

Fisiología de especies forestales bajo estrés salino: conocimientos y desafíos

Meloni, D. A.¹; D. Moura Silva² y G. I. Bolzón de Muñiz³

Salinización de los suelos: causas y magnitud del fenómeno

El estrés es definido como un factor externo abiótico (salinidad, temperaturas extremas, déficit hídrico, etc.) o biótico (insectos, patógenos, etc.) que reduce la capacidad de la planta para convertir energía en biomasa (Grime, 1977).

La agricultura mundial se enfrenta a grandes desafíos, entre ellos incrementar en 70% la producción de alimentos, para una población mundial que crece a una tasa superior a la productividad de los cultivos (Shanker y Venkateswarlu, 2011). La baja productividad se atribuye en la mayoría de los casos a factores abióticos, entre ellos estrés salino.

Un suelo es considerado salino cuando posee una conductividad eléctrica superior a 4 dS. m⁻¹ en el extracto de saturación, lo que equivale a aproximadamente 36 mmol l⁻¹ de NaCl (Bui, 2013). Si además posee altas concentraciones de sodio, se lo considera salino sódico.

Los suelos salinos pueden tener dos orígenes:

- Salinidad primaria o natural.

Es el resultado de la acumulación de sales durante períodos de tiempo extensos, a través de procesos naturales que tienen lugar en el suelo, o en las napas freáticas. Puede ser generada por el desgaste de la roca madre, y la liberación de sales solubles de varios tipos, principalmente cloruros de sodio, calcio, magnesio, así como también sulfatos y carbonatos (por lo tanto depende de la composición

¹ Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina. E-mail: dmeloni@unse.edu.ar.

² Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil. E-mail: diu@zaz.com.br

³ Universidad Federal de Paraná (UFPR-Br), Curitiba, Brasil. E-mail: gbmunize@ufpr.br

química de la roca madre). En zonas costeras, la salinización primaria es el resultado de la deposición de sales llevadas por el viento y la lluvia.

- Salinidad secundaria o de origen antrópico.

Es el resultado de actividades humanas que cambian el balance hídrico del suelo, o sea la diferencia entre el agua que ingresa (riego o precipitaciones), y la que es utilizada por las plantas (Garg y Manchanda, 2008).

Actualmente, aproximadamente la quinta parte de las 2.800 millones de hectáreas cultivables del planeta, están afectadas por la salinidad, situación que tiende a agravarse (Ben Dkhil y Denden, 2010). Anualmente, 1,5 millones de hectáreas se tornan improductivas como resultado de los altos niveles de salinidad en los suelos (Munns y Tester, 2008). En la Tabla 1 se detallan las superficies de suelos irrigados que presentan procesos de salinización en diferentes países.

Tabla 1. Estimación de salinización secundaria a nivel global en suelos irrigados (Según Parihar et al., 2015).

País	Áreas irrigadas		Áreas irrigadas afectadas por salinización	
	Millones de ha	%	Millones de ha	%
China	45	46	6,7	15
India	42	25	7,0	17
Rusia	21	9	3,7	18
USA	18	10	4,2	23
Pakistán	16	78	4,2	26
Irán	6	39	1,7	30
Tailandia	4	20	0,4	10
Egipto	3	100	0,9	33
Australia	2	4	0,2	9
Argentina	2	5	0,5	30
Sudáfrica	1	9	0,1	9

El riego adiciona a los suelos cantidades apreciables de sales, incluso cuando se utiliza agua de buena calidad (200 a 500 mg de sales soluble/kg de agua). De este modo el agua de riego que contiene 500 mg/kg, posee 0,5 toneladas de sales por 1.000 m³. Si se considera que la mayoría de las plantas requieren entre 6.000 y 10.000 m³ por hectárea y año, se concluye que una hectárea de suelo recibe entre 3 y 5 toneladas de sales. Debido a que la cantidad de sales absorbidas por las plantas es mínima, éstas se acumularán en la superficie del suelo, y deberán ser lixiviadas mediante el aporte de un volumen de agua superior al requerido por los cultivos. Si el drenaje no es adecuado, se produce el ascenso del agua por capilaridad, desde las napas freáticas hasta la superficie del suelo. Este proceso ha sido el principal responsable de la salinización de los suelos de la zona de riego del río Dulce, en Santiago del Estero.

