

CRECIMIENTO E INDICADORES DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD DE VERDOLAGA DE INVIERNO (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.)

GROWTH AND SALT TOLERANCE INDICATORS OF WINTER PURSLANE (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.)

Marcela Harris^{1*}, Christian Krizaj², Facundo Ventura² y Diana Frezza²

¹ Cátedra de Horticultura, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (C1417DSE), Buenos Aires, Argentina
<https://orcid.org/0000-0001-5086-9116>

² Cátedra de Horticultura, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (C1417DSE), Buenos Aires, Argentina

* Autor para correspondencia mharris@agro.uba.ar

RESUMEN

En el mundo hay 76 millones de hectáreas de suelos afectados por salinidad. Dado que este problema afecta a invernaderos de producciones hortícolas del Cinturón Verde de Buenos Aires, donde la disminución de rendimiento es de hasta un 50%, surge la necesidad de evaluar la tolerancia a la salinidad de hortalizas. El objetivo de este trabajo fue evaluar el crecimiento de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) en ambiente salino, identificando indicadores de mecanismos de su adaptación. Se cultivó la especie en un sistema sin suelo con tres niveles de conductividad eléctrica: 1,5 (control), 3,5 y 6,5 dS m⁻¹. Se midieron semanalmente variables de crecimiento, y a cosecha se determinó acumulación de sodio, potasio y calcio, azúcares (fructosa, sacarosa y glucosa), ácido abscísico y ácido salicílico en hojas, raíces e inflorescencias. En hojas, se evaluaron indicadores de regulación antioxidante (glutatión, malondialdehído, catalasa, guaiacol peroxidasa y superóxido dismutasa). Ninguna de las variables de crecimiento se vio afectada por el tratamiento salino. Sin embargo, se observó una diferencia significativa en peso fresco y seco aéreo entre 1,5 y 6,5 dS m⁻¹ previo a la cosecha. Respecto a los indicadores de tolerancia a la salinidad, se observó un aumento de sodio en hojas e inflorescencias con el aumento de la conductividad. Para el resto de los indicadores, no hubo tendencias claras o diferencias a nivel estadístico. En conclusión, verdolaga de invierno se adapta a ambientes salinos y acumula sodio en sus tejidos, sin verse afectado el crecimiento.

Palabras clave: horticultura, invernadero, degradación de suelos, malezas comestibles.

ABSTRACT

At the global level, there are 76 million hectares of soils affected by salinity. As this problem affects greenhouses of horticultural production in the Green Belt of Buenos Aires, resulting in a crop yield decrease of up to 50%, there is a need to evaluate plant salt tolerance of vegetable crops. The objective of this work was to evaluate the growth of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) in a saline environment, identifying indicators of adaptation mechanisms. The species was

cultivated in a soilless system with three levels of electrical conductivity: 1.5 (control), 3.5 and 6.5 dS m^{-1} . Growth variables were measured on a weekly basis. At harvest, accumulation of sodium, potassium, and calcium as well as levels of sugars (fructose, sucrose, and glucose), abscisic acid and salicylic acid were determined in leaves, roots, and inflorescences. In leaves, indicators of antioxidant regulation (glutathione, malondialdehyde, catalase, guaiacol peroxidase and superoxide dismutase) were also evaluated. None of the growth variables was affected by the saline treatments. However, there was a significant difference in aerial fresh weight and dry weight between 1.5 and 6.5 dS m^{-1} before harvest. Regarding salt tolerance indicators, sodium accumulation increased in leaves and inflorescences with the increase in conductivity. For the rest of the indicators, there were no clear trends or differences at the statistical level. In conclusion, winter purslane adapts to saline environments and accumulates sodium in its tissues, without affecting growth.

Keywords: horticulture, greenhouse, soil degradation, edible weeds.

INTRODUCCIÓN

En el mundo, unos 76 millones de hectáreas de tierras se encuentran afectadas por salinización de origen antrópico (FAO, 2015). En la Argentina son 600.000 las hectáreas bajo riego que tienen problemas de salinidad (Bandera, 2013). Esto mismo se observa en la producción hortícola en invernadero del Cinturón Verde que rodea al Área Metropolitana de Buenos Aires, que abastece de hortalizas frescas a más de 14 millones de habitantes. En estos sistemas, la salinidad produce una merma de hasta el 50% del rendimiento de los cultivos (Alconada et al., 2000).

Para tratar efectos provocados por la salinidad, algunos autores apuntan a la recuperación física de los suelos mediante enmiendas químicas o biológicas (Lavado, 2009), pero su costo es muy elevado. Se recurre también al lavado de sales con agua de lluvia o riego. Otra alternativa es el mejoramiento genético de especies hortícolas, lo cual es muy costoso y/o poco accesible para productores/as. Por último, otra alternativa es el cultivo de especies halófitas para su consumo, fitorremediación o asociación a especies tradicionales sensibles.

Las plantas halófitas toleran naturalmente ambientes salinos, tienen la habilidad de completar su ciclo de vida en ambientes ricos en cloruro de sodio y otras sales (Panta et al., 2014). Para ello, presentan diversos mecanismos de tolerancia, tal como la acumulación y compartimentalización de iones en vacuola, la acumulación de solutos compatibles (sacarosa, fructosa y glucosa), regulación antioxidante y regulación hormonal, a través de ácido abscísico y salicílico (Shannon, 1997; Parida y Das, 2015; Gupta y Huang, 2014; Sami et al., 2016; Basu y Rabara, 2017).

Dentro de los cultivos hortícolas de hoja existe una gran diversidad de tolerancia a condiciones salinas del suelo (Almeida Machado y Serralheiro,

2017). Se considera que un suelo es salino cuando su conductividad eléctrica es mayor a 4 dS m^{-1} , el porcentaje de sodio intercambiable es menor al 15% y el ratio de absorción de sodio es menor a 15 (Hussain et al., 2017). Bajo esta condición, se puede producir una disminución en el porcentaje de germinación, achaparramiento, clorosis en las hojas y caída del rendimiento, entre otros (Goykovic y Saavedra, 2007; Carranza et al., 2009; Turhan et al., 2014). Debido a ello, se buscan alternativas para disminuir el contenido de sales en los suelos o bien cultivos adaptados a estas condiciones.

Una posible alternativa es la verdolaga de invierno o lechuga del minero (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.). Es una especie herbácea anual de rápido crecimiento invierno-primaveral, originaria del oeste de Centro y Norteamérica. Se consumen sus hojas, tallos e inflorescencias. Es rica en ácidos grasos poliinsaturados omega 3 (Harris et al., 2013) y posee un alto contenido de vitamina C: su nombre, lechuga del minero, proviene de su antiguo uso en California (Estados Unidos) para evitar el escorbuto en la población minera (Bryant, 2013). Crece en sotobosque, aunque es adaptable a diversas condiciones ambientales, entre ellas a suelos salinos (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

De lo expuesto, el objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de la salinidad sobre el crecimiento de verdolaga de invierno, como así identificar los indicadores de mecanismo de su adaptación al estrés salino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio experimental

El ensayo se realizó en el invernadero experimental de la Cátedra de Horticultura de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (UBA), Buenos Aires, Argentina (45° S, 58°31' O, 26 msnm) en otoño/invierno de 2017 y 2018.

Material biológico

El cultivo se inició por semillas de *Claytonia perfoliata* (Tozer Seeds). Se colocó una semilla por alveolo en bandejas multicelda de 288 alvéolos con un sustrato comercial de turba y perlita. Una vez que los plantines desarrollaron aproximadamente 10 hojas verdaderas, se realizó el trasplante en tres bolillos en sustrato perlita, a una distancia de 35 cm entre plantas.

Manejo agronómico y tratamientos con cloruro de sodio (NaCl)

La solución nutritiva fue dispuesta en tanques independientes de 200 litros cada uno. El riego fue por goteo. La formulación de la solución fue acorde a los requerimientos nutricionales de un cultivo de lechuga. Para la aplicación de tratamientos de salinidad, se agregó cloruro de sodio hasta alcanzar las siguientes conductividades eléctricas: 1,5 dS m⁻¹ (control sin agregado de NaCl, de aquí en adelante CE1.5), 3,5 dS m⁻¹ (CE3.5) y 6,5 dS m⁻¹ (CE6.5). La sal se agregó a partir de la segunda semana de trasplante. Semanalmente, se midió en cada uno de los tanques pH y conductividad eléctrica de la solución fertilizante.

El diseño fue en bloques completamente aleatorizados con tres repeticiones por tratamiento. La unidad experimental fue cada línea de canteros.

Ciclo de cultivo

Durante el ciclo de cultivo, se determinó peso fresco aéreo y de raíz, (g), tasa de crecimiento absoluta (g d⁻¹) y relativa (g g⁻¹ d⁻¹) en base fresca, peso seco aéreo y de raíz (g), tasa de crecimiento absoluta (g d⁻¹) y relativa (g g⁻¹ d⁻¹) en base seca y porcentaje de materia seca (%). Se definió además el momento de aparición de botones florales.

