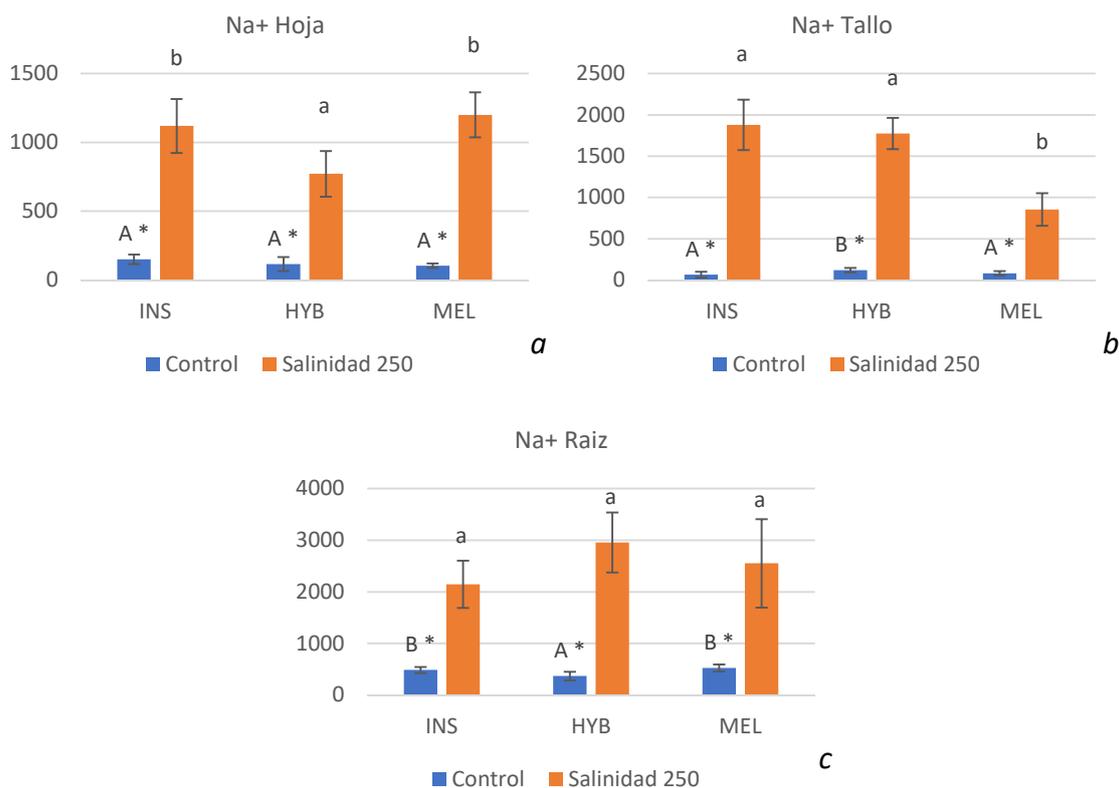
El genotipo HYB presentó menor acumulación de Na⁺ en las hojas en condiciones salinas (Gráfica 14). En el tallo, con los genotipos INS e HYB acumularon una mayor cantidad de Na⁺. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos en raíces.

Por otro lado, en el grupo de las plantas control no se encontraron diferencias significativas en la acumulación de Na⁺ en la hoja ni en las raíces. No obstante, sí que se observaron diferencias significativas en la acumulación de Na⁺ en el tallo donde el genotipo MEL acumuló una menor cantidad.



Gráfica 13. Acumulación y distribución Na⁺ en la planta en cultivo invernadero (Inv).

Distribución Na⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



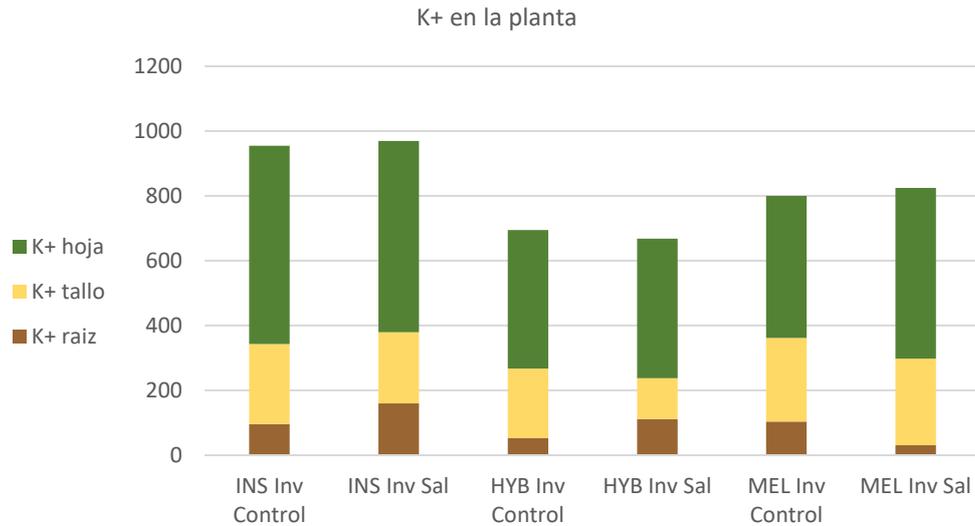
Gráfica 14. Concentración Na⁺ en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular. Concentración Na⁺ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media ± SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' (p < 0.05), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

K⁺

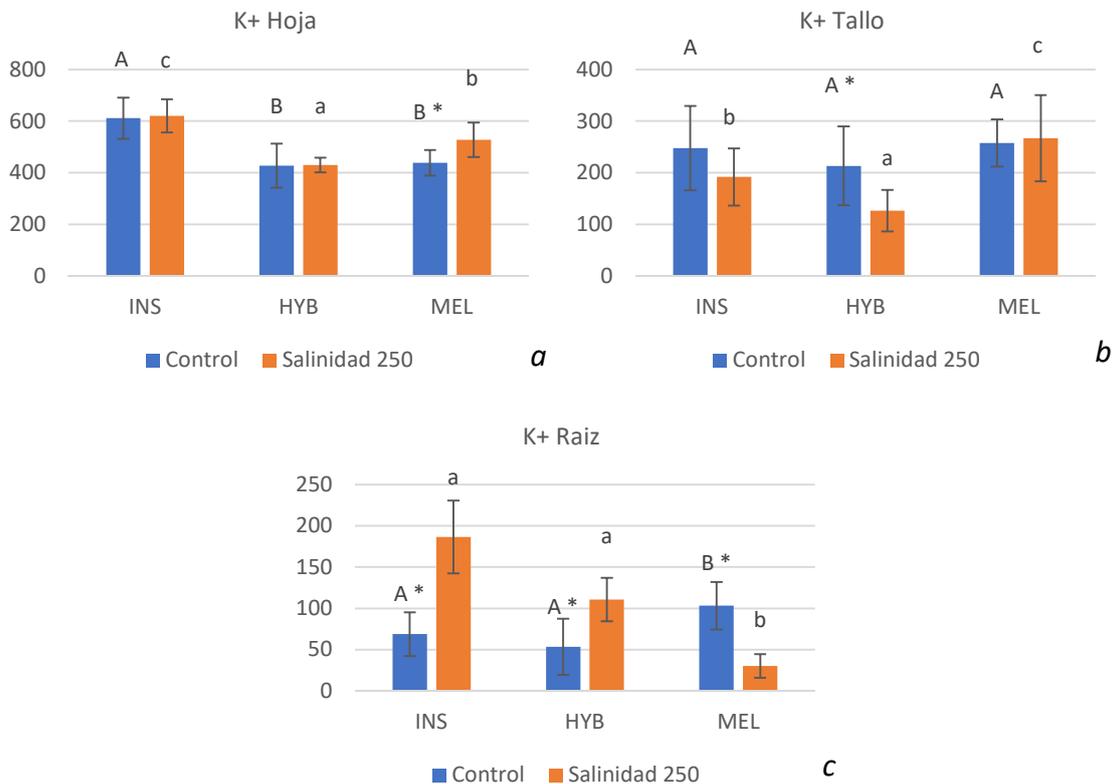
En relación con el ion potasio (K⁺), se observa una mayor acumulación en las hojas (Gráfica 15).

En el grupo de plantas tratadas con salinidad, se observaron diferencias significativas en la acumulación de K⁺ entre los genotipos en las hojas, el tallo y la raíz (Gráfica 16). En particular, los genotipos INS y MEL acumularon una mayor cantidad de K⁺ en hojas y tallo en comparación con el genotipo HYB. Además, en el tallo, el genotipo MEL fue el que mostró la mayor acumulación de K⁺ y el que presentó la menor acumulación en raíz.

En el grupo de plantas control, también se observaron diferencias en la acumulación de K⁺ entre los genotipos. En la hoja, el genotipo INS mostró una mayor acumulación basal de K⁺, y en raíz, el genotipo MEL fue el que presentó la mayor acumulación basal.



Gráfica 15. Acumulación y distribución K^+ en la planta en cultivo invernadero (Inv). Distribución K^+ en planta ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



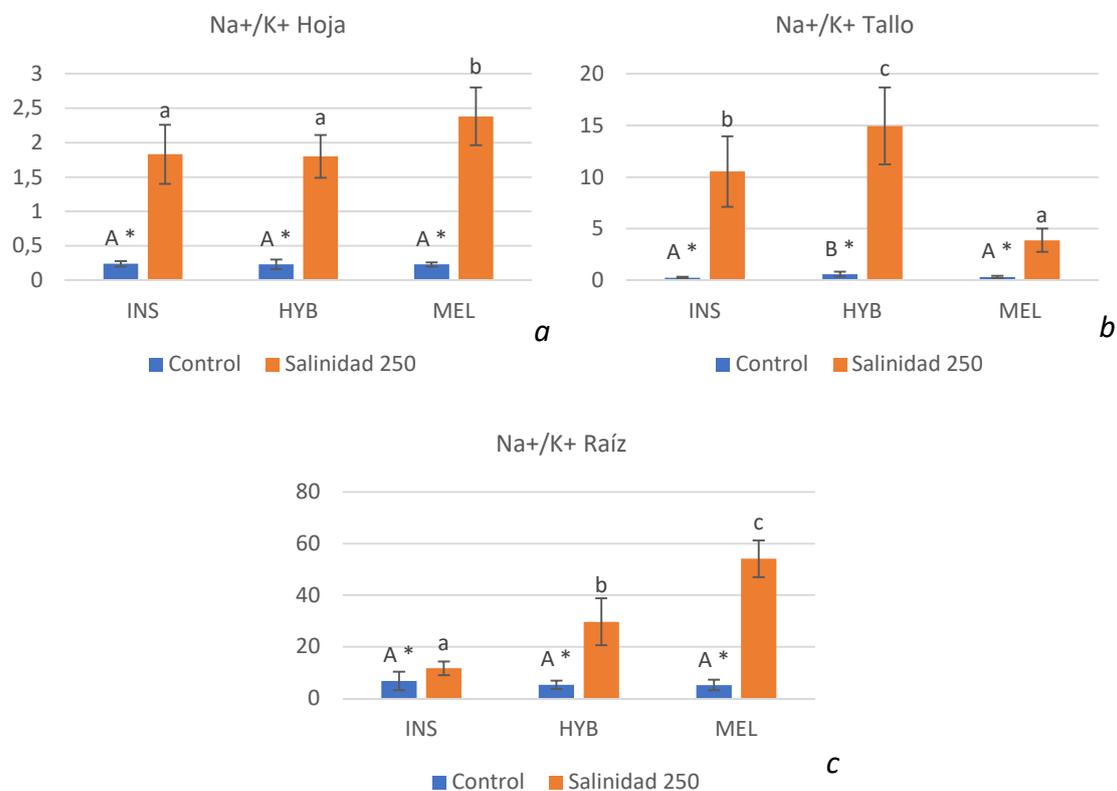
Gráfica 16. Concentración K^+ en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular. Concentración K^+ en planta ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Na⁺/K⁺

En cuanto a los ratios Na^+/K^+ podemos observar un aumento significativo en todos los casos de las plantas control frente a las tratadas con salinidad (Gráfica 17), destacando el ratio en raíz por su elevado valor sobre todo en el caso de MEL (Gráfica 17c).