Respuestas de las plantas a la salinidad

Las sales presentes en la solución del suelo pueden inhibir el crecimiento vegetal mediante dos efectos. En primer lugar, la presencia de las sales disminuye el potencial hídrico del suelo, lo que dificulta la absorción de agua, y por ende la tasa de crecimiento (efecto osmótico). En segundo lugar, si un exceso de sales ingresa a la corriente transpiratoria, éstas pueden llegar a las hojas y producir alteraciones en el metabolismo. En este caso se hace referencia a un efecto de toxicidad, específico de los iones (Greenway y Munns, 1980).

Como consecuencia del estrés salino, se manifiestan alteraciones en los principales procesos metabólicos: germinación, crecimiento, nutrición mineral, relaciones hídricas, fotosíntesis; produciéndose indirectamente estrés oxidativo. Algunos de estos aspectos serán abordados en los siguientes ítems.

Germinación

La germinación es un proceso clave dentro del ciclo ontogénico de la planta, y suele limitar la capacidad de una especie para colonizar los ambientes salinos. Su respuesta a la salinidad depende de la especie en cuestión, y una alta tolerancia al estrés salino durante esta etapa, no garantiza el mismo comportamiento en una planta adulta.

La salinidad afecta la germinación a través de varios mecanismos. La primera etapa de la germinación es la imbibición de la semilla, y esta disminuye debido al bajo potencial hídrico del medio (Khan y Weber, 2008). En algunas especies puede alterar la actividad de enzimas que intervienen en el metabolismo de ácidos nucleicos (Gomes-Filho *et al.*, 2008), el metabolismo de las proteínas (Dantas *et al.*, 2007), el balance hormonal (Khan y Rizvi, 1994), e inhibir la utilización de reservas de la semilla (Othman *et al.*, 2006).

Tanto el porcentaje de germinación, como la velocidad del proceso, varían entre especies y procedencias.

Schinopsis lorentzii es una especie nativa del Chaco Occidental sensible al estrés salino, posee umbral para la germinación de 200 mmol l⁻¹ (Figura 1A). En esta especie la velocidad del proceso es más sensible a la salinidad que el porcentaje de germinación, ya que el tiempo medio de germinación se incrementa a partir de 100 mmo l⁻¹ de NaCl (Figura 1B).

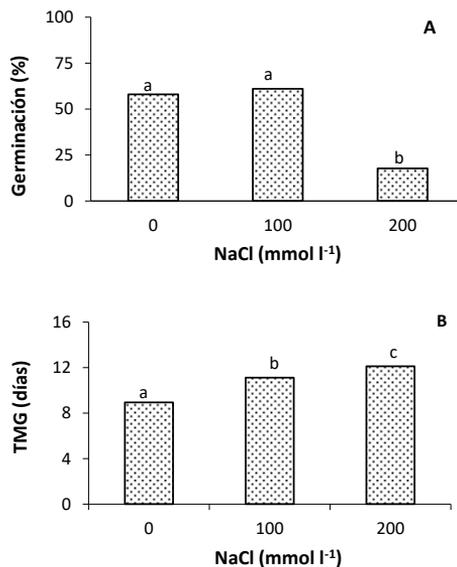


Figura 1. Porcentaje de germinación (**A**) y tiempo medio de germinación, TMG (**B**) en semillas de *Schinopsis lorentzii* incubadas en soluciones de NaCl. Letras distintas indican diferencias significativas según el test de Kruskal- Wallis.

En contraste con *Schinopsis lorentzii*, las especies del género *Prosopis* poseen alta tolerancia a la salinidad. En *P. alba* el umbral para la germinación es de 600 mmol l⁻¹ de NaCl (Figura 2A), y proceso comienza a ser inhibido a partir de 500 mmol l⁻¹ de NaCl (equivalente a la concentración de sales presente en el agua de mar). Sin embargo los bajos potenciales hídricos de las soluciones salinas hacen que la imbibición sea más lenta a medida que se incrementa la concentración de NaCl. Por lo tanto la velocidad de la germinación es menor que el porcentaje de semillas germinadas, y el tiempo medio de germinación se incrementa a partir de 400 mmol l⁻¹ de NaCl (Figura 2B).

En ensayos realizados en cultivos hidropónicos de *P. alba*, con semillas procedentes de las inmediaciones de la localidad de Maco (Santiago del Estero), el umbral para el crecimiento de plántulas fue de 500 mmol l⁻¹ de NaCl (Meloni *et al.*, 2013a).