Indicadores de tolerancia a la salinidad

A cosecha, en hojas, raíces e inflorescencias se determinó:

- Acumulación de iones sodio, potasio y calcio (Boline y Schrenk, 1977) y relación sodio/potasio y sodio/calcio.
- Azúcares (fructosa, sacarosa y glucosa), según Lehner et al. (2006).
- Regulación hormonal (ácido abscísico y salicílico), según Torres et al. (2005).
- Indicadores de regulación antioxidante (solamente en hojas): componentes no enzimáticos (glutación, según Anderson, 1985), contenido de sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico (TBars), según Heath y Packer (1968) y componentes enzimáticos (Catalasa, Guaiacol peroxidasa como describe Noriega et al., 2012) y superóxido dismutasa por inhibición

de la reducción fotoquímica del NBT (Becana et al., 1986).

Análisis estadístico

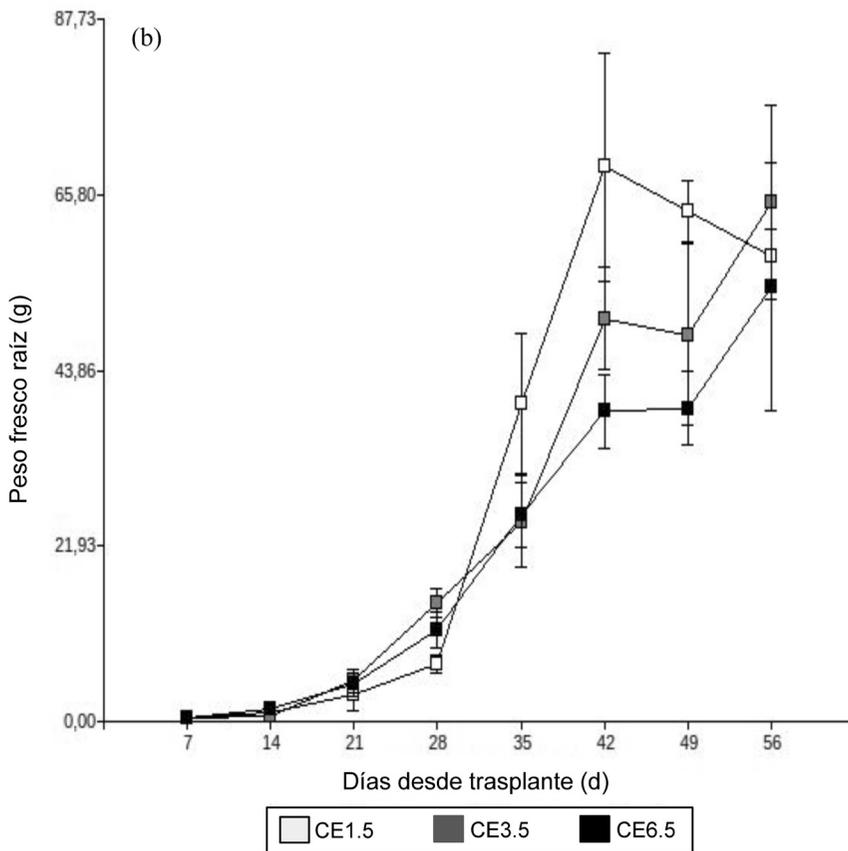
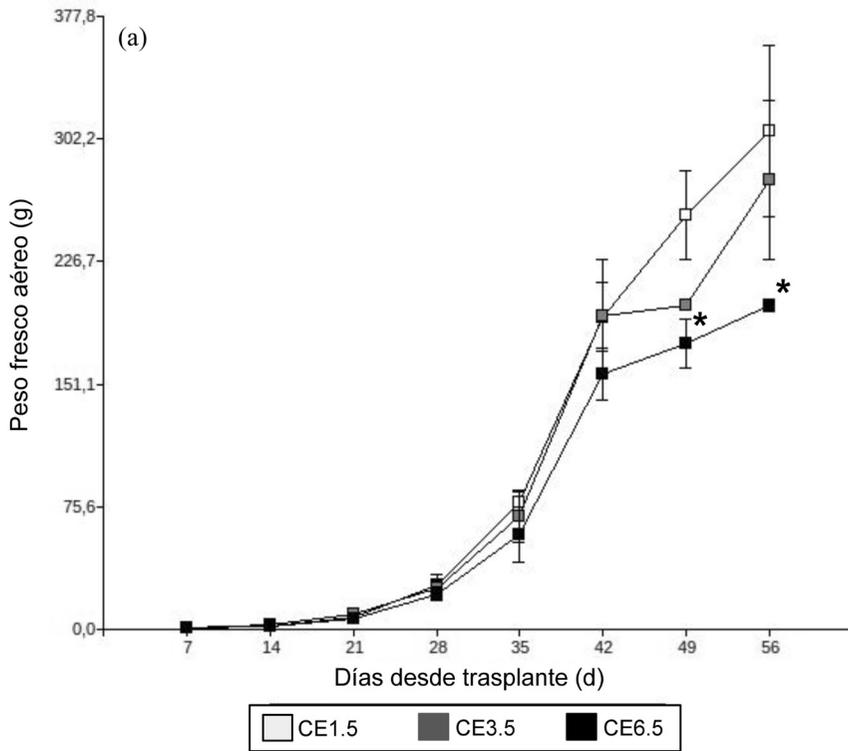
Los datos obtenidos fueron procesados según análisis de varianza siguiendo los lineamientos de ensayos repetidos en el tiempo. Se utilizó una prueba de Tukey para las comparaciones múltiples de medias. Los análisis corresponden a pruebas de hipótesis del tipo bilateral con 5% de significancia. Se utilizó el software estadístico InfoStat 2011 con Interfase R (Di Rienzo et al., 2011).

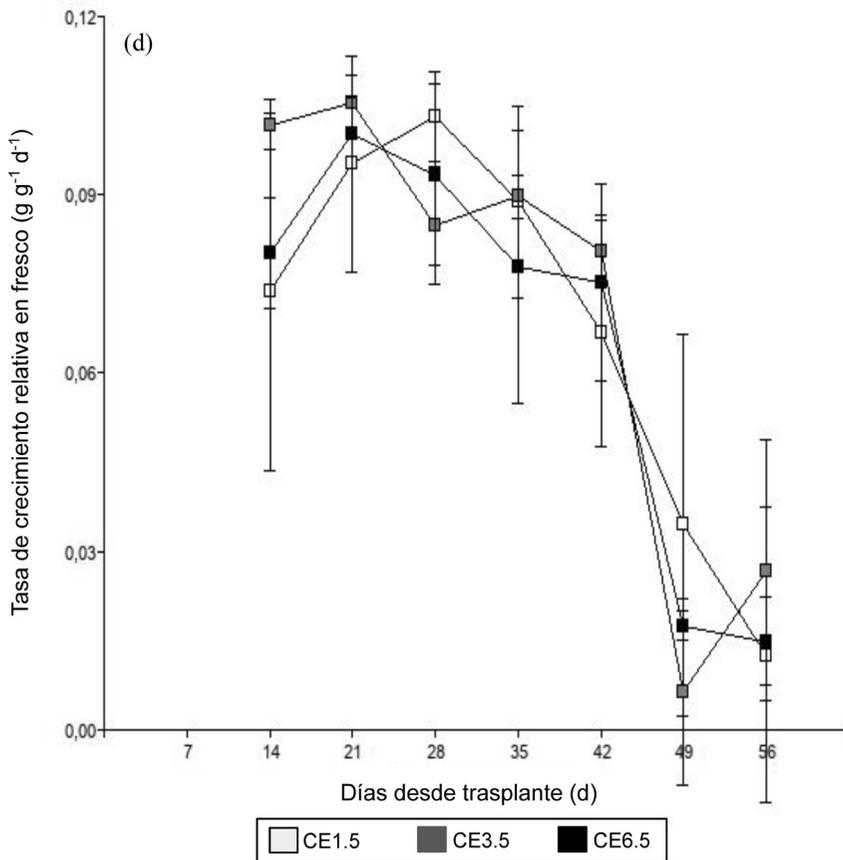
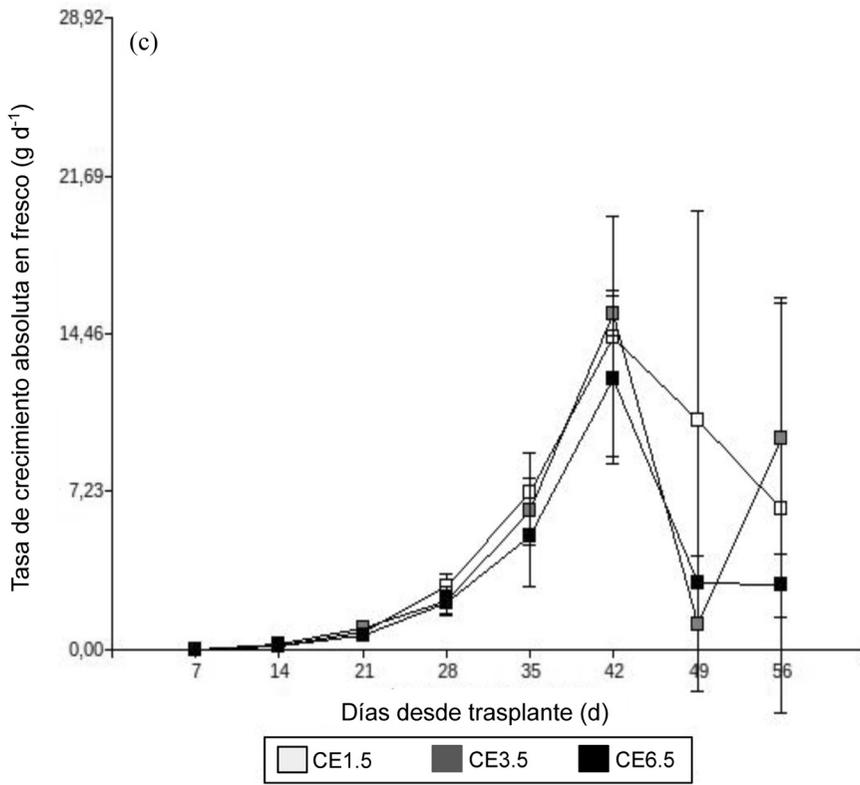
RESULTADOS Y DISCUSIÓN