En el caso de las plantas tratadas con salinidad podemos observar que tanto en el caso del ratio en la hoja como en el de la raíz fue MEL el que mayor valor mostró. En el caso del ratio Na^+/K^+ en tallo el que mayor valor mostró fue HYB.

En las plantas control únicamente se encontraron diferencias significativas en Na^+/K^+ en tallo donde HYB fue el que presentó un mayor valor.



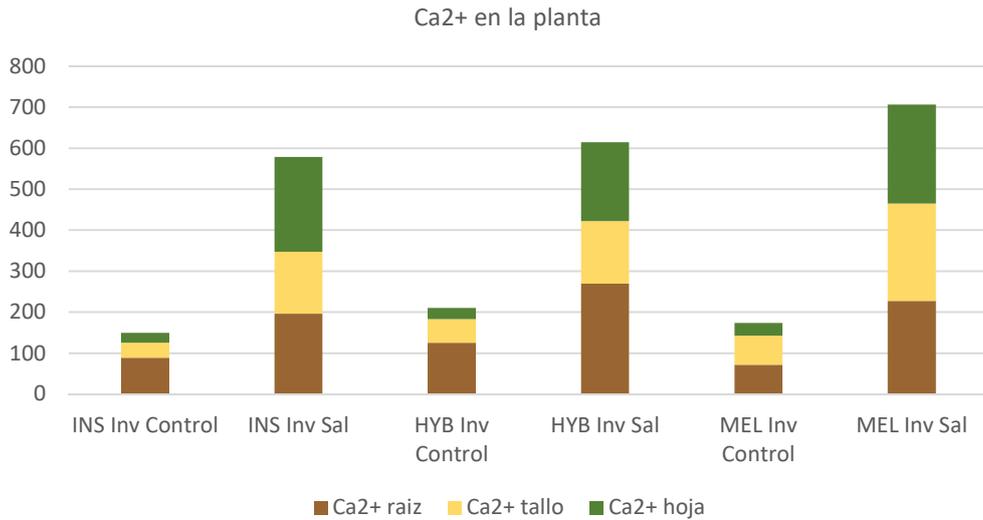
Gráfica 17. Ratio Na^+/K^+ plantas invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular Ratio Na^+/K^+ en planta (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Ca^{2+}

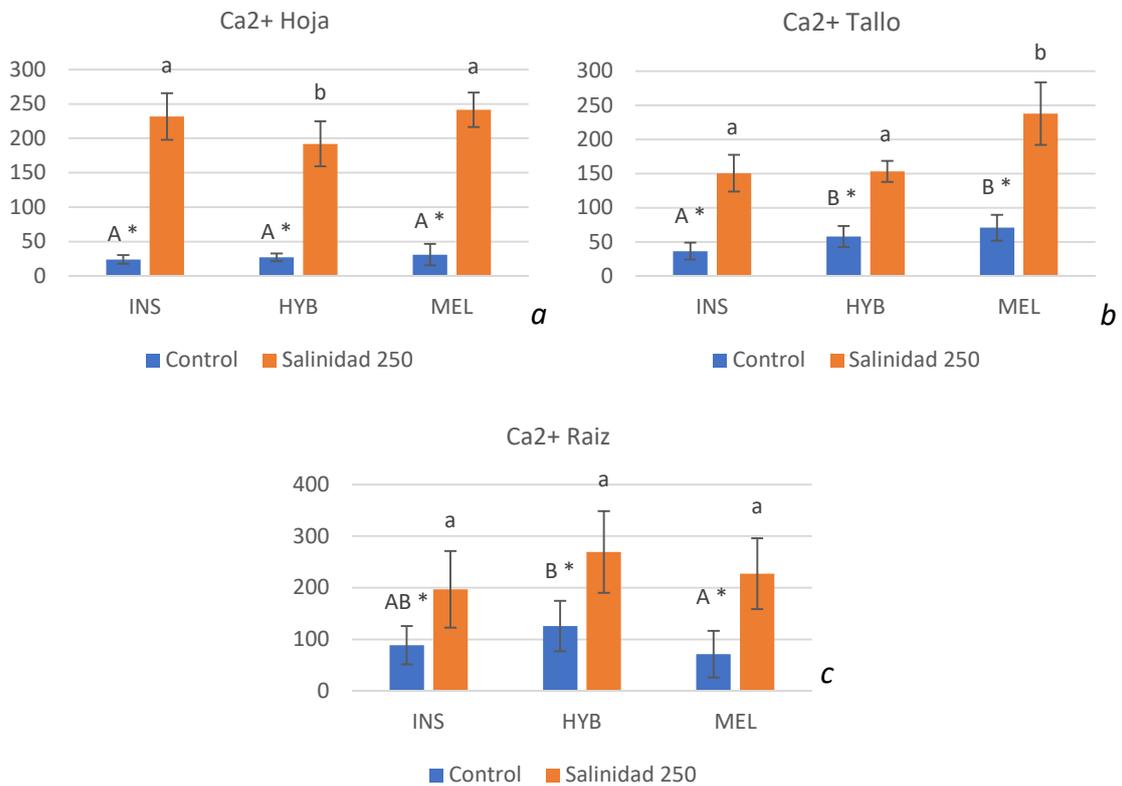
Se observó un incremento significativo en la acumulación del ion calcio (Ca^{2+}) en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas control (Gráfica 18).

En el grupo de plantas tratadas con salinidad, se encontraron diferencias significativas entre los diferentes genotipos en la acumulación de Ca^{2+} en la hoja siendo HYB el que presentó la menor cantidad de Ca^{2+} , mientras que, en el tallo, el genotipo MEL fue el que mostró la mayor acumulación de Ca^{2+} (Gráfica 19).

En las plantas control, también se observaron diferencias significativas en la acumulación de Ca^{2+} en el tallo, donde el genotipo INS acumuló la menor cantidad, y en la raíz, donde el genotipo HYB presentó una mayor acumulación de Ca^{2+} .



Gráfica 18. Acumulación y distribución Ca^{2+} en la planta en cultivo invernadero (Inv). Distribución Ca^{2+} en planta ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



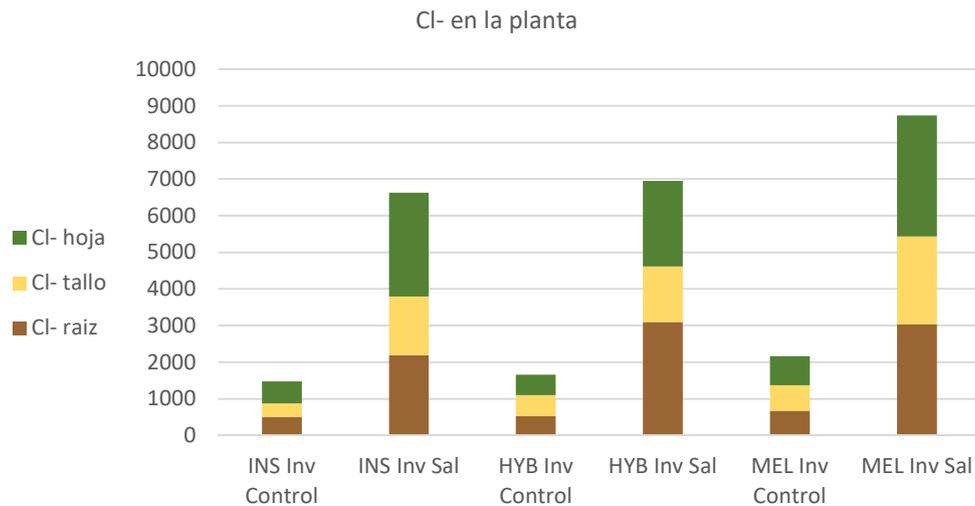
Gráfica 19. Concentración Ca^{2+} en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular. Concentración Ca^{2+} en planta ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

Cl⁻

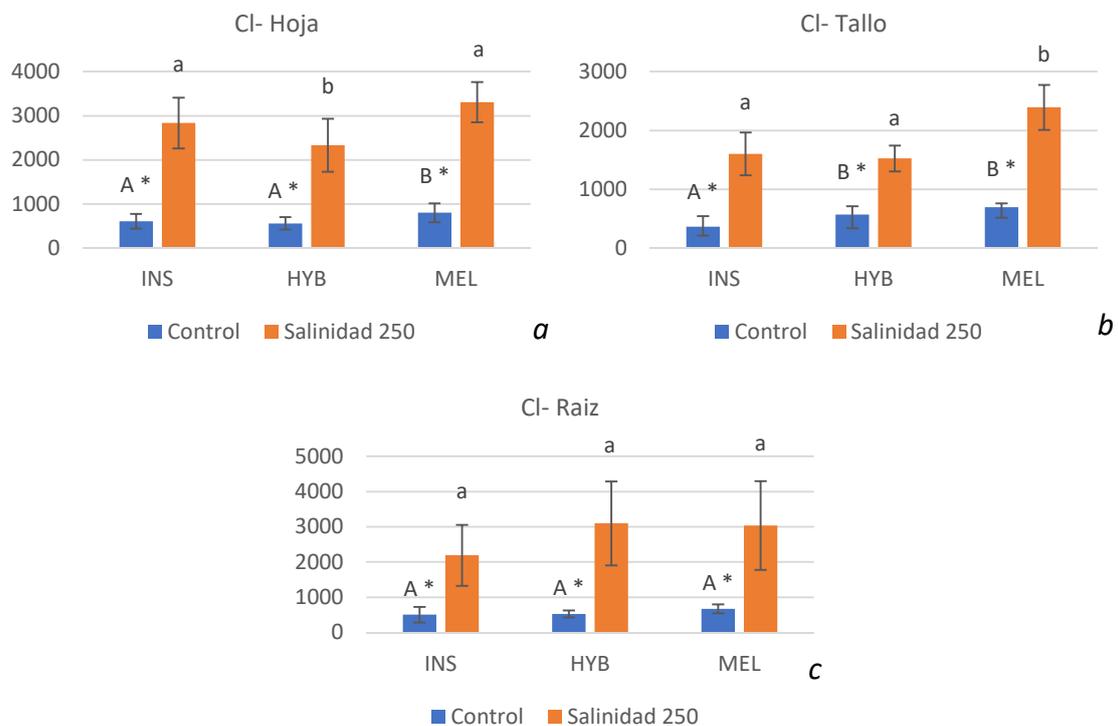
En relación con el ion cloro (Cl^-), se observó un aumento significativo en la acumulación de este ion en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas control (Gráfica 20).