Velarde *et al.* (2003) compararon el crecimiento y la supervivencia de familias (semillas de un único árbol madre) de especies del Género *Prosopis*, en función de la salinidad. Realizaron ensayos en invernáculo, con cultivos hidropónicos y concentraciones salinas de 10 a 45 dS m⁻¹ de NaCl (aproximadamente 100 y 500 mmol l⁻¹). En dichos ensayos emplearon 9 familias de *P. alba* de la Provincia de Santiago del Estero, y 14 de *P. pallida*, de 6 provincias del Perú. Las familias de *P. pallida* tuvieron menor supervivencia media que *P. alba* (6,1 vs 41,7) en el mayor nivel de salinidad. Por otra parte en *P. alba* observaron una menor correlación

entre el crecimiento medio de las familias, y el crecimiento máximo individual, lo que hace a esta especie susceptible de mejoramiento genético con la finalidad de incrementar su tolerancia a la salinidad.

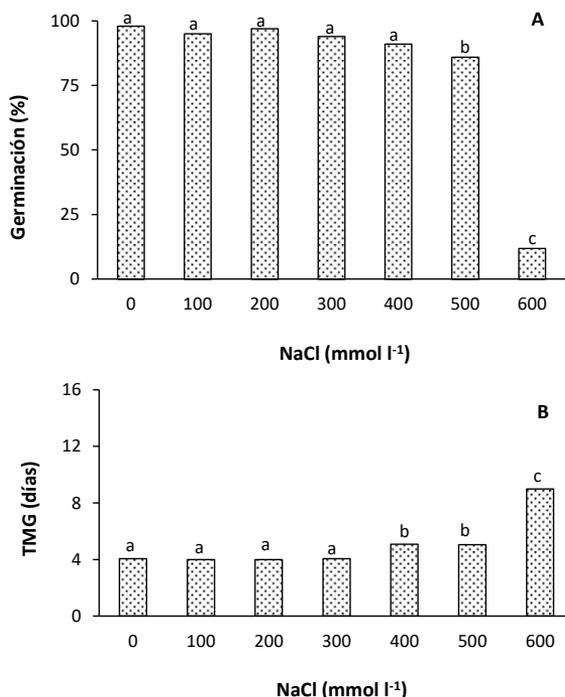


Figura 2. Porcentaje de germinación (A) y tiempo medio de germinación, TMG (B) en semillas de *Prosopis alba* incubadas en soluciones de NaCl. Letras distintas indican diferencias significativas según el test de Kruskal- Wallis.

Estos niveles de tolerancia a la salinidad, tanto en la germinación como en el crecimiento de especies forestales, contrastan con los reportados en especies de interés agronómico. Por ejemplo la soja es una especie muy sensible a la salinidad, y su crecimiento es inhibido por soluciones salinas de 20 mmol l⁻¹ de NaCl. La alfalfa, considerada tolerante a la salinidad, disminuye su rendimiento en 50% cuando se la cultiva en suelos con conductividad eléctrica de 9,6 dS m⁻¹ (Ayers y Westcott, 1985).

Ajuste osmótico

Como se mencionó anteriormente, una de las causas de la inhibición del crecimiento generada por el estrés salino, es la componente osmótica. En efecto, el bajo potencial hídrico de las soluciones salinas, dificulta la absorción de agua. Esto se debe a que el agua se mueve en el sistema suelo-planta-atmósfera a favor de un gradiente de potenciales hídricos.

Algunas especies han desarrollado un mecanismo para compensar este efecto, denominado ajuste osmótico. El ajuste osmótico consiste en la acumulación de solutos orgánicos, llamados solutos osmocompatibles, que permiten disminuir el potencial hídrico de los tejidos, restableciendo de esta manera el gradiente entre el suelo y las células. Se denominan osmocompatibles, ya que disminuyen el potencial osmótico (una de las componentes del potencial hídrico), y son compatibles con el metabolismo celular (Meloni *et al.*, 2013b). Las especies tolerantes al estrés salino suelen almacenar en vacuolas iones tóxicos como sodio y cloruro; estos iones también contribuyen al ajuste osmótico. Entre los solutos osmocompatibles reportados en especies leñosas se destacan: prolina, glicinabetaina, glicerol, manitol, sorbitol, trehalosa, y azúcares solubles. En la Tabla 2, se detallan las especies leñosas en las que se detectaron solutos osmocompatibles, luego de ser sometidas a estrés salino.