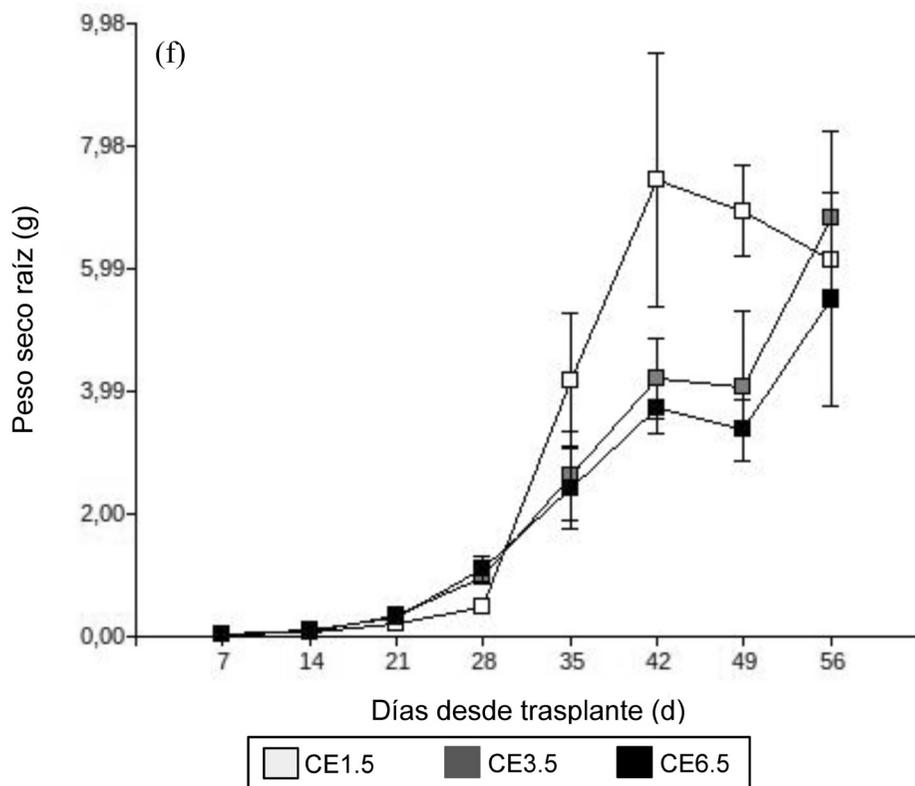
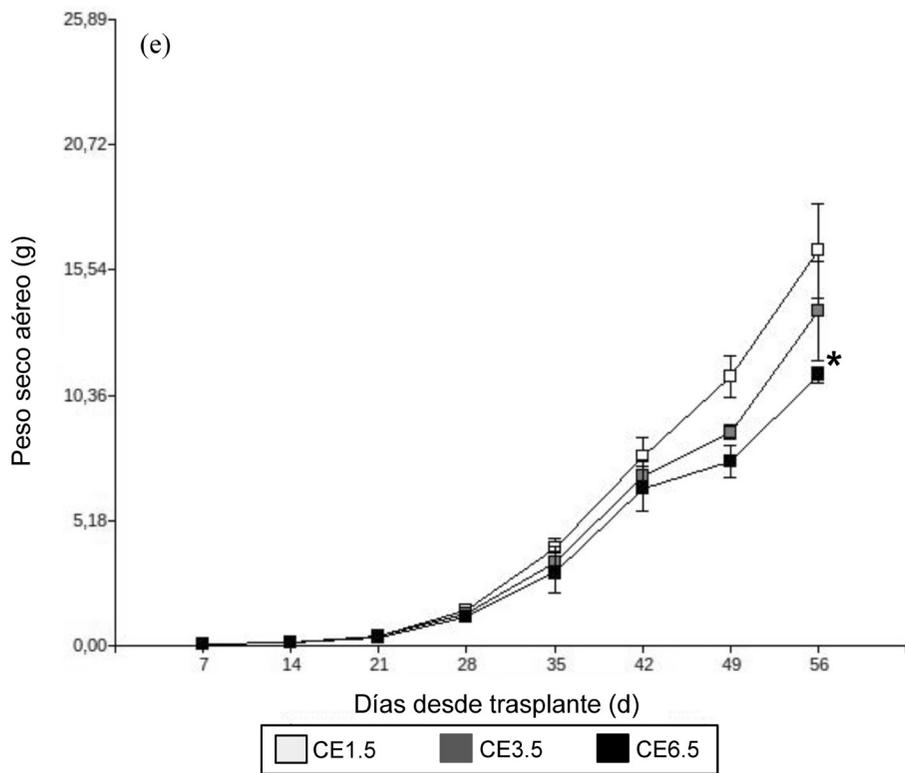
Ciclo de cultivo - variables de crecimiento

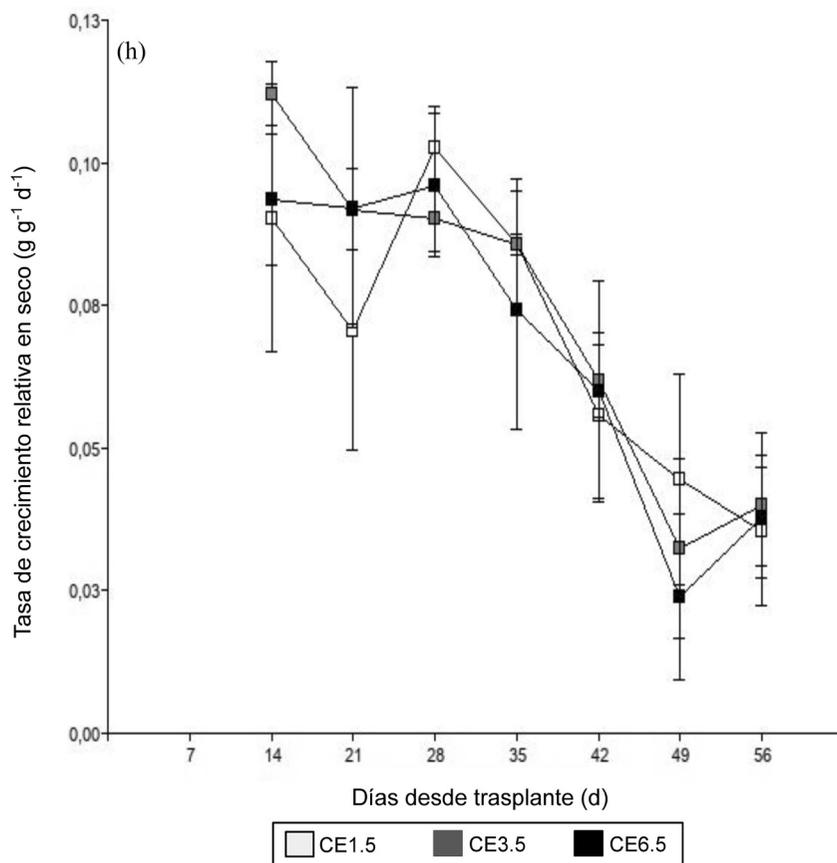
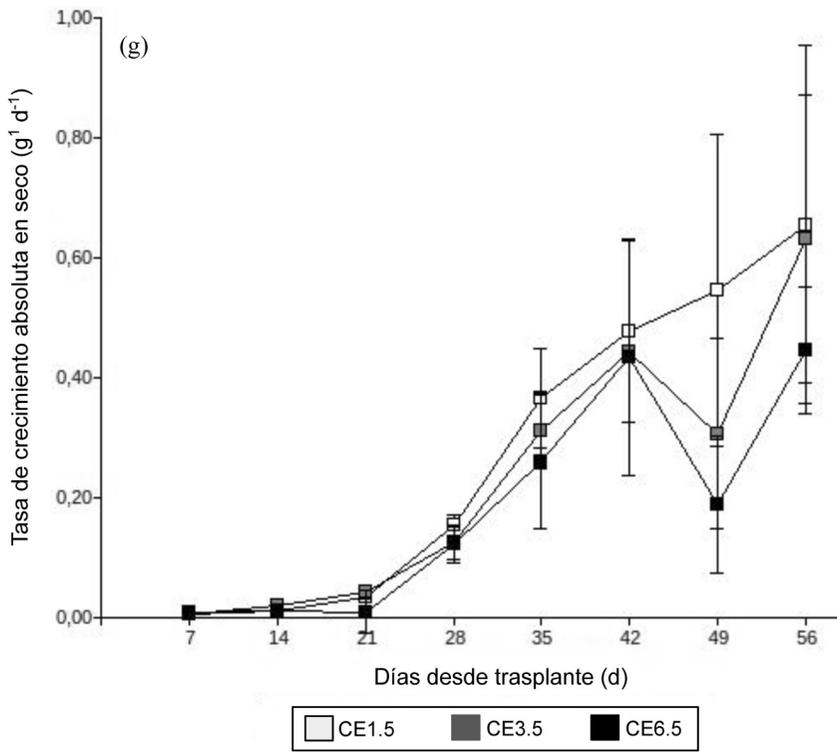
Para peso fresco aéreo (Fig. 1a) se encontró efecto del tratamiento. A partir de la aplicación de sales, el mayor crecimiento fue con el nivel CE1.5 y presentó diferencias significativas con CE6.5 ($p \leq 0.0001$) a partir de la séptima semana desde trasplante, momento de la aparición de los botones florales (Fig. 1a). Entre control y CE3.5 no hubo diferencias, lo que demuestra una adaptación moderada a ambientes salinos, dado que con estos valores la gran mayoría de especies no tolerantes a la salinidad y ven afectado su crecimiento (Rouphael et al., 2018). Lo mismo concluyó Petropoulos (2020), aunque observó una pequeña caída en el rendimiento de *Raphana centaurea* ante una conductividad eléctrica de 4 dS m⁻¹. Esa conductividad imposibilita para la mayoría de los cultivos hortícolas la absorción de nutrientes (Munns, 2002). Tal es el caso de lechuga, que ha sido categorizada como moderadamente tolerante a sales: niveles mayores a 2 mS cm⁻¹ (o dS m⁻¹) reducen el peso fresco de las plantas (Pascale y Barbieri, 1995).