En el grupo de plantas tratadas con salinidad, se encontraron diferencias significativas entre los diferentes genotipos en la acumulación de Cl⁻ en las hojas siendo el HYB el que presentó la menor cantidad de Cl⁻ (Gráfica 21a), en el tallo, los genotipos INS e HYB mostraron la menor acumulación de Cl⁻ (Gráfica 21b).

En el grupo de plantas control, también se observaron diferencias significativas entre los genotipos en la acumulación de Cl⁻ en las hojas siendo INS e HYB los que presentaron la menor acumulación mientras que, en el tallo, el genotipo INS mostró la menor acumulación de Cl⁻ (Gráfica 19a, 19b). Las raíces no presentaron diferencias significativas entre los genotipos en condiciones control o en condiciones de estrés salino.



Gráfica 20. Acumulación y distribución Cl⁻ en la planta en cultivo invernadero. Distribución Cl⁻ en planta (μmol g⁻¹ peso seco) (media; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insaanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad).



Gráfica 21. Concentración Cl⁻ en cultivo invernadero a) en las hojas b) en el tallo c) en la zona radicular.

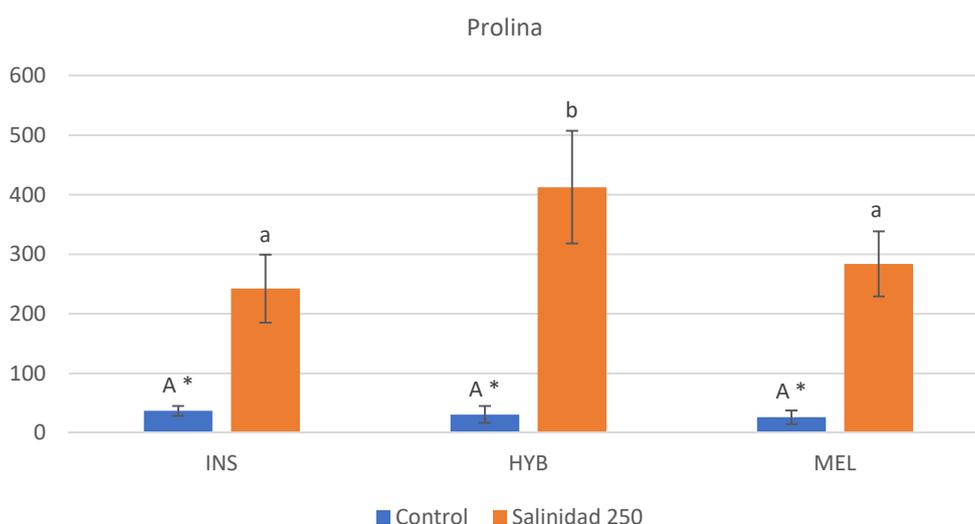
Concentración Cl⁻ en planta ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

4.2.5. Prolina

En relación con la acumulación de prolina, se observó un aumento significativamente elevado en la acumulación de este osmoprotector en las plantas sometidas al tratamiento de salinidad en comparación con las plantas control (Gráfica 22). Específicamente, la acumulación de prolina fue aproximadamente 11 veces mayor en el genotipo MEL, 6,5 veces en el genotipo INS y 13 veces en el genotipo HYB, en comparación con sus respectivos controles.

En el grupo de plantas tratadas con salinidad, se observó que el genotipo HYB acumuló significativamente una mayor cantidad de prolina en comparación con sus parentales INS y MEL.

Por otro lado, en el grupo de plantas control, no se encontraron diferencias significativas en la acumulación de prolina entre los diferentes genotipos.



*Gráfica 22. Concentración de prolina acumulada plantas cultivo invernadero. Acumulación de prolina (Pro) ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco) (media \pm SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.*

4.2.6. Comportamiento estomático

Se observó un cierre estomático a 7 y a 21 días en MEL y HYB mientras que INS no modifico comportamiento estomático (Tabla 8). En cuanto al número de estomas (NE), el único genotipo que parece mostrar diferencias entre el control y el tratamiento es INS, presentando un aumento en el número de estomas debido al tratamiento (Tabla 8).

Los tres genotipos presentan diferencias únicas tanto en condiciones control, MEL presentó mayor apertura estomática a 7 días que INS y mayor que INS y HYB a 21 días, HYB presentó un mayor NE (Ilustración 15); como en condiciones de salinidad, donde HYB presentó mayor apertura a 7 días y mayor NE.

Tabla 8. Comportamiento estomático cultivo invernadero.

		Invernadero	
		Control	250 mM
Oclusión estomática 7 días	INS	6,17 ± 1,8 B	7,52 ± 0,4 c
	HYB	4,4 ± 0,04 A*	5,77 ± 0,2 b
	MEL	4,25 ± 0,6 A*	9,54 ± 1,8 a
Oclusión estomática 21 días	INS	5,59 ± 0,8 B	5,79 ± 0,9 b
	HYB	4,54 ± 0,6 B *	9,6 ± 2,01 a
	MEL	2,9 ± 0,2 A *	8,08 ± 1,3 a
Nº estomas	INS	9 ± 1,88 A *	13,9 ± 1,66 c
	HYB	18,2 ± 2,48 B	16,3 ± 1,89 b
	MEL	10,5 ± 1,69 A	10,8 ± 1,62 a

Comportamiento estomático; N° estomas y oclusión estomática (OE) a 7 y 21 días medido a partir de dos plantas por genotipo, 10 imágenes por planta; (media ± SD; n=20) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

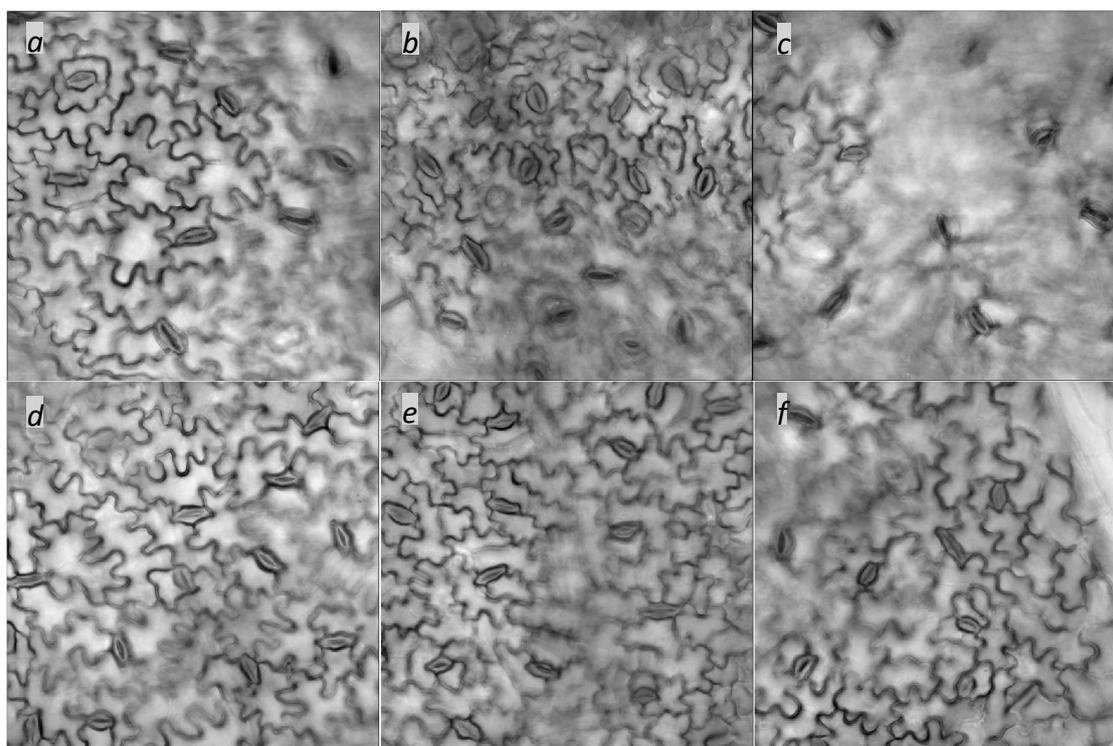


Ilustración 15. Imágenes microscopio confocal, cultivo invernadero. a) *S. insanum* control b) *S. insanum* x *S. melongena* control c) *S. melongena* control d) *S. insanum* sal e) *S. insanum* x *S. melongena* sal f) *S. melongena* sal

4.2.7. Tricomas

En cuanto al recuento de tricomas, se identificó que el genotipo HYB fue el único que mostró una disminución debido al tratamiento salino (Tabla 9).

HYB presentó la mayor cantidad de tricomas que INS y MEL en ambas condiciones estudiadas (Ilustración 16).

Tabla 9. Número de tricomas cultivo invernadero.

		Invernadero	
		Control	250 mM
N.º tricomas	INS	7,29 ± 1,6 A	7,86 ± 2,12 a
	HYB	17,6 ± 2,97 C *	14,5 ± 1,93 c
	MEL	11,5 ± 3,02 B	10 ± 1,73 b

Numero de tricomas; medido a partir de dos plantas por genotipo, 10 imágenes por planta; (media ± SD; n=20) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con letras dentro de los tratamientos, mayúsculas entre los controles y minúsculas entre los tratamientos de sal y con * dentro de genotipo entre control y sal.