Tabla 2. Solutos osmocompatibles detectados en algunas especies leñosas bajo condiciones de estrés salino.

Especie	Soluto	Referencia
<i>Prosopis strombulifera</i>	Prolina	Llanes <i>et al.</i> , 2010
<i>Prosopis strombulifera</i>	Manitol, sorbitol	Reginato <i>et al.</i> , 2012
<i>Prosopis alba</i>	Betaína, azúcares solubles	Meloni <i>et al.</i> , 2004
<i>Prosopis ruscifolia</i>	Prolina	Meloni, 2012

Fotosíntesis

La fotosíntesis es un proceso metabólico clave, que determina la producción de biomasa en las plantas. Consta de dos etapas: fotoquímica y bioquímica. La primera tiene lugar en los discos tilacoides de los cloroplastos, y consiste en la transformación de la energía luminosa en energía química, bajo la forma de ATP y NADPH. La segunda etapa se produce en el estroma de los cloroplastos, y utiliza los productos de la etapa fotoquímica para fijar CO₂, produciendo como primer producto estable el ácido 3- fosfoglicérico, precursor de los hidratos de carbono (Figura 3A).

El estrés salino puede inhibir ambas etapas del proceso fotosintético, generando una disminución en la producción de biomasa (Carillo *et al.*, 2011).

En las últimas décadas se han desarrollado instrumentos que permiten estudiar el impacto de distintos factores ambientales sobre la fotosíntesis. De este modo los fluorímetros portátiles suministran algunas variables que indican el funcionamiento de los diferentes pasos que tienen lugar durante la etapa fotoquímica (Figura 3B). Por otra parte los analizadores de gases infrarrojo (IRGA), miden variables ecofisiológicas asociadas a la etapa bioquímica, tales como conductancia estomática, transpiración, concentración intercelular de CO₂, eficiencia en el uso del agua, eficiencia de la carboxilación, etc. (Figura 3C).

Numerosos estudios han sugerido que las características fotosintéticas son las más adecuadas, para ser utilizadas como marcadores indirectos en programas de mejoramiento genético, ya que responden rápidamente a los estreses ambientales (Stefanov *et al.*, 2011; Gama *et al.*, 2013; Duarte *et al.*, 2013).

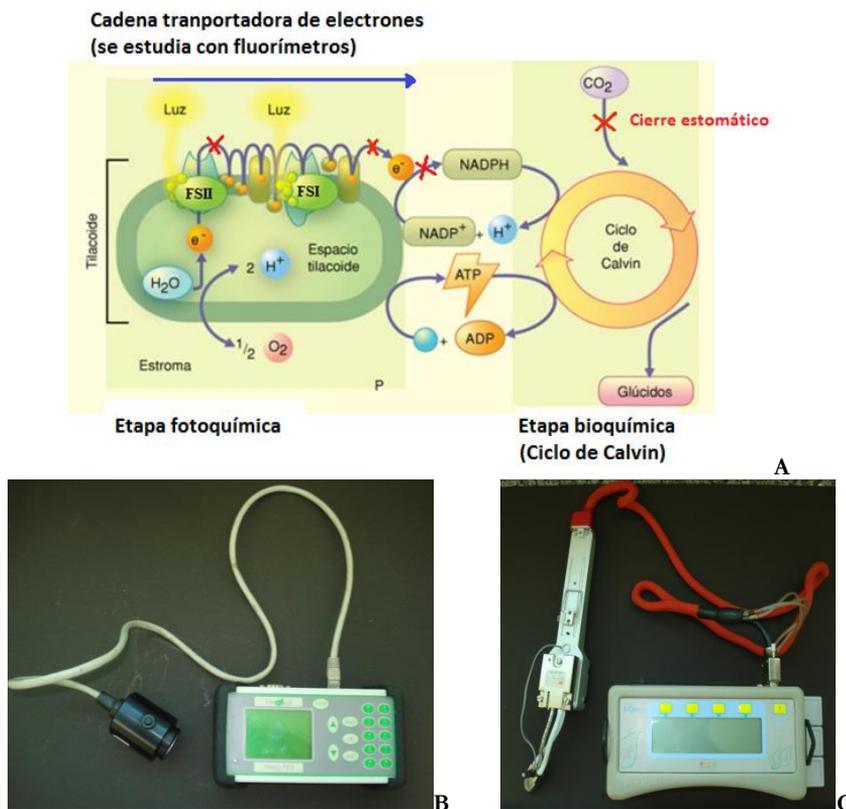


Figura 3. Etapas fotoquímica y bioquímica de la fotosíntesis. Los pasos resaltados con cruces rojas pueden ser alterados por el estrés salino (A). La etapa fotoquímica puede estudiarse mediante el uso de fluorímetros portátiles (B), y algunas variables asociadas a la etapa bioquímica pueden medirse a través del uso de analizadores de gases infrarrojo (C). La Figura 3A fue modificada de Curtis *et al.* (2008).