Respecto a peso fresco de raíz (Fig. 1b), hay un crecimiento exponencial hasta el día 42. A partir de ese momento, previo a la aparición del botón floral (en la semana 49), hay una disminución en los tres tratamientos, y al momento de cosecha no hay diferencias entre ellos. Existen otras especies moderadamente halófitas y que son consideradas para consumo humano (Petropoulos et al., 2020), como *Raphana centaurea*, *Cichorium spinosum*, el género *Salicornia*, hinojo marino (*Crithmum maritimum* L.), cardo (*Cynara scolymus*) y verdolaga (*Portulaca oleracea*). Sobre esta última, de la misma familia que verdolaga de invierno, algunos autores observaron una disminución del crecimiento a partir de 6,3 y 6,8 dS m⁻¹ (Shannon y Grieve, 1999; Teixeira y Carvalho, 2009) y otros a partir de los 10 dS m⁻¹ (Xing et al., 2019), por lo que es una especie más tolerante a la salinidad que verdolaga de invierno.









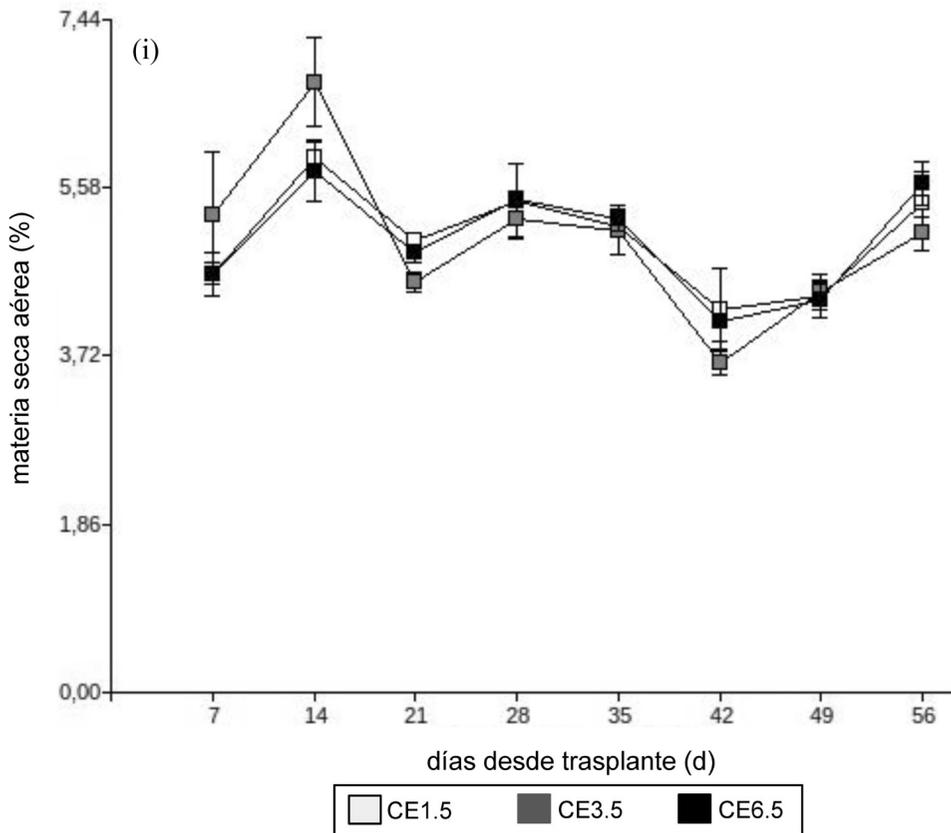


Fig. 1. Evolución en el tiempo de (a) peso fresco aéreo, (b) peso fresco de raíz, (c) tasa de crecimiento absoluta base fresca, (d) tasa de crecimiento relativa en base fresca, (e) peso seco aéreo, (f) peso seco de raíz, (g) tasa de crecimiento absoluta en base seca, (h) tasa de crecimiento relativa en base seca y (i) % de materia seca aérea de verdolaga de invierno (*Montia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas: 1,5 dS m⁻¹ (CE1.5), 3,5 dS m⁻¹ (CE3.5) y 6,5 dS m⁻¹ (CE6.5). La aparición de botones florales es a los 49 días desde trasplante. Signo * indica diferencias significativas entre tratamientos salinos respecto al control ($\alpha=0,05$).

Fig. 1. Evolution over time of (a) aerial fresh weight, (b) root fresh weight, (c) absolute growth rate of fresh weight, (d) relative growth rate of fresh weight, (e) aerial dry weight, (f) root dry weight, (g) absolute growth rate of dry weight, (h) relative growth rate of dry weight and (i) % aerial dry matter of winter purslane (*Montia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations: 1.5 dS m⁻¹ (CE1.5), 3.5 dS m⁻¹ (CE3.5) and 6.5 dS m⁻¹ (CE6.5). The appearance of flower buds is 49 days after transplant. Sign * indicates significant differences between the saline treatments and the control ($\alpha=0.05$).

En este ensayo se pudo apreciar a partir de los 42 y hasta los 49 días, momento previo a la aparición de los botones florales, una notable reducción del crecimiento en los tratamientos con agregado de sal, mientras que en el control (CE1.5) el crecimiento disminuye, pero en menor medida. Sin embargo, luego se observa una recuperación del peso en la semana subsiguiente. Si bien excedió a los objetivos de este trabajo, las plantas halófitas poseen un crecimiento reproductivo superior fundamentalmente

atribuido a la mejor distribución de recursos a la floración y el desarrollo de las semillas (Monteiro et al., 2003; Wang et al., 2017), por lo que previo a la floración, el crecimiento vegetativo podría haberse visto afectado en condiciones salinas.

Si bien los resultados obtenidos son muy variables y es complejo concluir, no se observaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento en base fresca absoluta ($p=0,5299$) ni relativa $p=0,4789$ (Figs. 1c y 1d). La tasa absoluta se mantuvo casi constante hasta la tercera semana de

trasplante, con un crecimiento exponencial hasta la sexta semana. Luego comenzó a decaer hasta el momento de la cosecha en los tratamientos CE1.5 y CE6.5, mientras que en CE3.5 decae muy abruptamente al momento de aparición de botones florales, para luego aumentar hasta el momento de la cosecha.

Los resultados obtenidos, si bien son variables, demuestran que la verdolaga de invierno se adapta a ambientes salinos. Con conductividades mayores a $1,5 \text{ dS m}^{-1}$, Grattan y Grieve (1999) describieron que en plantas no tolerantes existe una caída en el crecimiento debido a una disminución de acumulación de nitrógeno en tejidos. Agregaron que no es sorprendente dado que un incremento en la absorción y acumulación de cloruros es acompañado por una disminución de nitratos en raíz de muchos cultivos. En comparación, las especies tolerantes a la salinidad tienen una mayor tasa de absorción de nitratos (Kafkafi et al., 1992).

Respecto a peso seco aéreo (Fig. 1e), al igual que en peso fresco, en todos los tratamientos se relacionó linealmente con el tiempo hasta los 21 días desde el trasplante. A partir de entonces, se detectó un crecimiento exponencial mayor en el tratamiento CE1.5 (Fig. 2). Estos resultados se contraponen a lo hallado por Xing et al. (2019), que observaron una disminución de contenido de agua con el incremento de la conductividad eléctrica (15 dS m^{-1}) en verdolaga. Lo mismo se observó en lechuga, que con el incremento de la conductividad eléctrica (hasta $2,5 \text{ dS m}^{-1}$), el peso seco aumentó (Fallovó et al., 2009). El peso seco de raíz (Fig. 1f) se relacionó linealmente con el tiempo hasta los 21 días desde el trasplante. A partir de entonces, se detectó un crecimiento exponencial mayor en el tratamiento CE1.5 (Fig. 2). Estos resultados se contraponen a lo hallado por Xing et al. (2019), que observaron una disminución de contenido de agua con el incremento de la conductividad eléctrica (15 dS m^{-1}) en verdolaga. Lo mismo se observó en lechuga, que con el incremento de la conductividad eléctrica (hasta $2,5 \text{ dS m}^{-1}$), el peso seco aumentó (Fallovó et al., 2009). En peso seco de raíz (Fig. 1f), al igual que las variables antes descritas, a partir de la segunda semana el crecimiento exponencial mayor se detectó en el tratamiento CE1.5. A partir del día 42, se observó una disminución en CE1.5 y una disminución y posterior crecimiento en los tratamientos con sal. Del mismo modo que los parámetros en fresco, no se observó efecto de tratamiento salino en la tasa de crecimiento en base seca absoluta ($p=0,2969$) y relativa ($p=0,1987$), (Figs. 1g-h). Si bien los datos obtenidos muestran una variabilidad muy grande, se observa la misma tendencia para los

tres tratamientos.