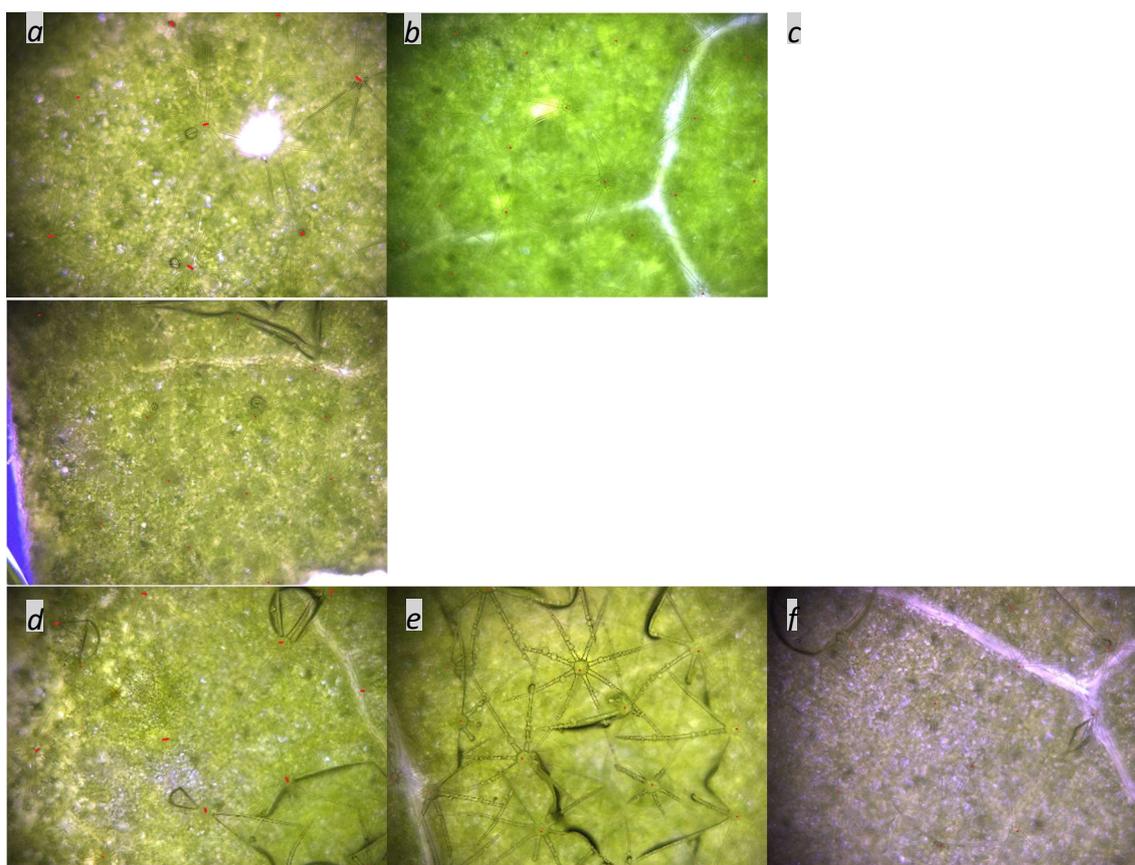


Ilustración 16. Imágenes tricomas, cultivo invernadero. a) *S. insanum* control b) *S. insanum* x *S. melongena* control c) *S. melongena* control d) *S. insanum* sal e) *S. insanum* x *S. melongena* sal f) *S. melongena* sal

4.3. Hidropónico vs invernadero

En la comparación entre las plantas crecidas en hidropónico y las crecidas en invernadero podemos observar diferencias significativas (Tabla 10) principalmente en los contenidos de agua en hoja para condiciones control y en hoja y raíz en condiciones de salinidad, siendo mayor en el cultivo en hidropónico; en la acumulación de prolina en condiciones control siendo menor en hidropónico; y en la acumulación de iones en Na^+ y K^+ , siendo menor la acumulación en las plantas crecidas en invernadero; por el contrario en los iones Ca^{2+} y Cl^- se observa una mayor acumulación en las plantas en condiciones de invernadero.

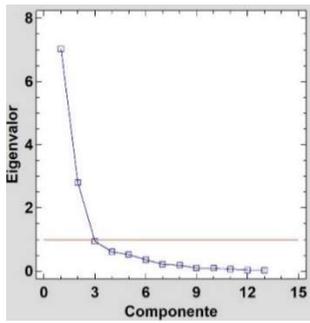
Tabla 10. Parámetros con diferencias significativas entre hidropónico e invernadero.

		Hidropónico				Invernadero	
		Control	250 mM	Dif S	Dif C	Control	250 mM
Contenido agua hoja (%)	INS	89,58 ± 1,11	71,17 ± 9,4		*	80,71 ± 6,24	72,85 ± 10,19
	HYB	90,85 ± 0,38	80,74 ± 9,71		*	79,51 ± 2,54	73,91 ± 13,9
	MEL	90,91 ± 0,66	76,65 ± 8,65		*	80,49 ± 1,48	72,68 ± 7,9
Contenido agua raíz (%)	INS	89,81 ± 3,8	88,61 ± 2,16	*	*	69,15 ± 3,7	77,77 ± 1,01
	HYB	92,72 ± 0,68	89,57 ± 3,79	*	*	73,54 ± 1,92	76,43 ± 1,94
	MEL	93,16 ± 0,85	84,43 ± 18,87	*	*	77,55 ± 1,56	80,52 ± 1,16
Prolina (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	7,48 ± 3,1	290,64 ± 60,44		*	36,97 ± 8,32	242,34 ± 57,01
	HYB	5,92 ± 0,9	409,97 ± 87,18		*	30,96 ± 14,2	412,83 ± 94,51
	MEL	2,02 ± 0,4	278,33 ± 31,64		*	26,24 ± 11,53	283,88 ± 54,8
K+ hoja (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	1127,02 ± 141,84	780,26 ± 141,83	*	*	611,33 ± 80,01	620,36 ± 63,76
	HYB	1360,87 ± 412,86	616,54 ± 94,76	*	*	427,74 ± 85,39	430,28 ± 28,39
	MEL	1421,64 ± 319,29	850,1 ± 196,34	*	*	438,97 ± 49,56	527,49 ± 67
Na+ hoja (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	653,51 ± 131,78	4321,56 ± 636,07	*	*	150,51 ± 34,62	1119,58 ± 196,37
	HYB	668,76 ± 106,54	4200,81 ± 931,3	*	*	114,96 ± 50,96	771,54 ± 166,12
	MEL	860,03 ± 210,01	4762,89 ± 508,97	*	*	103,95 ± 16,88	1199,76 ± 163,8
Ca2+ hoja (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	39,21 ± 6,98	307,35 ± 32,84	*	*	24,06 ± 6,18	231,68 ± 33,92
	HYB	36,8 ± 4,44	309,43 ± 53,69	*	*	27,06 ± 5,46	192,01 ± 32,65
	MEL	25,92 ± 3,94	308,93 ± 19,49	*	*	31,06 ± 15,71	241,29 ± 25,09
Cl- hoja (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	498,92 ± 266,4	4448,18 ± 594,1	*	*	605,42 ± 167,39	2836,44 ± 575,9
	HYB	320,965 ± 95,445	3317,42 ± 826,83	*	*	558,93 ± 138,75	2329,78 ± 600,79
	MEL	398,23 ± 264,22	3692,63 ± 741,47		*	799,4 ± 213,3	3309,75 ± 457,6
K+ raíz (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	1413,78 ± 160,23	494,86 ± 108,44	*	*	68,89 ± 26,38	186,39 ± 44,06
	HYB	1161,72 ± 147,08	345,366 ± 163,761	*	*	53,45 ± 33,93	110,83 ± 26,37
	MEL	1433,03 ± 224,51	509,8 ± 180,52	*	*	103,23 ± 28,69	30,25 ± 14,33
Na+ raíz (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	779,12 ± 148,66	2038,36 ± 668,18		*	485,47 ± 59,4	2148,19 ± 457,68
	HYB	587,09 ± 115,32	1836,53 ± 344,97	*	*	368,01 ± 83,57	2956,62 ± 579,28
	MEL	790,27 ± 166,64	2924,53 ± 656,92		*	523,32 ± 67,41	2552,12 ± 857,49
Ca2+ raíz (μmol g ⁻¹ peso seco)	INS	53,31 ± 15,81	236 ± 71,47		*	88,88 ± 37,03	196,75 ± 74,25
	HYB	38,01 ± 5,21	225,16 ± 34,26		*	125,67 ± 48,88	269,19 ± 79,13
	MEL	38,9 ± 5,42	282,38 ± 47,39		*	71,61 ± 45,17	227,36 ± 68,7

Parámetros con diferencias significativas entre hidropónico e invernadero; hidropónico (media ± SD; n=8) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad); invernadero (media ± SD; n=10) de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0.05$), estas diferencias están marcadas con * dentro de genotipo entre control y sal de cada uno de los tipos de cultivo.

Teniendo en cuenta los marcadores comparables añadidos en el estudio, se realizó un Análisis de los Componentes Principales (PCA).

Este mostró que, mediante dos componentes principales, se explica el 75% de la varianza poblacional estimada entre las diferentes condiciones (Ilustración 17). También se puede observar que prácticamente el 55% de la variación es explicada por la componente 1 y que la componente 2 explica un 22%.



Componente	Eigenvalor	Porcentaje de Varianza	Porcentaje Acumulado
1	7,03234	54,095	54,095
2	2,79651	21,512	75,607
3	0,947924	7,292	82,898
4	0,61098	4,700	87,598
5	0,523484	4,027	91,625
6	0,36037	2,772	94,397
7	0,218584	1,681	96,078
8	0,192668	1,482	97,560
9	0,102771	0,791	98,351
10	0,0951996	0,732	99,083
11	0,0606852	0,467	99,550
12	0,0329374	0,253	99,803
13	0,0255463	0,197	100,000

Ilustración 17. Gráfico de sedimentación PCA y tabla análisis de las componentes principales.

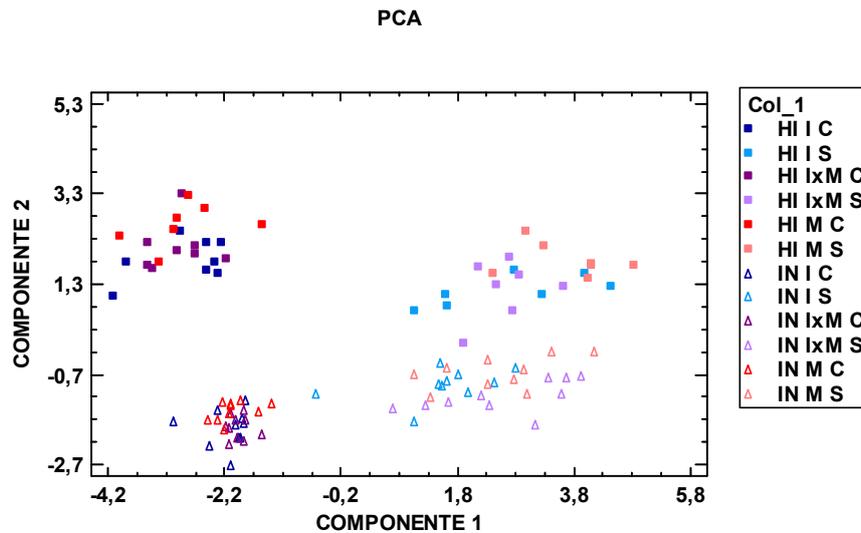
En la tabla 11 se muestran los pesos de cada parámetro en cada una de las componentes en la cual se observa que la componente dos, está principalmente influenciada por los contenidos de agua, el contenido en K⁺; tanto en hoja como en raíz; y Na⁺ hoja.

Tabla 11. Composición de las componentes.