Meloni *et al.* (2014) estudiaron la respuesta de la fotosíntesis al estrés salino en *Prosopis alba*. Observaron que estrés salino disminuyó la fotosíntesis neta, luego de 7 días de tratamiento, y pese a la conductancia estomática siguió una tendencia similar, la concentración intercelular de CO₂ se mantuvo constante. Esta observación demuestra que el CO₂ no fue un factor limitante para la fotosíntesis en plántulas estresadas. Una respuesta interesante fue la reducción en la eficiencia de la carboxilación, que siguió la misma tendencia que la fotosíntesis neta; lo que sugiere que ésta fue el factor que determinó la inhibición del proceso fotosintético. En concordancia con esos resultados reportaron una inhibición en la etapa fotoquímica de la fotosíntesis, reflejada en una disminución en el índice de desempeño total, calculado mediante variables de fluorescencia (dicho índice refleja el potencial para la conservación de la energía desde el excitón, hasta los aceptores de electrones del fotosistema I). Estos autores sugieren que la disminución en la eficiencia de la carboxilación puede deberse al daño producido por el estrés sobre la maquinaria fotosintética de la planta, y como consecuencia de ello una menor producción de NADPH. De este modo la tasa fotosintética estuvo limitada por la baja concentración de los productos obtenidos en la etapa fotoquímica.

Estrés oxidativo y ruta resistente al cianuro

La salinidad puede producir una rápida acumulación de especies reactivas de oxígeno (EROs), tales como los radicales superóxido (O₂^{•-}), hidroxilo (OH[•]) y oxígeno singlete (¹O₂), en cloroplastos y mitocondrias (Meloni *et al.*, 2003). Estrés oxidativo, es un término comúnmente utilizado para describir los efectos adversos de las EROs sobre las plantas. Éstos pueden consistir en la degradación de pigmentos fotosintéticos, peroxidación de lípidos, alteraciones en la permeabilidad selectiva de las membranas celulares, desnaturalización de proteínas, y mutaciones en el ADN (Mittler, 2002). Para reparar y mitigar el daño producido por las EROs, algunos vegetales han desarrollado mecanismos de protección como la síntesis de dos tipos de antioxidantes: a) sustancias no enzimáticas de bajo peso molecular, como los fenoles, y b) enzimas como la superóxido dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1) y la peroxidasa (POD, EC 1.11.1.7) [Gossett *et al.*, 1994]. La SOD participa en la detoxificación del radical superóxido, y su acción produce H₂O₂ y O₂. La POD, por su parte, descompone el H₂O₂, por la oxidación de cosustratos, como fenoles y antioxidantes (Mittler, 2002).

En *Prosopis ruscifolia* el estrés salino no modificó las concentraciones de malondialdehído en las hojas, lo que demuestra que la especie posee un eficiente sistema de detoxificación de EROs (Meloni *et al.*, 2008 b). Coincidiendo con este resultado, el estrés salino incrementó la actividad de la enzima SOD, a partir de concentraciones de 200 mmol l⁻¹ de NaCl. Esta tendencia se mantuvo con el

incremento de la concentración salina en la solución nutritiva. De este modo, la actividad de la SOD en plantas crecidas en soluciones conteniendo 400 mmol l⁻¹ de NaCl fue 147 % superior que en el testigo. El aumento en la actividad de esta enzima permite detoxificar el radical superóxido, producido por el estrés, y constituye una importante estrategia para disminuir los efectos nocivos del estrés oxidativo. El estrés también produjo un incremento en la actividad de la enzima POD, a partir de concentraciones de NaCl de 200 mmol l⁻¹. En las plantas que crecieron en soluciones suplementadas con 400 mmol l⁻¹ de NaCl, la actividad POD se duplicó con respecto al testigo. La POD descompone al H₂O₂ mediante la oxidación de diversos sustratos, por lo que su actividad se complementa con la de la SOD, eliminando el producto tóxico producido por ésta (Meloni *et al.*, 2008).