Por último, no se observaron diferencias entre tratamientos ($p=0,9919$) en el porcentaje de materia seca aérea (Fig. 1i). Sí existe el mismo patrón de comportamiento durante todo el ciclo de cultivo para los tres tratamientos, lo que indica que el peso seco sigue la misma tendencia que el peso fresco. Los resultados difieren de otros autores, que observaron aumento de materia seca con el incremento de la salinidad (Petropoulos et al., 2020). Lo mismo se observó en cultivos hortícolas tradicionales como lechuga, coliflor y alcachofa: un incremento en el contenido de materia seca (Colla et al., 2013; Di Gioia et al., 2018) les antes descritas, a partir de la segunda semana el crecimiento exponencial mayor se detectó en el tratamiento CE1.5. A partir del día 42, se observó una disminución en CE1.5 y una disminución y posterior crecimiento en los tratamientos con sal. Del mismo modo que los parámetros en fresco, no se observó efecto de tratamiento salino en la tasa de crecimiento en base seca absoluta ($p=0,2969$) y relativa ($p=0,1987$), (Figs. 1g-h). Si bien los datos obtenidos muestran una variabilidad muy grande, se observa la misma tendencia para los tres tratamientos.

Por último, no se observaron diferencias entre tratamientos ($p=0,9919$) en el porcentaje de materia seca aérea (Fig. 1i). Sí existe el mismo patrón de comportamiento durante todo el ciclo de cultivo para los tres tratamientos, lo que indica que el peso seco sigue la misma tendencia que el peso fresco. Los resultados difieren de otros autores, que observaron aumento de materia seca con el incremento de la salinidad (Petropoulos et al., 2020). Lo mismo se observó en cultivos hortícolas tradicionales como lechuga, coliflor y alcachofa: un incremento en el contenido de materia seca (Colla et al., 2013; Di Gioia et al., 2018).

Indicadores de mecanismos de tolerancia a la salinidad

a. Concentración de sodio (Na), potasio (K) y Calcio (Ca) en tejidos

Se observó un efecto significativo de la interacción tratamiento-órgano ($p=0,00074$) sobre el catión Na (Fig. 3a). La mayor concentración del catión fue en hojas y aumentó con el agregado de sal, lo que demuestra que hay una absorción de sodio a conductividades crecientes, sin verse afectado en gran medida el crecimiento del cultivo. En inflorescencias sólo se ven diferencias significativas entre CE1.5 y CE6.5, mientras que en las raíces no hubo variaciones como respuesta al aumento de la CE. Para K (Fig. 3b), no hubo efecto de tratamiento ni diferencias entre

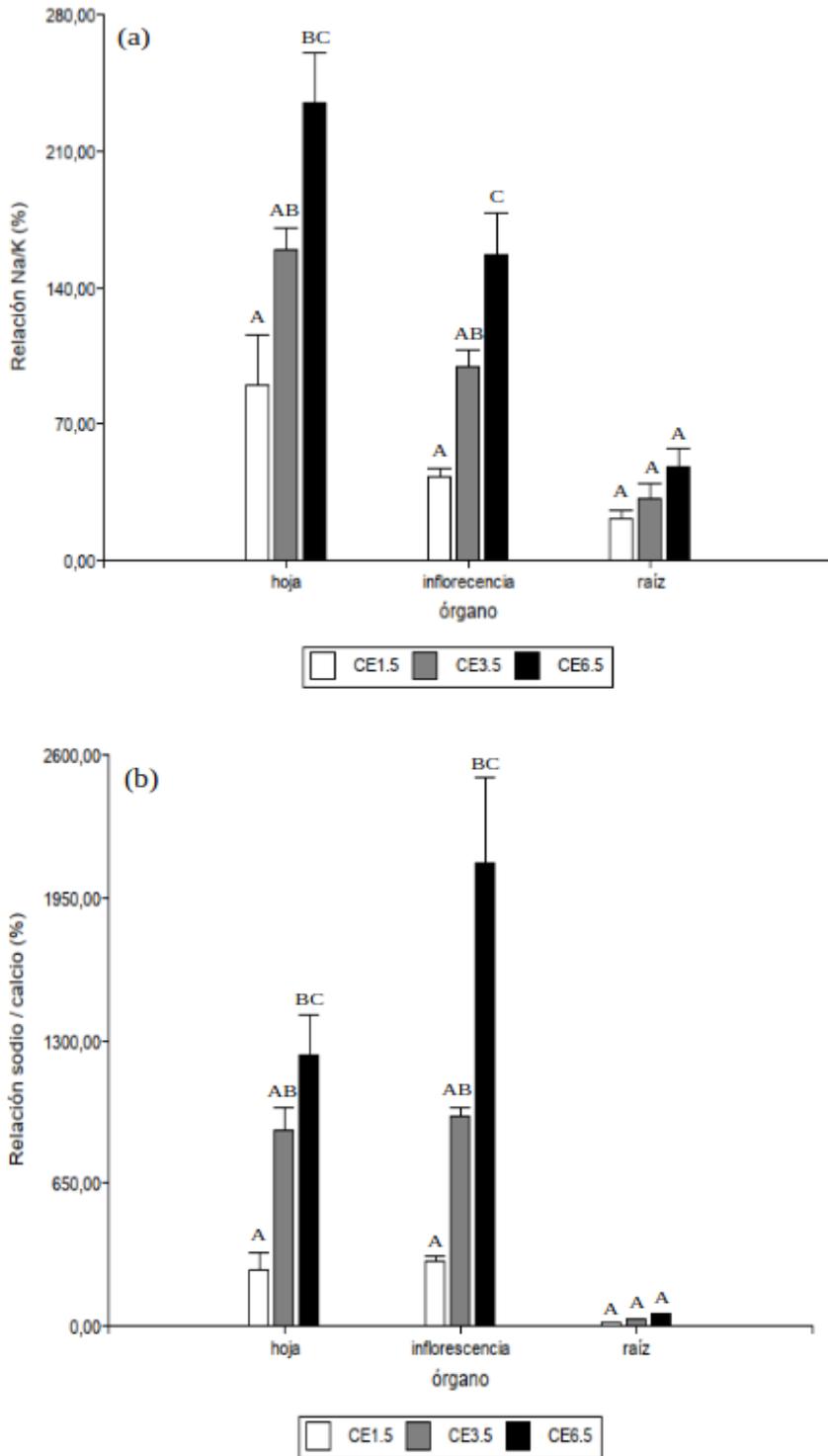
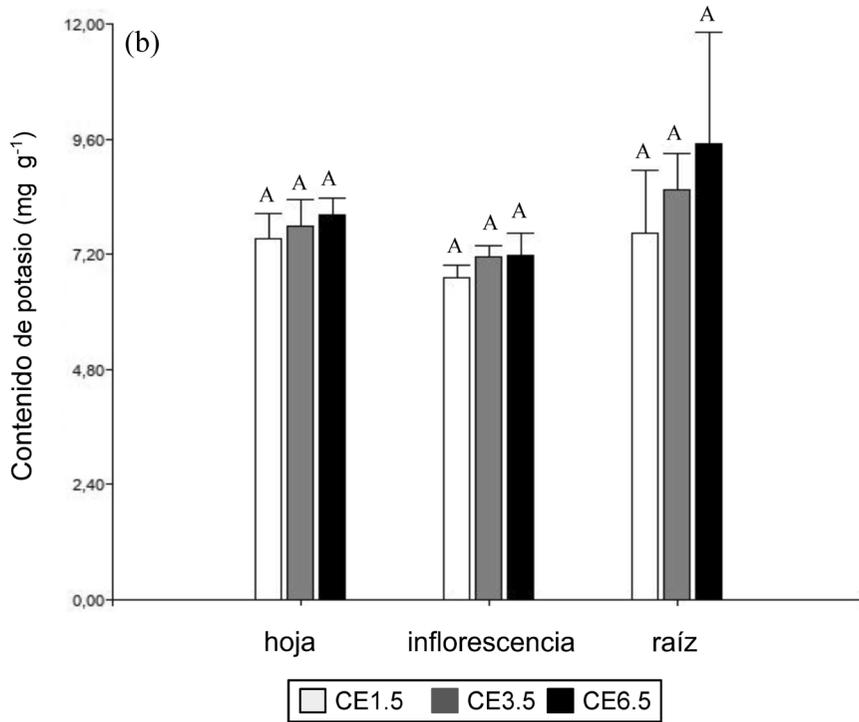
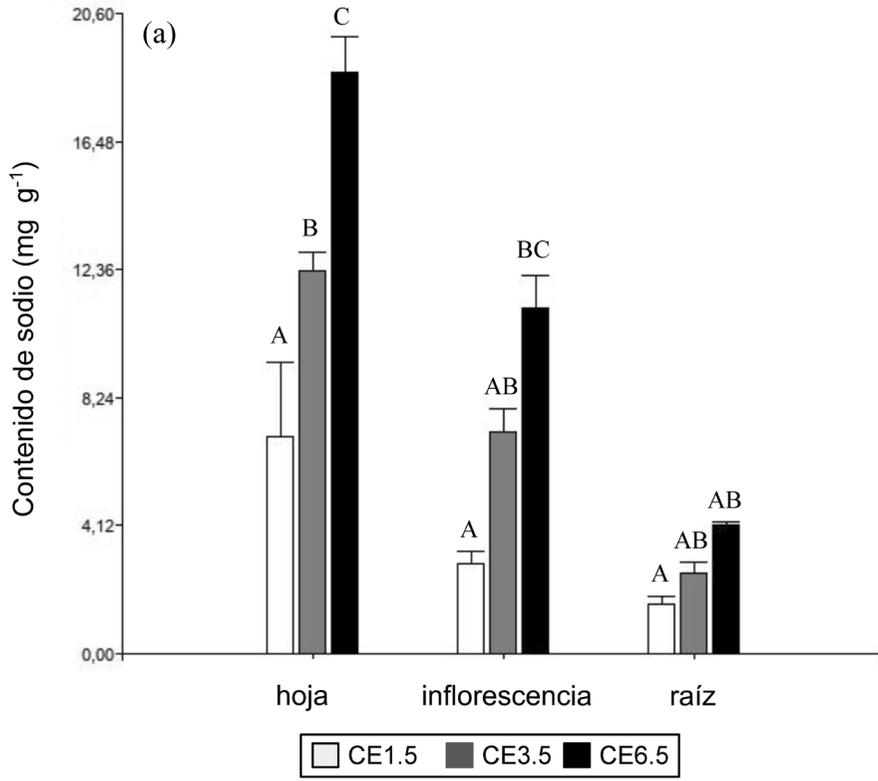