	Componente 1	Componente 2
Contenido agua hojas	-0,210229	0,236477
Contenido agua raíz	0,0179916	0,563183
Prolina	0,274088	-0,0409527
K+ hoja	-0,133139	0,482503
Na+ hoja	0,256248	0,302444
Ca2+ hoja	0,349426	0,109817
Cl- hoja	0,345298	0,0726655
K+ raíz	-0,16088	0,502336
Na+ raíz	0,331116	0,047276
Ca2+ raíz	0,3468	-0,0542648
Cl- raíz	0,334434	0,040103
peso fresco hojas (%)	-0,332433	-0,00334017
peso fresco raíz (%)	-0,278369	-0,156411

Composición de los componentes del PCA; realizado mediante el programa Statgraphics Centurion v.XVII a partir de los datos bioquímicos de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones de hidropónico (control y salinidad) e invernadero (control y Salinidad)

Se puede observar grupos diferenciados debidos al tratamiento de salinidad. Además, el cultivo en invernadero presenta diferencias con el cultivo hidropónico en las condiciones estudiadas, pudiendo observarse cuatro agrupaciones (Gráfica 23) perfectamente diferenciables.



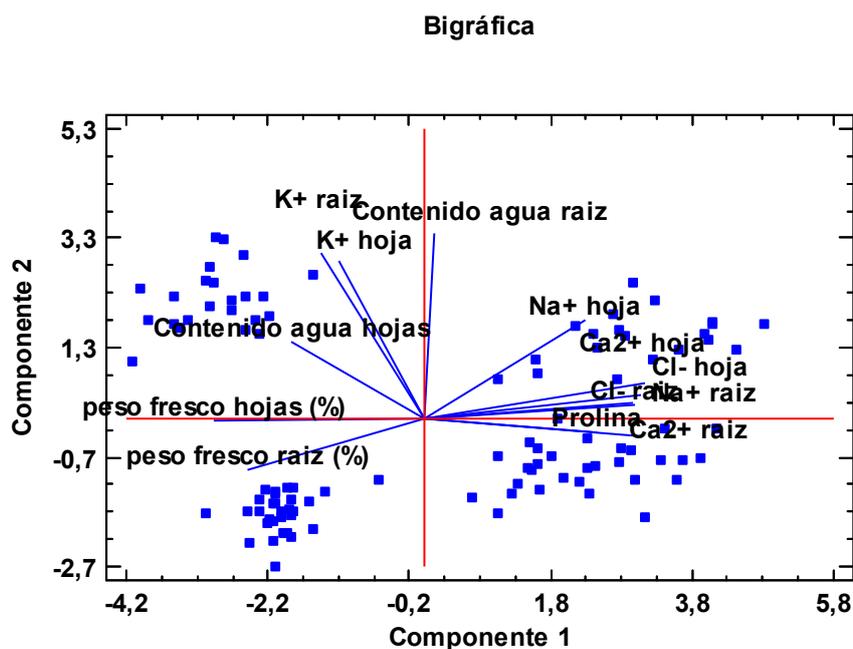
Gráfica 23. PCA Hidropónico e Invernadero.

Análisis Componentes Principales (PCA); realizado mediante el programa Statgraphics Centurion v.XVII a partir de los datos bioquímicos de *Solanum melongena* (MEL), *Solanum insanum* (INS) y su híbrido interespecífico (HYB) en las diferentes condiciones de hidropónico (control y salinidad) e invernadero (control y Salinidad). En cuadrado relleno encontramos los individuos de cultivo en hidropónico, en triangulo vacío encontramos los individuos de cultivo en invernadero; dentro de estas dos categorías encontramos los colores azules para señalar INS; siendo azul oscuro control y claro sal; los colores morados para señalar

HYB (IxM); siendo morado oscuro para control y claro para sal; y los colores rojos para señalar MEL; siendo rojo oscuro control y claro sal.

En la bigráfica de los componentes principales del PCA se pudo observar que los principales marcadores que afectan a la separación entre el cultivo hidropónico y el cultivo en invernadero son el contenido en agua de la raíz y las hojas, el contenido en K^+ en hoja y raíz y el contenido Na^+ en hoja (Gráfica 24).

Los principales marcadores que afectan a la separación entre salinidad y control son la prolina, los porcentajes de pesos frescos, el contenido en agua de las hojas y los iones, principalmente Na^+ , Ca^{2+} y Cl^- .



Gráfica 24. Bigráfica componentes principales.

4.4. Comportamiento del híbrido respecto a los parentales

En hidropónico, en condiciones de salinidad el híbrido se mostró superior al parental medio para la LR (Tabla 12). Además, se observaron diferencias en algunos de los parámetros bioquímicos como Pro, K^+ hoja, Cl^- hoja y en Na^+ raíz, observándose una mayor acumulación de prolina y una menor acumulación de los iones en el híbrido.

En condición control se observaron diferencias en los principales factores del crecimiento: NH, AP, DT y LR, siendo inferior el híbrido en todos los parámetros excepto en DT. También se observaron diferencias en la acumulación de K^+ y Na^+ en la raíz, acumulando una menor cantidad el híbrido respecto al parental medio.

En el estudio del cultivo en invernadero, híbrido presentó un crecimiento superior en comparación con el parental medio en condiciones salinas, concretamente para los parámetros PFT, AP y DT. Además, se observó menor contenido de agua en las raíces. En cuanto a los parámetros bioquímicos, se registró una mayor acumulación de Pro en el híbrido en comparación con el parental medio. Por otro lado, se detectó una menor acumulación de K^+ , Na^+ , Ca^{2+} y Cl^- en las hojas, y de K^+ y Ca^{2+} en el tallo del híbrido.

En condición control se observó un mayor PFA y NH en el híbrido. Observando la acumulación iónica, el híbrido mostró mayor acumulación para Cl^- en hoja, Na^+ en tallo,

Na⁺ y Ca²⁺ en raíz. Por otro lado, se observó un mayor NE y NT respecto al parental medio.

Tabla 12. Análisis comparación Híbrido (F1) y Parental Medio (PM)

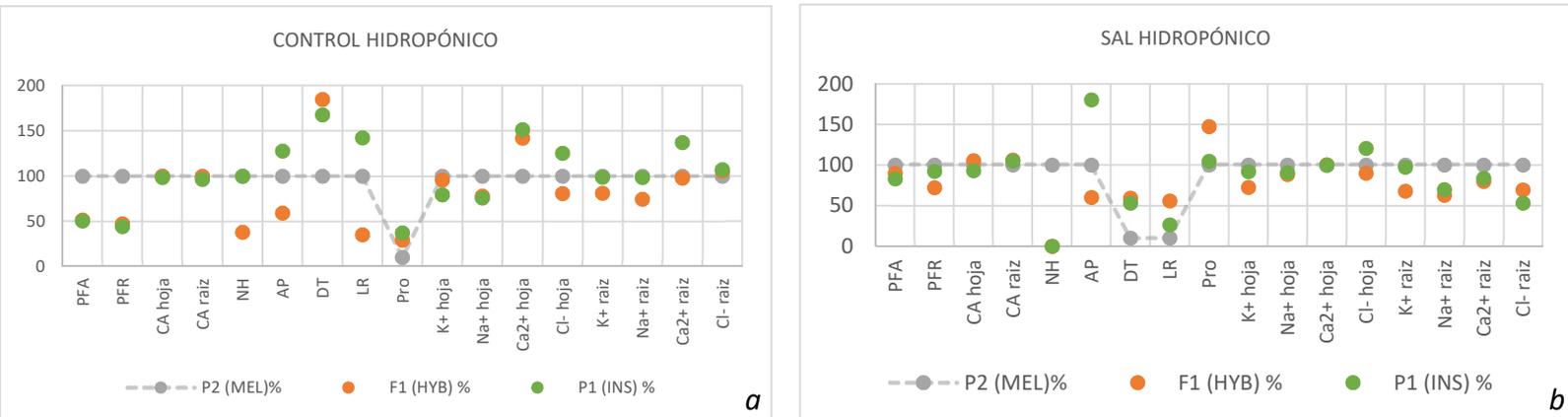
		Hidropónico					Invernadero					
		F1	Pm	Ratio	Pr	Heterosis	F1	Pm	Ratio	Pr	Heterosis	
PFA (g)	C	2,57	3,77	0,68	-0,97	-0,32	13,54	10,86	1,25	*	1,44	0,25
	S	0,89	0,91	0,98	-0,18	-0,02	1,92	2,03	0,95	-0,21	-0,05	
PFT (g)	C						3,59	3,54	1,02		0,14	0,02
	S						1,28	1,05	1,22	*	1,00	0,22
PFR (g)	C	0,73	1,11	0,66	-0,88	-0,34	5,9	5,13	1,15		0,33	0,15
	S	0,28	0,38	0,75	-6,33	-0,25	3,48	3,54	0,98	-0,06	-0,02	
CA Hoja (%)	C	90,85	90,25	1,01	0,91	0,01	79,51	80,6	0,99		-9,91	-0,01
	S	80,74	73,91	1,09	2,49	0,09	73,91	72,77	1,02		13,47	0,02
Ca tallo (%)	C						75,17	75,37	1		-0,10	0,00
	S						69,57	71,12	0,98		-0,42	-0,02
CA raíz (%)	C	92,72	91,49	1,01	0,74	0,01	73,54	73,35	1		0,05	0,00
	S	89,57	86,52	1,04	1,46	0,04	76,43	79,15	0,97	*	-1,97	-0,03
CA tierra (%)	C						57,86	64,2	0,9	*	-7,68	-0,10
	S						72,72	73,62	0,99		-0,83	-0,01
NH	C	0,38	1,05	0,36	*	-13,40	0,81	0,11	7,36	*	7,00	6,36
	S	0,01	0,07	0,15		-0,85	0,61	0,21	2,90		2,00	1,90
AP (cm)	C	0,77	1,48	0,52	*	-3,94	7,6	8,74	0,87		-2,33	-0,13
	S	0,18	0,42	0,43		-2,00	1,81	0,39	4,64	*	3,74	3,64
DT (mm)	C	1,2	0,87	1,38	*	1,50	1,44	1,52	0,95		-1,00	-0,05
	S	0,59	0,32	1,87		1,28	1,49	0,405	3,68	*	2,75	2,68
LR (cm)	C	1,19	3,78	0,31	*	-3,62	19,72	22,865	0,86		-2,43	-0,14
	S	1,06	0,35	3,07	*	4,61	15,65	15,05	1,04		2,61	0,04
SF (cm ²)	C						129,57	126,68	1,02		0,21	0,02
	S						51,95	48,35	1,07		1,02	0,07
Pro _u	C	5,92	4,75	1,25		0,43	30,96	31,61	0,98		-0,12	-0,02
	S	409,97	284,49	1,44	*	20,39	412,83	263,11	1,57	*	7,21	0,57
K ⁺ hoja _u	C	1360,87	1274,33	1,07		0,59	451,5	527,02	0,85		-0,93	-0,15
	S	616,54	815,18	0,76	*	-5,69	448,82	574,15	0,78	*	-7,70	-0,22
Na ⁺ hoja _u	C	668,76	756,77	0,88		-0,85	116,16	125,49	0,93		-0,40	-0,07
	S	4200,81	4542,23	0,92		-1,55	867,21	1134,97	0,76	*	-4,16	-0,24
Ca ²⁺ hoja _u	C	36,8	32,57	1,13		0,64	27,06	27,56	0,98		-0,14	-0,02
	S	309,43	308,14	1		1,63	192,01	236,49	0,81	*	-9,26	-0,19
Cl ⁻ hoja _u	C	320,97	448,58	0,72		-2,53	558,93	702,41	0,8	*	-1,48	-0,20
	S	3317,42	4070,41	0,82	*	-1,99	2329,78	3073,1	0,76	*	-3,14	-0,24
K ⁺ tallo _u	C						265,22	283,78	0,93		-0,59	-0,07
	S						148,91	274,59	0,54	*	-2,30	-0,46
Na ⁺ tallo _u	C						127,26	71,6	1,78	*	4,96	0,78
	S						1776,77	1458,22	1,22		0,72	0,22
Ca ²⁺ tallo _u	C						57,6	53,6	1,07		0,23	0,07
	S						153,13	194,07	0,79	*	-0,94	-0,21
Cl ⁻ tallo _u	C						569,94	530,21	1,07		0,24	0,07
	S						1522,5	1997,28	0,76	*	-1,20	-0,24
K ⁺ raíz _u	C	1161,72	1423,41	0,82	*	-27,19	91,96	111,46	0,83		-4,42	-0,17
	S	345,37	502,33	0,69		-21,01	116,9	103,99	1,12		0,23	0,12
Na ⁺ raíz _u	C	587,09	784,7	0,75	*	-35,44	368,01	460,95	0,8	*	-2,44	-0,20
	S	1836,53	2481,45	0,74	*	-1,46	3052,6	2589,91	1,18		1,14	0,18
Ca ²⁺ raíz _u	C	38,01	46,11	0,82		-1,12	125,67	80,25	1,57	*	5,26	0,57
	S	225,16	259,19	0,87		-1,47	269,19	212,06	1,27		3,73	0,27
Cl ⁻ raíz _u	C	674,29	662,91	1,02		0,49	530,09	590,54	0,9		-0,73	-0,10
	S	2369,85	2615,04	0,91		-0,30	3096	2613,98	1,18		1,14	0,18
OE 7 días	C						4,54	4,25	1,07		0,22	0,07
	S						4,82	6,42	0,75	*	-2,46	-0,25
OE 21 días	C						2,9	5,07	0,57		-4,12	-0,43
	S						8,08	7,7	1,05		0,20	0,05
NE	C						18,2	9,75	1,87	*	11,27	0,87
	S						16,3	12,35	1,32	*	2,55	0,32
NT	C						17,6	9,75	1,81	*	10,47	0,81
	S						14,5	8,93	1,62		5,21	0,62
EC	C						1,52	1,43	1,06		0,64	0,06
	S						6,81	6,58	1,03		2,30	0,03