Meloni y Martínez (2009), investigaron en laboratorio el efecto de la adición de 8 mmol l⁻¹ de glicinabetaína (GB) sobre la tolerancia de plántulas vinal al estrés salino, inducido por el NaCl. La adición de GB a las plantas tratadas con NaCl produjo una disminución de 40 % en la concentración foliar de Na⁺, y concentraciones de K⁺ similares a las del testigo. Las plantas sometidas a estrés salino mostraron un incremento del 95 % en la concentración foliar de malondialdehído, el producto de la peroxidación de lípidos, generado por las EROs. Dicha respuesta fue mitigada por la adición de GB, apreciándose un incremento en la actividad SOD. Los autores concluyeron que la GB incrementa la tolerancia del vinal al estrés salino, a través de un mecanismo que involucra la homeostasis de iones (manteniendo la relación K⁺/Na⁺), y protección de las membranas celulares contra el ataque de radicales libre, aumentando la actividad SOD.

La respiración celular produce grandes cantidades de energía bajo la forma de ATP. El ATP es utilizado en diversos procesos metabólicos y en el transporte activo de iones. Consta de varias etapas, una de ellas es la cadena transportadora de electrones, que tiene lugar en la membrana interna mitocondrial, donde se ubican distintos complejos proteicos. La citocromo c oxidasa (Complejo IV) es la última enzima de dicha cadena, y transfiere los electrones hacia la molécula de oxígeno, reduciéndola a dos moléculas de agua.

Además de la citocromo c oxidasa, las mitocondrias vegetales poseen una oxidasa alternativa (AOX), que acepta electrones directamente del ubiquinol, disipando el potencial redox como calor (es la llamada ruta resistente al cianuro). La actividad AOX puede ser inducida por diversos estreses (Umbach *et al.*, 2005).

El incremento de la actividad AOX en plantas sometidas a estrés, puede ser considerada una respuesta adaptativa a dichas condiciones, ya que permite obtener energía adicional sin utilización de los citocromos, o sea sin intervención del oxígeno. De este modo disminuye la producción de EROs. Esta respuesta ha sido reportada en algunas especies herbáceas, tales como trigo (Jacoby *et al.*, 2010).

En plántulas de *Prosopis alba* crecidas hidropónicamente en presencia de 400 mmol l⁻¹ de NaCl se detectó un aumento significativo en la concentración de la AOX, tal como puede observarse en la Figura 4. En dicha figura se aprecian las

bandas correspondientes a las AOXs de mitocondrias aisladas de hojas de plántulas crecidas en ausencia o presencia de 400 mmol l⁻¹ de NaCl. Se distingue una banda con mayor intensidad en el tratamiento salino, con respecto al testigo.

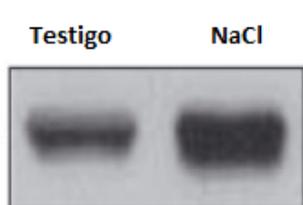


Figura 4. Inmunoblot de oxidasa alternativa (AOX) en mitocondrias aisladas de hojas de plántulas de *P. alba* crecidas en solución nutritiva de Hoagland al 25%, sin NaCl (Testigo), y con la adición de 400 mmol l⁻¹ de NaCl (NaCl). La AOX fue detectada usando un anticuerpo monoclonal, combinado con un sistema de quimio-luminescencia.

Se ha propuesto el uso de la AOX como marcador de una eficiente reprogramación celular en plantas sometidas a estrés (Arnholdt- Schmitt *et al.*, 2006; Clifton *et al.* 2006). Por lo tanto esta variable podría ser utilizada en programas de mejoramiento genético de *P. alba*.

Futuros desafíos

La productividad vegetal es significativamente reducida por el estrés salino. Esto se debe al impacto directo sobre la germinación, fotosíntesis, respiración, asimilación de nutrientes, desbalance hormonal, etc. Además el estrés salino incrementa la producción de EROs, que a su vez produce daños sobre macromoléculas, tales como lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

En especies de importancia agronómica, los mecanismos de tolerancia a la salinidad han sido estudiados en profundidad, y las bases fisiológicas se emplearon como marcadores en programas de mejoramiento genético.