Fig. 2. Relación entre cationes (a) sodio/potasio (%) y (b) sodio/calcio (%) en hojas, inflorescencias y raíces de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas: 1,5, 3,5 y 6,5 dS m⁻¹. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (α = 0.05).

Fig. 2. Relationship between cations (a) sodium/potassium (%) and (b) sodium/calcium (%) in leaves, inflorescences, and roots of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations: 1.5, 3.5 and 6.5 dS m⁻¹. Different letters indicate differences between treatments (α = 0.05).



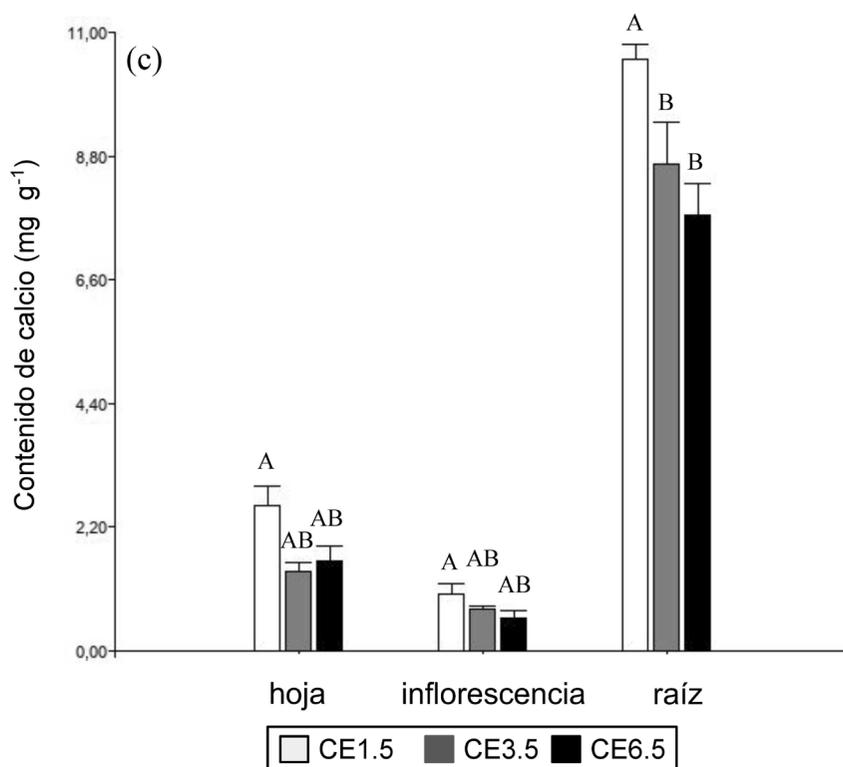


Fig. 3. Contenidos a cosecha de (a) sodio, (b) potasio y (c) calcio (mg g^{-1}) en hojas, inflorescencias y raíces de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas: 1,5, 3,5 y 6,5 dS m^{-1} . Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos ($\alpha=0.05$).

Fig. 3. Contents of (a) sodium, (b) potassium and (c) calcium (mg g^{-1}) determined at harvest in leaves, inflorescences and roots of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations: 1.5, 3.5 and 6.5 dS m^{-1} . Different letters indicate differences between treatments ($\alpha=0.05$).

órganos. Por último, para Ca (Fig. 3c) se observó un efecto de tratamiento ($p=0,0009$) y del órgano ($p\leq 0,0001$). Los mayores valores se encontraron en la raíz, y fue el único órgano que presentó una disminución significativa entre CE1.5 y CE6.5 sobre la concentración de Ca.

Los resultados obtenidos son similares a los encontrados por Teixeira y Carvalho (2009), quienes investigaron los efectos de estrés salino en verdolaga y observaron que el Na se acumuló en hojas y tallos, mientras que el contenido de K disminuyó. Si bien no se observó en este trabajo, una alta concentración de sodio suele generar una deficiencia de K, dado que, por una despolarización del potencial de membrana de la raíz, se reduce la fuerza de absorción de K y se produce una inactivación de canales (canal AKT1) y transportadores del catión (Bacha et al., 2015); para el catión Ca, hallaron mucha variabilidad. Kong y Zheng (2014), por su

parte, vieron en verdolaga una preferencia en la absorción de Na en comparación a otros cationes (K, Ca y Mg). También en verdolaga, pero con conductividades eléctricas mucho mayores a las planteadas en este trabajo (15 a 20 dS m^{-1}) – y perjudiciales para la mayoría de los cultivos hortícolas –, Xing et al. (2019) observaron que el agregado de cloruro de sodio a la solución nutritiva aumentó el contenido de Na en hojas, tallos y raíces. Asimismo, como los autores antes citados, observaron una disminución del contenido de K en hojas. Respecto al Ca, contrario a lo hallado en este trabajo, los mayores valores se encontraron en hojas, con tendencia creciente con el incremento de la salinidad. El mantenimiento de un adecuado nivel de Ca en suelos salinos es un factor importante dado que controla la toxicidad iónica en cultivos que son susceptibles a los daños por exceso de sodio o cloruro (Maas, 1993). En este ensayo se obtuvo una disminución

de Ca en los órganos evaluados (sólo significativo en raíz), pero esto no afectó al crecimiento del cultivo.

Relación Na/K y Na/Ca

Respecto a la relación Na/K y Na/Ca, se observó en todos los casos un incremento significativo de la relación con el aumento de la salinidad, lo que muestra una absorción de Na mayor que los otros dos cationes. En la relación Na/K (Fig. 2a) hubo diferencias significativas en hoja e inflorescencias. Las mayores diferencias se encontraron en inflorescencias, donde la relación fue 7 veces mayor en CE6.5 comparado con CE1.5, mientras que en hoja esta relación fue 4 veces mayor. En raíz no se observaron variaciones. Lo mismo se observó en los tres órganos para la relación Na/Ca (Fig. 2b): se encontraron diferencias significativas en hojas e inflorescencias (aunque menores que en la relación Na/K). En inflorescencia, el tratamiento CE6.5 presentó una relación 3,7 veces mayor que CE1.5, mientras que en hoja la diferencia fue 2,7 veces mayor. En raíces no se observaron diferencias.

En plantas glicófitas, la presencia de Na disminuye la absorción de potasio debido a un proceso de competencia entre cationes. Por el contrario, en una planta aparentemente tolerante a la salinidad como verdolaga de invierno, si bien se observó un incremento en la absorción de Na, éste no modificó la concentración de K en tejidos, como se indica en el apartado anterior. En plantas no tolerantes a la salinidad, la presencia de Ca por sobre Na influye sobre la selectividad de K y Na, cambiando la relación de absorción a favor de K (Grattan y Grieve, 1999). El agregado de Ca disminuye cambios en la morfología y anatomía de las plantas y tiene un rol preponderante en la conductividad hidráulica de la raíz (Neumann et al., 1994). Como se mencionó anteriormente, si bien se observó una relación negativa entre Na y Ca con el aumento de la concentración salina, el crecimiento del cultivo no se vio afectado.

b. Azúcares

En cuanto a la concentración de azúcares (Tabla 1), con mayores niveles de sales (mayor CE), la concentración de glucosa tendió a ser menor. En inflorescencias, la concentración más baja se observó en CE3.5. Sólo se lograron diferencias de la glucosa en inflorescencias: el tratamiento de CE3.5 fue significativamente menor que el control, ($p=0,06$); y en hojas CE6.5 significativamente menor que el control ($p=0,07$).