Comportamiento híbrido respecto a los parentales, Parental medio; *Solanum melongena* (MEL) y *Solanum insanum* (INS); y su híbrido interespecífico (F1) en las diferentes condiciones hidropónico (control y salinidad) e invernadero (control y salinidad). Las diferencias estadísticas fueron evaluadas entre el parental medio (PM) y el híbrido (F1) siguiendo la prueba Test Student-Newman-Keuls' ($p < 0,05$), estas diferencias están marcadas con *. ($\mu\text{mol g}^{-1}$ peso seco)_u

La gráfica 25 se muestra la heterosis en porcentaje para cada carácter donde se ha observado el efecto heterótico, siendo MEL el 100%. En algunos casos para mejor representación gráfica se ha expresado MEL como 10%.

En el caso del cultivo en hidropónico, tratadas con salinidad es destacable la heterosis positiva presentada en la acumulación de Pro (Gráfica 25b).

En el caso del grupo control podemos observar en el comportamiento del híbrido tendencia negativa en contraposición con los parentales para LR y tendencia positiva para DT (Gráfica 25a).

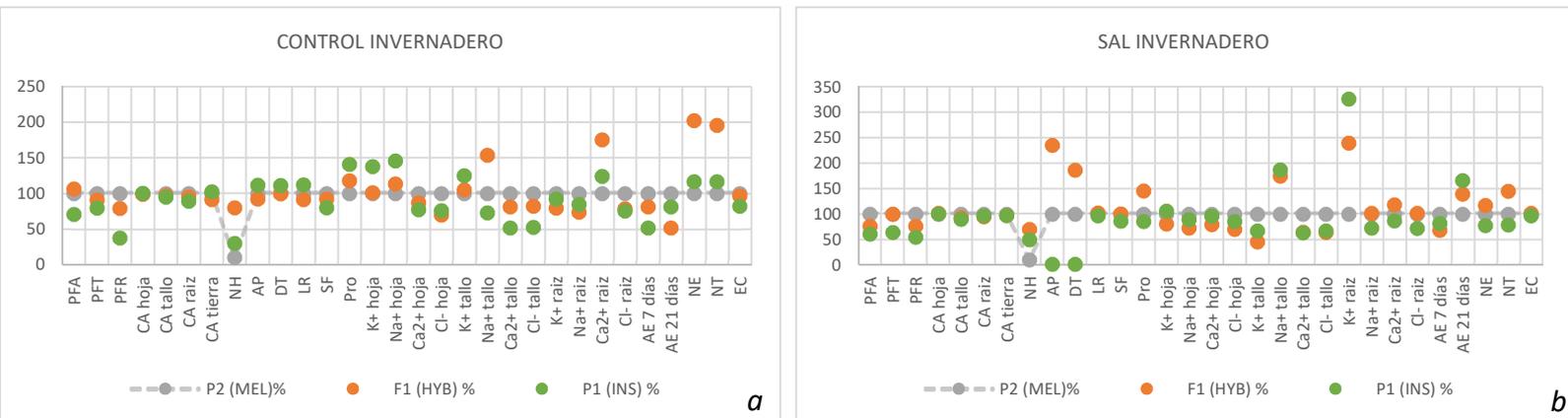


Gráfica 25. Valores HYB e INS respecto a MEL 100%; a) Control Hidropónico, b) Sal Hidropónico

Representación gráfica comportamiento del híbrido con respecto a los parentales; de *Solanum melongena* (MEL) (P2), *Solanum insanum* (INS) (P1) y su híbrido interespecífico (HYB) (F1) en las diferentes condiciones de hidropónico (control y salinidad). Tomando como el valor de 100% el parental cultivado (P2).

En las plantas cultivo en invernadero salinidad encontramos comportamiento diferencial positivo para DT, Pro, NE y NT, y negativo frente a ambos parentales encontramos K⁺ hoja, Ca²⁺ hoja, Cl⁻ hoja (Gráfica 26b).

En el caso del grupo control podemos observar un comportamiento diferencial positivo del híbrido con respecto a ambos parentales en NE y NT (Gráfica 26a).



Gráfica 26. Valores HYB e INS respecto a MEL 100%; a) Control invernadero, b) Sal invernadero

Representación gráfica comportamiento del híbrido con respecto a los parentales; de *Solanum melongena* (MEL) (P2), *Solanum insanum* (INS) (P1) y su híbrido interespecífico (HYB) (F1) en las diferentes condiciones de invernadero (control y salinidad). Tomando como el valor de 100% el parental cultivado (P2).

5. Discusión

Aunque se considere a *Solanum melongema* como moderadamente tolerante al estrés salino, estudios recientes han demostrado una gran dependencia del genotipo a esta tolerancia (46–49). Los efectos del estrés salino en el desarrollo de las plantas han sido muy estudiados (34), y varían en función del genotipo y de las condiciones experimentales (50,51). En este estudio, se llevó a cabo una comparación entre diferentes genotipos: la variedad de berenjena MEL, su pariente silvestre *Solanum insanum* (INS) y su híbrido (HYB) tanto en condiciones de cultivo en invernadero como en condiciones de cultivo de hidropónico. El propósito del estudio fue identificar diferencias en la tolerancia entre los distintos genotipos, estudiar los mecanismos de tolerancia en busca de un comportamiento heterótico y comparar las condiciones de cultivo para entender el efecto que podrían tener en futuros estudios. En cuanto a la tolerancia de las especies parentales, se ha propuesto que estos compartieran el tipo de respuestas al estrés salino, pero podrían divergir en la magnitud o eficacia de dichas respuestas (34).

En relación con las plantas bajo condiciones control, el genotipo MEL exhibió un rendimiento destacado, superando en la mayoría de los casos a los genotipos INS y HYB. Sin embargo, es relevante resaltar la respuesta del crecimiento radicular del genotipo HYB, que no mostró diferencias significativas entre las plantas de control y las sometidas a salinidad para el cultivo hidropónico mientras que mostró menor reducción para cultivo en invernadero. Este hallazgo confiere un alto interés al comportamiento radicular del genotipo HYB en lo que respecta a la tolerancia a la salinidad como hay se había visto en estudios previos que confirmarían un comportamiento distintivo en el híbrido de *S. melongema* y *S. insanum* modificando su arquitectura radicular para suplir con el estrés osmótico (34).

Un cierre estomático se traduce en una disminución en la tasa de transpiración (52). En este trabajo, en el contexto del invernadero, se constató que el genotipo INS no experimentó modificaciones en su oclusión estomática, mientras que tanto HYB como MEL sí experimentaron una reducción en dicha apertura indicando que INS no vería alterado su comportamiento estomático en respuesta a estrés salino. También se puede resaltar el comportamiento interesante del genotipo HYB, ya que presenta un número mayor de estomas en comparación con sus progenitores implicando que, a pesar de tener una apertura estomática equivalente a la de MEL, la capacidad de absorción de CO₂ es mayor en HYB, ayudando a mantener su crecimiento pese a una menor apertura estomática en condiciones salinas.

La modificación en la absorción y movimiento iónico observada es una de las principales razones que diferencia las poblaciones y subpoblaciones observadas en la PCA indicando su importancia en la respuesta al estrés salino. Los niveles iónicos se ven afectados por las condiciones de cultivo (temperatura, tipo de suelo, estadio de la planta), lo cual explicaría las diferencias observadas en la respuesta en plantas en condiciones de cultivo en invernadero e hidropónico (51,52).

Las plantas halófitas tienen la tendencia a limitar la acumulación de iones tóxicos en las hojas, disminuyendo su absorción por las raíces o impidiendo su transporte hacia las partes aéreas. En cambio, en plantas glicófitas, estos mecanismos son efectivos en condiciones de salinidad baja o moderada, y cuando se excede un umbral tolerable, las concentraciones de Na^+ y Cl^- aumentan en las hojas (51). En este experimento se pudo observar una menor acumulación de Na^+ y Cl^- en la zona aérea de HYB y una mayor acumulación en la zona radicular asimilando la respuesta a la de las plantas halófitas, impidiendo el acceso de los iones tóxicos a la parte aérea (53).