El gran desafío en el sector forestal, es dilucidar los mecanismos de tolerancia en especies leñosas. En este sentido especies nativas de regiones áridas y semiáridas, como aquellas pertenecientes al género *Prosopis* pueden ser utilizadas como modelos.

Recientemente en especies herbáceas se han realizado estudios de genómica, transcriptómica, proteómica y metabolómica, que han aportado información básica para el mejoramiento genético tradicional, y la obtención de cultivos transgénicos. En especies leñosas se han reportado resultados sobre aspectos ecofisiológicos y bioquímicos, faltando un enfoque molecular.

Sobre la base de las investigaciones realizadas dos variables son promisorias para tales fines: el índice de desempeño de la etapa fotoquímica de la fotosíntesis e

immunoblots de oxidasa alternativa. De ambos, el primero es el más interesante, ya que se determina mediante un método simple y no destructivo.

Referencias Bibliográficas

- Arnholdt-Schmitt, B.; H.J. Costa; D.F. Melo (2006) “AOX– a functional marker for efficient cell reprogramming under stress?” *Trends Plant Sci.* 11: 281–287.
- Ayers, R.S.; D.W. Westcott (1985) “Water quality for irrigation”. FAO Irrigation and Drainage Paper No 29. FAO, Rome.
- Ben Dkhil, B.; M. Denden. (2010). “Biochemical and mineral responses of okra seeds (*Abelmoschus esculentus* L. variety Marsaouia) to salt and thermal stresses”. *Journal of Agronomy* 9: 29-37.
- Bui, E.N. (2013). “Soil salinity: a neglected factor in plant Ecology and biogeography”. *Journal of Arid Environments* 92:14-25.
- Carillo, P.; M.G. Annunziata; G. Pontecorvo. (2011). “Salinity stress and salt tolerance”. *In: Shanker, A and Venkateswarlu. Abiotic stress in plants. Mechanisms and adaptations*, p. 21-38. Editorial InTech, USA.
- Clifton R; A.H. Millar; J. Whelan (2006) “Alternative oxidases in Arabidopsis: a comparative analysis of differential expression in the gene family provides new insights into function of non-phosphorylating bypasses”. *Biochim Biophys Acta* 1757: 730–741.
- Curtis, H.; N. Barnes; A. Schnek; A. Nassarini (2008) *Biología*, 7ma. edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina.
- Dantas B.F.; R.L. De Sa; C.A. Aragao (2007) Germination, initial growth and cotyledon protein content of bean cultivars under salinity stress. *Rev Bras de Sementes* 29:106–110.
- Gama, V.N.; J.T. Cunha; I.L. Lima; M.A. Bacarin; D.M. Silva (2013). “Photosynthetic characteristics and quality of five passion fruit varieties under field conditions”. *Acta Physiologiae Plantarum* 35:941-948.
- Duarte, B.; D. Santos; J.C. Marques; I. Caçador (2013) “Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: photosynthesis, PSII photochemistry and anti-oxidant feedback- Implications for resilience in climate change”. *Plant Physiology and Biochemistry* 76:178-188.
- Garg N, Manchanda G (2008) Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiol Plant* 30:595–618.
- Gomes-Filho, E.; C.R.F. Machado Lima; J.H. Costa; A.C. da Silva; M. Lima; C.F. de Lacerda; J.T. Prisco (2008) “Cowpea ribonuclease: properties and effect of NaCl-salinity on its activation during seed germination and seedling establishment”. *Plant Cell Rep* 27:147–157.
- Gossett, D.R.; E.P. Millhollon; M.C. Lucas (1994) “Changes in antioxidant levels in response to NaCl treatment in salt tolerant and sensitive cultivars of cotton, *Gossypium hirsutum* L.”. *Crop Science* 34:706-714
- Greenway H; R. Munns (1980) “Mechanisms of salt tolerance in Nonhalophytes”. *Annu Rev. Plant Physiol.* 31:149–190.