En el caso de la fructosa, sí pudo observarse un cambio de concentración en las raíces. En este órgano, se apreció un aumento del contenido de fructosa en CE3.5 respecto al control y CE6.5. En

Tabla 1. Contenidos de glucosa, fructosa y sacarosa (mg g^{-1}) en hojas, inflorescencias y raíces de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas (CE): 1.5, 3.5 y 6.5 dS m^{-1} . Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos ($\alpha=0.05$).
Table 1. Contents of glucose, fructose and sucrose (mg g^{-1}) in leaves, inflorescences, and roots of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations (CE): 1.5, 3.5 and 6.5 dS m^{-1} . Different letters indicate differences between treatments ($\alpha=0.05$).

CE (dS m^{-1})	Glucosa (mg g^{-1})			Fructosa (mg g^{-1})			Sacarosa (mg g^{-1})		
	hoja	inflo	raíz	hoja	inflo	raíz	hoja	inflo	raíz
CE 1.5	0,211+0,032 A	0,179+0,047 A	0,103+0,052 A	0,192+0,015 A	0,180+0,015 A	0,038+0,003 A	0,647+0,0453 A	0,2825+0,027 A	0,032+0,007 A
CE 3.5	0,118+0,07 AB	0,095+0,002 AB	0,08+0,0007 A	0,203+0,081 A	0,096+0,003 A	0,445+0,042 A	0,425+0,039 AB	0,1497+0,048 AB	0,039+0,0056 AB
CE 6.5	0,075+0,002 B	0,149+0,018 AB	0,073+0,008 AB	0,287+0,021 A	0,318+0,024 A	0,038+0,002 A	0,378+0,0172 AB	0,3034+0,098 A	0,054+0,0014 AB

hojas e inflorescencias, los niveles más altos de este azúcar tuvieron lugar bajo la CE más alta. En inflorescencias se presentó la misma tendencia que en los otros azúcares (la menor concentración se dio en el tratamiento de CE3.5). En las hojas, no se encontraron concentraciones muy distintas entre tratamientos, aunque hubo una tendencia de mayor concentración a mayor CE (se contraponen a lo obtenido con glucosa y sacarosa). Sin embargo, para la fructosa, estas diferencias tampoco fueron significativas estadísticamente.

En sacarosa, se encontró que con un aumento de la CE la concentración tendió a ser menor. En inflorescencias, la concentración más baja se observó en la CE3.5.

Los resultados obtenidos no parecieran seguir una tendencia clara. En este sentido, resulta complejo comprender la variación del contenido de azúcares ante condiciones de salinidad debido a que poseen múltiples funciones en las plantas que varían según órgano, estadio fenológico y condiciones del ambiente. Los azúcares juegan un rol importante en el crecimiento y mantenimiento de estructuras, con función nutricional, de regulación de metabolismo y como respuesta a un estrés abiótico (Yin et al., 2009). Ante estas situaciones, están implicados en el crecimiento, el almacenamiento y metabolismo de carbohidratos, la síntesis de proteínas y la activación del sistema antioxidante (Sami et al., 2016). En plantas sensibles a la salinidad, ocurre un aumento del contenido de azúcares (Parida et al., 2005). Sin embargo, en otros casos se observó que contenidos bajos de glucosa y sacarosa promovieron la síntesis de enzimas antioxidantes que funcionan no solamente como osmolitos sino como removedores de radicales libres (Sami et al., 2016). Así, no se descartaría en este ensayo que los menores niveles de glucosa observados en los tratamientos con agregado de sal con respecto al control podrían estar ligados a alguno de los mecanismos de tolerancia. Por último, el aumento de azúcares puede presentarse en determinado estado fenológico, pero no en otros (Shannon, 1997). Cabe considerar la importancia de medir esta variable en otros momentos del ciclo de la planta, con el fin de corroborar si se obtienen resultados diferentes a los expuestos en este trabajo.

c. Regulación hormonal: Ácido abscísico (ABA) y ácido salicílico (SAL)

Tanto en ABA (Fig. 4a) como en SAL (Fig. 4b), se observó el mismo comportamiento. En raíces, las concentraciones más altas se presentaron en CE3.5. Exactamente lo contrario ocurrió en hojas e inflorescencias, donde las concentraciones más bajas se observaron en CE3.5 y el valor más alto

en el tratamiento control.

Ante estrés salino, el ABA promueve la compartimentalización iónica, es decir, la acumulación de K y Ca y azúcares en vacuolas de las raíces, lo que contrarresta la absorción de Na y cloro, evitando la toxicidad y permitiendo el ajuste osmótico (Shannon, 1997; Rodríguez-Pérez, 2006; Gupta y Huang, 2014). Promueve también el cierre de estomas en las hojas a fin de reducir la transpiración (Leidi et al., 2002; Parida et al., 2005; Basu et al., 2017). Por tal motivo, lo esperado en una especie tolerante podría ser en principio, un aumento en sus concentraciones, ante condiciones de salinidad. Por otro parte, el ABA está implicado también en la reducción de la tasa de expansión foliar, por lo que en las plantas tolerantes podrían en una segunda instancia, reducirse los contenidos de ABA a fin de que se reactive el crecimiento. En ese caso, la acción del ABA en las especies tolerantes a salinidad, estaría interconectada y acompañada por otros mecanismos de protección en fases posteriores. En arroz, por ejemplo, Zhang et al. (2006) observaron una menor concentración de ABA en especies tolerantes a la salinidad respecto a las sensibles. Por ello, y al igual que en el caso de la glucosa, en este ensayo la menor concentración de ABA bajo CE3.5 respecto a CE1.5, podría estar vinculada a un mecanismo de tolerancia al estrés salino al evitar la detención del crecimiento. Esto coincide con los valores observados en las variables de crecimiento, que no se vieron afectados ante una CE de 3,5 y levemente afectados con CE6.5. Los niveles de esta hormona son regulados por un equilibrio dinámico entre síntesis y catabolismo (Zhang et al., 2006). En ese caso, la acción del ABA en las especies tolerantes a salinidad, estaría interconectada y acompañada por otros mecanismos de protección en fases posteriores.

En cuanto a SAL, si bien no existe tanta información al respecto, al igual que ABA, participa en procesos fisiológicos y de adaptación al estrés, como crecimiento, desarrollo, funcionamiento de las membranas celulares, relaciones hídricas, fotosíntesis, e inhibición de etileno (Mendoza, 2002; Eraslan et al., 2007; Chávez Suarez et al., 2012). Algunos autores hallaron que aplicaciones exógenas de SAL incrementa la tolerancia en la salinidad en arroz, zanahoria y maíz, aunque se desconoce su concentración en tejidos celulares (Khodary, 2004; Stevens, et al., 2006; Eraslan et al., 2007). En este trabajo, el único órgano en donde se vio una mayor concentración de SAL, con respecto al tratamiento control, fue en las raíces bajo la CE1.5 intermedia, pero este resultado no fue estadísticamente significativo. Si bien existen evidencias de que el SAL está implicado en la respuesta a varios tipos de estrés abióticos, las