La homeostasis del potasio desempeña un papel crucial en la tolerancia a la sal, siendo esencial la retención intracelular de K^+ (54,55). El incremento en la concentración de Na^+ suele ir acompañado de una reducción de K^+ , ya que ambos cationes compiten por las mismas proteínas transportadoras de membrana (56). Además, los niveles elevados de Na^+ inducen la despolarización de la membrana plasmática, lo que conlleva la salida de K^+ de las células al activar canales de transporte hacia el exterior (57,58). Numerosos estudios han evidenciado la disminución de K^+ en condiciones de estrés salino en la berenjena (34,51) como también ha sido observado en este experimento en cultivo hidropónico, reduciéndose la acumulación en todos los casos. Aunque en el caso del cultivo del invernadero no se apreciaron esas disminuciones significativas

La presencia de sal provocó un aumento en los niveles de Ca^{2+} en todos los casos tanto en hidropónico como en invernadero, con una mayor acumulación en las raíces que en las hojas, lo cual respalda la idea de que el Ca^{2+} resulta beneficioso para mantener la homeostasis de Na^+ y K^+ , al menos en parte mediante la vía SOS (59) además de incrementar sus niveles en hojas para preservar los procesos metabólicos y celulares esenciales (60).

La acumulación de prolina (Pro) es un mecanismo ampliamente estudiado en las plantas como respuesta al estrés abiótico. La prolina actúa como un osmoprotector, lo que significa que ayuda a mantener el equilibrio osmótico y proteger a las células contra el estrés hídrico y la deshidratación (32). Durante situaciones de salinidad, se ha visto que la síntesis de prolina puede estar directamente involucrada en los mecanismos de tolerancia al estrés, de modo que contenidos más altos se correlacionan con una mayor tolerancia (61)). Aunque en algunos estudios comparativos se han visto resultados mixtos, en algunos casos, los genotipos más tolerantes al estrés acumularon concentraciones más altas de prolina (62–64), pero en otros estudios se encontraron niveles más elevados en los genotipos más sensibles (48). Los resultados de estos estudios mostraron mayores niveles de acumulación en HYB que en ambos parentales tanto en hidropónico como en invernadero, esto concuerda con la relativa tolerancia superior del híbrido a la salinidad indicando un efecto heterótico en relación con sus parentales.

Las respuestas de tolerancia a los distintos estreses abióticos vienen marcadas por el medio, por el estadio de la planta, por el clima y la duración del estrés (65). Por ello, hemos planteado estudiar los diferentes escenarios para ver cómo pueden llegar estos a afectar a los estudios. En este estudio se ha buscado comparar el cultivo hidropónico con el cultivo en invernadero. En cultivo en hidropónico, los efectos de la salinidad se

manifestaron con mayor velocidad que en cultivo en invernadero, planteando un posible efecto tampón del sustrato. Varios estudios se han realizado respecto al efecto tampón del suelo dependiendo de su composición y pH (66,67). Es interesante que, en el caso de cultivo en hidropónico, la diferencia en acumulación de iones respecto al cultivo en invernadero puede ser dado a causa del efecto tampón comentado anteriormente, ya que al no quedarse estos iones retenidos en la tierra entran directamente al sistema de la planta. Y el mayor contenido en agua puede venir de que al estar en un medio líquido comparado con el invernadero están constantemente captando agua. También es interesante destacar la acumulación de prolina, prácticamente nula en el caso de cultivo hidropónico, indicando que, en cultivo en invernadero, existen condiciones que ocasionan mayor estrés en el sistema de la planta.

La heterosis, también conocida como vigor híbrido o sobredominancia, es un fenómeno biológico en el cual los descendientes híbridos de dos o más razas o líneas genéticas diferentes exhiben características superiores a las de sus progenitores. Los mecanismos detrás de la heterosis no están completamente comprendidos, pero se cree que involucran interacciones genéticas y moleculares complejas (68). Se requiere una comprensión profunda de los genotipos de los padres, la interacción genética y ambiental, así como la evaluación en diferentes condiciones para determinar si la heterosis será efectiva en un cruce particular. Se observó un comportamiento diferencial en el híbrido respecto a los parentales tanto en parámetros de crecimiento como parámetros bioquímicos para todas las condiciones estudiadas. No solo eso, sino que también fue posible ver una alteración en el desarrollo y morfología estomática. En algunos casos, la diferencia respecto a los parentales fue tal que sería posible la existencia de un efecto heterótico para respuesta a estrés salino, como ya ha sido observado anteriormente (33,34). Se puede destacar, como ejemplo, la mayor acumulación de prolina como respuesta osmótica, mantenimiento del diámetro del tallo, menor acumulación de iones tóxicos en hojas o mayor número estomático.

6. Conclusiones

Tras todo lo observado podemos concluir que el genotipo MEL ha destacado notablemente en condiciones de control en la mayoría de los casos, superando a los genotipos INS y HYB. Sin embargo, el genotipo HYB ha demostrado una respuesta singular en cuanto al crecimiento radicular bajo condiciones de salinidad, exhibiendo una reducción menor en el cultivo hidropónico en comparación con el cultivo en invernadero. Estos descubrimientos sugieren una distinción significativa en el comportamiento radicular del genotipo HYB en términos de su adaptación a la salinidad. En cuanto a la acumulación iónica se pudo observar que HYB fue el que menor acumulación de Na^+ presentó en las hojas tanto en hidropónico como en invernadero consiguiendo así limitar en cierto grado la acumulación de Na^+ en las hojas. La acumulación de prolina en respuesta al estrés salino se observó en niveles más elevados en el genotipo HYB que en los parentales. En términos de la apertura estomática, el genotipo INS no experimentó cambios frente al estrés salino, mientras que tanto HYB como MEL sí presentaron disminuciones en la apertura estomática. Notablemente, el genotipo HYB mostró una densidad estomática superior en comparación con los parentales, lo que podría contribuir a su habilidad para absorber CO_2 y mantener el crecimiento bajo condiciones salinas. Esto podría significar en una mejor tolerancia a la salinidad por parte del híbrido, sería interesante realizar futuros proyectos con una mayor duración y con una menor concentración de salinidad para poder observar mejor los mecanismos de adaptación a largo plazo, incluyendo también parámetros de producción de fruto.

En cuanto a la posibilidad de efectos heteróticos en relación con la tolerancia a la salinidad se puede observar una mayor acumulación de prolina por parte del híbrido en relación con ambos parentales en ambos tipos de cultivo; pudiendo suponer una superdominancia para este carácter; también se observó que en los casos que había diferencias en la acumulación de iones con el parental medio, HYB acumuló una menor cantidad; pudiendo mantener mejor la omeostasis. En cuanto a los parámetros morfológicos, el híbrido destacó por su mayor diámetro del tallo y su baja reducción del crecimiento radicular de las plantas tratadas con salinidad con respecto a las plantas control; también se pudo observar un efecto de súper dominancia en el número de estomas. Con todo esto podríamos decir que HYB presentó un comportamiento divergente en términos de crecimiento, parámetros bioquímicos y desarrollo estomático en comparación con los parentales, insinuando la existencia potencial de un efecto heterótico en la respuesta a la salinidad, lo cual respalda observaciones previas en otros estudios.

Los resultados obtenidos también evidencian la posibilidad de variaciones debidas al cultivo hidropónico o en suelo en proyectos de mejora genética dirigidos a enfrentar estreses abióticos. Observándose en la condición control una acumulación menor de prolina y un mayor contenido de humedad en hoja y en raíz en condiciones de hidropónico; debido al gran control de las condiciones del medio y del corto periodo de estrés al que son sometidas las plantas. También en la condición de control es muy

destacable la reducción observada en lo referente a la acumulación iónica en el caso de las plantas de invernadero frente a las de hidropónico en los iones Na^+ y K^- tanto en hoja como en raíz; y un aumento de Ca^{2+} en hoja y en raíz y de Cl^- en hoja.

En condiciones de salinidad las principales diferencias se encontraron en la acumulación iónica foliar siendo mayor la presentada por las plantas cultivadas en hidropónico para todos los iones. Estos resultados corroboran el efecto tampón producido por el suelo al retener cierta parte de estos iones evitando su entrada en la planta.

En resumen, estos hallazgos subrayan la importancia de considerar tanto las condiciones de cultivo como la variabilidad genética al abordar la tolerancia a estreses abióticos. La perspectiva de aprovechar la heterosis en los híbridos y las respuestas específicas de los genotipos proporcionan información valiosa para futuras estrategias de mejora genética de la berenjena en relación con los desafíos ambientales.

7. Bibliografía

1. Meyer RS, Karol KG, Little DP, Nee MH, Litt A. Phylogeographic relationships among Asian eggplants and new perspectives on eggplant domestication. *Mol Phylogenet Evol.* 2012 Jun;63(3):685–701.
2. Ricart MH, Prohens J, Santiago T, Navarro V, Andújar Pérez DI. MEJORA GENÉTICA DE LA BERENJENA (*S. melongena* L.) Tesis Doctoral. 2016.
3. <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL>. 2023.
4. <https://antropocene.it/es/2022/11/26/solanum-melongena-3/>.
5. Martínez-Ispizua E, Calatayud Á, Marsal JI, Mateos-Fernández R, Díez MJ, Soler S, et al. Phenotyping Local Eggplant Varieties: Commitment to Biodiversity and Nutritional Quality Preservation. *Front Plant Sci.* 2021 Jul 1;12.
6. Bolaños AGB, Tapia DAS. Agricultural productivity beyond the yield per hectare: Analysis of ecuadorian rice and hard corn crops. Vol. 29, Granja. Universidad Politecnica Salesiana; 2019. p. 70–83.
7. Parry MAJ, Hawkesford MJ. Food security: Increasing yield and improving resource use efficiency. In: *Proceedings of the Nutrition Society.* 2010. p. 592–600.
8. Balint, P. J. Wicked environmental problems: managing uncertainty and conflict. Island Press. 2011.
9. Gul Z, Tang ZH, Arif M, Ye Z. An Insight into Abiotic Stress and Influx Tolerance Mechanisms in Plants to Cope in Saline Environments. Vol. 11, *Biology.* MDPI; 2022.
10. Basra, A.S., & Basra, R.K. (1997). *Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants* (1st ed.). Routledge. <https://doi.org/10.1201/9780203747803>.
11. Geissler N, Hussin S, Koyro HW. Elevated atmospheric CO₂ concentration enhances salinity tolerance in *Aster tripolium* L. *Planta.* 2010 Jan;231(3):583–94.
12. Kant S, Kant P, Raveh E, Barak S. Evidence that differential gene expression between the halophyte, *Thellungiella halophila*, and *Arabidopsis thaliana* is responsible for higher levels of the compatible osmolyte proline and tight control of Na⁺ uptake in *T. halophila*. *Plant Cell Environ.* 2006 Jul;29(7):1220–34.
13. Liu B, Soundararajan P, Manivannan A. Mechanisms of silicon-mediated amelioration of salt stress in plants. Vol. 8, *Plants.* MDPI AG; 2019.
14. Ortolà, A. *Ecofisiologia vegetal. Introducció a la fisiologia de l'estrés.* Valencia: UPV. 2002.
15. http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_sodium-potassium_pump-en.svg.
16. <http://herbarivirtual.uib.es/es/general/583/especie/limonium-minutum-l-chaz->.
17. Stewart GR, Lee JA. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* [Internet]. 2004;120:279–89. Available from: <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:39046793>
18. Sanders GJ, Arndt SK. Osmotic adjustment under drought conditions. In: *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg; 2012. p. 199–229.
19. En L, Ambientales C, Parra Boronat L, Vicent DJ, Palacios L. Parra Boronat, L. Efectos de distintos niveles de salinidad en especies halófilas en un saladar del Sud de Alicante. *Universitat Politècnica de València.* <http://hdl.handle.net/10251/17673>. 2012.
20. <https://www.haifa-group.com/es/online-expert/deficiency-pro/k-potasio>.
21. <https://www.pthorticulture.com/es/centro-de-formacion/la-funcion-del-sodio-y-del-cloruro-en-el-cultivo-de-plantas/>.
22. <https://blogdefagro.com/2022/06/09/sintomas-en-las-plantas-por-intoxicacion-por-sodio/>.
23. <https://www.haifa-group.com/es/online-expert/deficiency-pro/k-potasio>.