- Grime J.P. (1977) "Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory". *Am. Nat.* 111:1169–1194.
- Jacoby, R.P.; A.H. Millar; N.L. Taylor (2010) "Wheat mitochondrial proteomes provide new links between antioxidant defense and plant salinity tolerance". *J. Proteome Res.* 9:6595–6604.
- Khan M.A.; Y. Rizvi (1994) "Effect of salinity, temperature and growth regulators on the germination and early seedling growth of *Atriplex griffithii* var. *Stocksii*". *Can. J. Bot.* 72:475-479.
- Khan M.A.; D.J. Weber (2008) "Ecophysiology of high salinity tolerant plants". Springer, Amsterdam.
- Llanes, A.; M. Reginato; G. Palacio; V. Luna. 2010. "Biochemical indicators of salinity tolerance in the halophyte *Prosopis strombulifera* are differentially affected by NaCl and Na₂SO₄". *In: Urbanisation, Land Use, Land Degradation and Environment.* p 344-355. Edited by M. Öztürk, A. Mermut, A. Celik. Daya Publishing House, Delhi.
- Meloni, D.A.; M.A. Oliva; C.A. Martínez; J. Cambraia (2003) "Photosynthesis and activity of stress-related enzymes in cotton under salt stress". *Environmental and Experimental Botany* 49: 69-76.
- Meloni, D.A.; M.R. Gulotta; C.A. Martínez; M.A. Oliva (2004) "The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*". *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16:39-46.
- Meloni; D.A.; M.R. Gulotta; M.A. Oliva. 2008. "El estrés salino incrementa la actividad de enzimas antioxidantes y la concentración de polifenoles en vinal (*Prosopis ruscifolia* G.)". *Quebracho* 15:27-31.
- Meloni, D.A.; C.A. Matínez. (2009). "Glycinebetaine improves salt tolerance in vinal (*Prosopis ruscifolia* Griesbach) seedlings". *Brazilian Journal of Plant Physiology* 21:233-241.
- Meloni, D.A. (2012) "Respuestas fisiológicas a la suplementación con calcio de plántulas de vinal (*Prosopis ruscifolia* G.) estresadas con NaCl". *Revista de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo* 44: 79-88.
- Meloni, D.A.; D.M. Silva; G.I. Bolzón. (2013a) "Composición mineral y concentración de solutos orgánicos en algarrobo blanco (*Prosopis alba* G.) sometido a estrés salino con NaCl" *Actas XXX Jornadas Científicas, Asociación de Biología de Tucumán. Horco Molle, Tucumán, 8 al 11 de Octubre de 2013.*
- Meloni, D.A.; D.M. Silva; G.I. Bolzón (2013b) "Ajuste osmótico en algarrobo blanco (*Prosopis alba* G.) bajo condiciones de estrés salino". *Actas XXX Jornadas Científicas, Asociación de Biología de Tucumán. Horco Molle, Tucumán, 8 al 11 de Octubre de 2013.*
- Meloni, D.A.; R.Ledesma; D.M. Silva; G. Bolzón. (2014) "Índices de desempeño fotosintético y concentración de carotenoides en *Prosopis alba* G. bajo estrés salino". *Actas VI Congreso Iberoamericano de Ambiente y Calidad de Vida. San Fernando del Valle de Catamarca, 19 al 21 de Noviembre de 2014.*
- Mittler, R. 2002. "Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance". *Trends Plant Science* 7:405-410.
- Munns, R.; M. Tester. (2008). "Mechanisms of salinity tolerance". *Annual Review of Plant Biology* 58:651-681.
- Othman Y; G. Al-Karaki; A.R. Al-Tawaha; A. Al-Horani (2006). "Variation in germination and ion uptake in barley genotypes under salinity conditions". *World J Agric. Sci.* 2:11-15.

- Parihar, P; S. Singh; R. Singh; S.M. Prasad. (2015) "Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review". *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 22:4050-4075.
- Reginato, M.; M. Sgroj; A. Llanes; F. Cassán; V. Luna. 2012. "The american halophyte *Prosopis strombulifera*, a new potential tool to confer salt tolerance to crops". *In: Crop production for agricultural improvement*. p 36-167. Springer, Berlin.
- Shanker A.K.; B. Venkateswarlu (2011) "Abiotic stress in plants—mechanisms and adaptations. Editorial Rijeka, Croacia.
- Stefanov, D.; V. Petkova; I.D. Denev (2011) "Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test". *Scientia Horticulturae* 128:1-6.
- Umbach A.L.; F. Fiorani; J.N. Siedow (2005) "Characterization of transformed *Arabidopsis* with altered alternative oxidase levels and analysis of effects on reactive oxygen species in tissue". *Plant Physiol* 139: 1806-1820.
- Velarde, M.; P. Felker; C. Degano. (2003) "Evaluation of argentine and peruvian *Prosopis* germplasm for growth at seawater salinities". *Journal of Arid Environments* 55:515-531.