24. Nishiyama Y, Murata N. Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery. Vol. 98, *Applied Microbiology and Biotechnology*. Springer Verlag; 2014. p. 8777–96.
25. Fu S, Fedota JR, Greenwood PM, Parasuraman R. Dissociation of visual C1 and P1 components as a function of attentional load: An event-related potential study. *Biol Psychol*. 2010 Sep 1;85(1):171–8.
26. Taiz, Lincoln, and Eduardo Zeiger. "Photosynthesis: physiological and ecological considerations." *Plant Physiol* 9 172-174. 2002.
27. Sam, O., Jeréz, E., Dell'Amico, J. et al. Water Stress Induced Changes in Anatomy of Tomato Leaf Epidermes. *Biologia Plantarum* 43, 275–277. <https://doi.org/10.1023/A:1002716629802>. 2000;
28. Mehri, Nastaran, et al. "Variation of Stomata Dimensions and Densities In Tolerant and Susceptible Wheat Cultivars Under Drought Stress." *Journal of food, agriculture & environment*, v. 7 ,.1 pp. 167-170. Print. 2009.
29. Nemeskéri E, Molnár K, Vígh R, Nagy J, Dobos A. Relationships between stomatal behaviour, spectral traits and water use and productivity of green peas (*Pisum sativum* L.) in dry seasons. *Acta Physiol Plant*. 2015 Feb 1;37(2).
30. Seleiman MF, Al-Suhaibani N, Ali N, Akmal M, Alotaibi M, Refay Y, et al. plants Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. 2021; Available from: <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
31. <http://www.biologia.edu.ar/plantas/floxilrevisado.htm>.
32. Plazas M, Vilanova S, Gramazio P, An Rodr Iguez-Burruezo A, Fita A, Herraiz FJ, et al. Interspecific Hybridization between Eggplant and Wild Relatives from Different Genepools [Internet]. Vol. 141, *J. AMER. SOC. HORT. SCI*. 2016. Available from: <http://www.cwrdiversity.org/>.
33. González-Orenga S, Plazas M, Ribera E, Pallotti C, Boscaiu M, Prohens J, et al. Transgressive Biochemical Response to Water Stress in Interspecific Eggplant Hybrids. *Plants*. 2023 Jan 1;12(1).
34. Ortega-Albero N, González-Orenga S, Vicente O, Rodríguez-Burruezo A, Fita A. Responses to Salt Stress of the Interspecific Hybrid *Solanum insanum* × *Solanum melongena* and Its Parental Species. *Plants*. 2023 Jan 1;12(2).
35. Plazas M, González-Orenga S, Nguyen HT, Morar IM, Fita A, Boscaiu M, et al. Growth and antioxidant responses triggered by water stress in wild relatives of eggplant. *Sci Hortic*. 2022 Feb 5;293.
36. Solana García, A. Respuesta enzimática antioxidante en condiciones de estrés hídrico y salino en berenjena (*S. melongena*) y especies relacionadas. <http://hdl.handle.net/10251/130361>. 2019.
37. Ortega Albero N, Rodríguez E, Hinojal Vicente E, Vicente O, Rodriguez Burruezo A, Fita A. Efecto de las condiciones de cultivo hidropónico para estudios de salinidad en *Solanum melongena*, *Solanum insanum* y su híbrido interespecífico. In 2022.
38. Chen C, Norton GJ, Price AH. Genome-Wide Association Mapping for Salt Tolerance of Rice Seedlings Grown in Hydroponic and Soil Systems Using the Bengal and Assam Aus Panel. *Front Plant Sci*. 2020 Oct 23;11.
39. Flowers TJ, Colmer TD. Salinity tolerance in halophytes. Vol. 179, *New Phytologist*. 2008. p. 945–63.
40. Ranil RHG, Niran HML, Plazas M, Fonseca RM, Fonseca HH, Vilanova S, et al. Improving seed germination of the eggplant rootstock *Solanum torvum* by testing multiple factors using an orthogonal array design. *Sci Hortic*. 2015 Sep 2;193:174–81.
41. Renau-Morata B, Sánchez-Perales M, Medina J, Molina R, Corrales R, Carrillo L, et al. Salinity Assay in Tomato. *Bio Protoc*. 2014;4(16).
42. Gil R, Bautista I, Boscaiu M, Lidón A, Wankhade S, Sánchez H, et al. Responses of five Mediterranean halophytes to seasonal changes in environmental conditions. *AoB Plants*. 2014;6.

43. Weimberg, R. Solute Adjustments in Leaves of Two Species of Wheat at Two Different Stages of Growth in Response to Salinity. *Physiol. Plant.*, 70, 381–388. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1987.tb02832.x>. 1987;
44. Bates LS, Waldren RP, Teare ID. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* [Internet]. 1973;39(1):205–7. Available from: <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
45. <https://www.statgraphics.net/wp-content/uploads/2011/12/tutoriales/Componentes%20Principales.pdf>.
46. Plazas M, Nguyen HT, González-Orenga S, Fita A, Vicente O, Prohens J, et al. Comparative analysis of the responses to water stress in eggplant (*Solanum melongena*) cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019 Oct 1;143:72–82.
47. Mustafa Z, Ayyub CM, Amjad M, Ahmad R. Assesment of biochemical and ionic attributes against salt stress in eggplant (*Solanum melongena* L.) genotypes. *J Anim Plant Sci*. 2017 Sep;27:503–9.
48. Hannachi S, Van Labeke MC. Salt stress affects germination, seedling growth and physiological responses differentially in eggplant cultivars (*Solanum melongena* L.). *Sci Hortic*. 2018 Sep;228:56–65.
49. Zayova E, Philipov P, Nedev T, Stoeva D. RESPONSE OF in vitro CULTIVATED EGGPLANT (*Solanum melongena* L.) TO SALT AND DROUGHT STRESS. *AgroLife Scientific Journal*. 2017;6(1).
50. Brenes M, Pérez J, González-Orenga S, Solana A, Boscaiu M, Prohens J, et al. Comparative studies on the physiological and biochemical responses to salt stress of eggplant (*Solanum melongena*) and its rootstock *S. torvum*. *Agriculture (Switzerland)*. 2020 Aug 1;10(8):1–20.
51. Brenes M, Solana A, Boscaiu M, Fita A, Vicente O, Calatayud Á, et al. Physiological and biochemical responses to salt stress in cultivated eggplant (*Solanum melongena* L.) and in *S. insanum* L., a close wild relative. *Agronomy*. 2020 May 1;10(5).
52. Orzechowska A, Trtílek M, Tokarz KM, Szymańska R, Niewiadomska E, Rozpądek P, et al. Thermal analysis of stomatal response under salinity and high light. *Int J Mol Sci*. 2021;22(9).
53. Volkov V. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes. Vol. 6, *Frontiers in Plant Science*. Frontiers Research Foundation; 2015.
54. Assaha DVM, Ueda A, Saneoka H, Al-Yahyai R, Yaish MW. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. Vol. 8, *Frontiers in Physiology*. Frontiers Media S.A.; 2017.
55. Wu H, Zhang X, Giraldo JP, Shabala S. It is not all about sodium: revealing tissue specificity and signalling roles of potassium in plant responses to salt stress. Vol. 431, *Plant and Soil*. Springer International Publishing; 2018.
56. Almeida DM, Margarida Oliveira M, Saibo NJM. Regulation of Na⁺ and K⁺ homeostasis in plants: Towards improved salt stress tolerance in crop plants. Vol. 40, *Genetics and Molecular Biology*. *Brazilian Journal of Genetics*; 2017. p. 326–45.
57. Greenway H, Munns R. Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes. *Annu Rev Plant Physiol*. 1980 Jun;31(1):149–90.
58. Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR. The Mechanism of Salt Tolerance in Halophytes. *Annu Rev Plant Physiol* [Internet]. 1977;28(1):89–121. Available from: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513>
59. Mahajan S, Pandey GK, Tuteja N. Calcium- and salt-stress signaling in plants: Shedding light on SOS pathway. Vol. 471, *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2008. p. 146–58.
60. Hepler, P.K. Calcium: A Central Regulator of Plant Growth and Development. *Plant Cell*, 17, 2142–2155. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.032508> [Internet]. 2005. Available from: www.plantcell.org
61. Al Hassan M, López-Gresa MDP, Boscaiu M, Vicente O. Stress tolerance mechanisms in *Juncus*: Responses to salinity and drought in three *Juncus* species adapted to different natural environments. *Functional Plant Biology*. 2016;43(10):949–60.

62. Sarker B, Hara M, Uemura M. Proline synthesis, physiological responses and biomass yield of eggplants during and after repetitive soil moisture stress. *Sci Hortic.* 2005 Sep;103:387–402.
63. Plazas M, Nguyen HT, González-Orenga S, Fita A, Vicente O, Prohens J, et al. Comparative analysis of the responses to water stress in eggplant (*Solanum melongena*) cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2019 Oct 1;143:72–82.
64. Gil R, Bautista I, Boscaiu M, Lidón A, Wankhade S, Sánchez H, et al. Responses of five Mediterranean halophytes to seasonal changes in environmental conditions. *AoB Plants.* 2014;6.
65. Kul'bachko YL, Didur OO, Loza IM, Pakhomov OE, Bezrodnova O V. Environmental aspects of the effect of earthworm (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) tropho-metabolic activity on the pH buffering capacity of remediated soil (steppe zone, Ukraine). *Biology Bulletin.* 2015 Dec 1;42(10):899–904.
66. Ng JF, Ahmed OH, Jalloh MB, Omar L, Kwan YM, Musah AA, et al. Soil Nutrient Retention and pH Buffering Capacity Are Enhanced by Calciprill and Sodium Silicate. *Agronomy.* 2022 Jan 1;12(1).
67. Overmeyer V, Holtkamp F, Clemens J, Büscher W, Trimborn M. Dynamics of different buffer systems in slurries based on time and temperature of storage and their visualization by a new mathematical tool. *Animals.* 2020 Apr 1;10(4).
68. Wu X, Liu Y, Zhang Y, Gu R. Advances in Research on the Mechanism of Heterosis in Plants. Vol. 12, *Frontiers in Plant Science.* Frontiers Media S.A.; 2021.