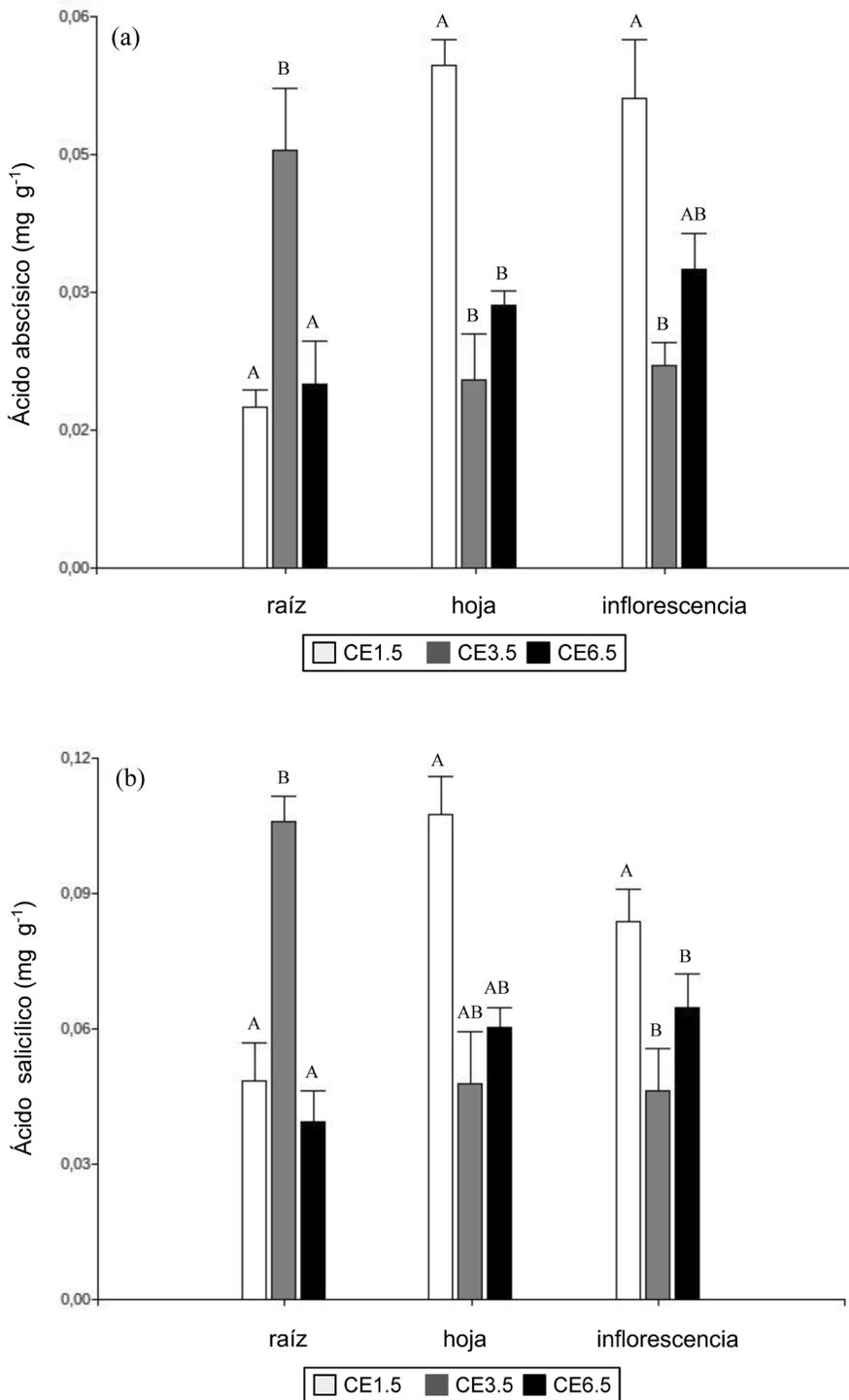


Fig. 4. Contenidos a cosecha de (a) ácido abscísico (mg g⁻¹) y (b) ácido salicílico (mg g⁻¹) en hojas, inflorescencias y raíces de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas: 1,5, 3,5 y 6,5 dS m⁻¹. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (α=0.05).

Fig. 4. Contents of (a) abscisic acid (mg g⁻¹) and (b) salicylic acid (mg g⁻¹) determined at harvest in leaves, inflorescences, and roots of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations: 1.5, 3.5 and 6.5 dS m⁻¹. Different letters indicate differences between treatments (α=0.05).

investigaciones realizadas dan muestra de que estas respuestas varían en cada especie. De hecho, se ha observado que una misma concentración aumenta la resistencia al estrés en una especie, y la reduce en otra (Yuan y Lin, 2008).

Por último, y en cuanto a su relación con el ABA y las tendencias semejantes halladas en todos los órganos analizados en este ensayo, la bibliografía indica que el SAL induce las reacciones protectoras mediadas por el ABA frente a estrés hídrico (Chávez Suarez et al., 2012). De todas formas, los resultados obtenidos no fueron determinantes como para considerar al SAL como un indicador de algún mecanismo de tolerancia a la salinidad.

d. Regulación antioxidante (evaluado solamente en hojas):

Componentes no enzimáticos

Respecto al contenido de glutatión (GSH), con incremento de la CE la tendencia es que el contenido de GSH aumenta (Tabla 2). Lo mismo observaron Yazici et al. (2007) en *Portulaca oleracea* L. (planta tolerante a la salinidad), o sea, un aumento de la actividad de GSH de 49 y 97% (comparado con el control) ante conductividades de 7 y 14 dS m⁻¹, respectivamente. En algodón (*Gossypium hirsutum* L.), especie medianamente tolerante a la salinidad, Meloni et al. (2003) encontraron aumentos del 53% respecto al control con una conductividad de 5 dS m⁻¹, comparado con el control. Los resultados observados en otras investigaciones indicarían que, para corroborar la actividad de GSH en verdolaga de invierno,

debería incrementarse la conductividad.

En el contenido de malondialdehído (MDA) tampoco se encontraron diferencias significativas (p=0,2581), aunque se presenta una tendencia a la disminución en su contenido en CE3.5. El MDA es un producto final de la peroxidación lipídica: altos contenidos indican una menor integridad de la membrana celular. Un menor daño peroxidativo bajo alta salinidad se ha asociado con un sistema antioxidante más eficiente en algodón y tomate (Gosset et al., 1994; Shalata y Tal, 1998). Por lo tanto, si a CE altas el contenido de MDA de las células disminuye, podría ser esto un indicador de tolerancia a la salinidad. Karakas et al. (2017) observaron en *Portulaca oleracea* L. un cambio significativo de MDA solamente en conductividades de 7,2 y 14,1 dS m⁻¹. Al igual que GHS, debería incrementarse la conductividad para corroborar si el MDA está implicado en la tolerancia a la salinidad de verdolaga de invierno.

Componentes enzimáticos

No se encontraron diferencias significativas en ninguno de los componentes enzimáticos: guaiacol peroxidasa -GPox- (p=0,7318), superóxido dismutasa -SOD- (p=0,5289) y catalasa -CAT- (p=0,7153) (Tabla 2). Para todos los componentes enzimáticos, sí se apreció una tendencia. La SOD, tiende a aumentar con conductividades eléctricas de 6,5 dS m⁻¹, siendo la SOD un 31% con respecto al tratamiento control. En CAT, por su lado, se observa una tendencia a disminuir la actividad de esta enzima al aumentar las conductividades eléctricas.

Lo mismo sucedido con los componentes

Tabla 2. Contenidos de glutatión y Malodialdehido (nmoles g⁻¹), guaiacol peroxidasa (µmol min⁻¹ mg prot⁻¹), superóxido dismutasa (U mg prot⁻¹) y catalasa (pmoles) a cosecha en hojas de verdolaga de invierno (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) cultivada en tres concentraciones salinas: 1,5, 3,5 y 6,5 dS m⁻¹. Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos (α= 0.05).

Table 2. Contents of glutathione and malondialdehyde (nmol g⁻¹), guaiacol peroxidase (µmol min⁻¹ mg prot⁻¹), superoxide dismutase (U mg prot⁻¹) and catalase (pmoles) determined at harvest in leaves of winter purslane (*Claytonia perfoliata* Donn ex Willd.) grown under three salt concentrations: 1.5, 3.5 and 6.5 dS m⁻¹. Different letters indicate differences between treatments (α= 0.05).

Cond. eléctrica (dS m ⁻¹)	Componentes no enzimáticos		Componentes enzimáticos		
	Glutatión (nmoles g ⁻¹)	Malondialdehido (nmoles g ⁻¹)	Guaiacol peroxidasa (µmol min ⁻¹ mg prot ⁻¹)	Superóxido dismutasa (U mg prot ⁻¹)	Catalasa (pmoles)
1,5	1282,18+124,59 A	38,08+9,66 A	0,00015+0,000106 A	0,8441+0,2287 A	2,052+0,7684 A
3,5	1411,61+163,64 A	28,54+2,17 A	0,00010+0,0000508 A	0,7519+0,3328 A	1,789+0,3328 A
6,5	1476+36,19 A	35,81+5,69 A	0,00015+0,0001021 A	1,1058+0,5140 A	1,745+0,2522 A

no enzimáticos se podrían aplicar para estas variables. Los ensayos en los que se observó actividad enzimática siempre presentaron mayores conductividades. Para GPox, en *Salicornia brachiata* (halófito comestible), Parida et al. (2010) vieron aumentos significativos en tratamientos de 20, 40 y 60 dS m⁻¹. Azevedo Neto et al. (2006) encontraron en hojas de un híbrido de maíz tolerante a la salinidad sometido a CE de 10 dS m⁻¹, aumentos de un 58% en la actividad de GPox, respecto al tratamiento control. Para SOD, por su parte, cultivares de arroz sensibles a la salinidad redujeron la actividad cuando se sometieron a un tratamiento de 12 dS m⁻¹, mientras que cultivares tolerantes apenas mostraron un ligero incremento en la actividad enzimática (Donisio-Sese y Tobita, 2000). Yazici et al. (2007) no encontraron variaciones en la actividad de SOD en hojas de *Portulaca oleracea* L. en conductividades eléctricas de 7 y 14 dS m⁻¹, comparadas con el control. Por último, para CAT, Melike Bor et al. (2003) encontraron aumentos de la actividad a CEs de 15 y 50 dS m⁻¹ en *Beta maritima* L., especie tolerante a la sal. Los autores también evaluaron CAT en remolacha azucarera (*Beta vulgaris* L.), y no observaron aumentos en la actividad de la enzima a los niveles de salinidad anteriormente mencionados. Por último, Yazici et al. (2007), determinaron aumentos en la actividad de CAT en plantas de *Portulaca oleracea* L. en conductividades eléctricas de 14 dS m⁻¹.

CONCLUSIONES

La verdolaga de invierno se adapta a un ambiente salino y acumula sodio en sus tejidos, sin verse afectado el crecimiento. Sin embargo, no todos los indicadores de tolerancia se vieron afectados, posiblemente por el rango de conductividad eléctrica evaluado, por lo que se propone explorar niveles mucho mayores en ensayos futuros.

LITERATURA CITADA

- Alconada, M. M., J. Zembo y N. Mórtoła. 2000. Influencia cualitativa del riego con aguas subterráneas en suelos con producciones intensivas a campo y en invernáculos. Suplemento - XI Congresso Brasileiro de Aguas subterráneas. Disponible en: <https://aguassubterraneas.abas.org/asubterraneas/article/view/23488> (Consulta 10 de agosto de 2022).
- Almeida Machado, R. and R. Serralheiro. 2017. Soil salinity: effect on vegetable crop growth management practices to prevent and mitigate soil salinization. *Horticulturae* 3:30. doi.org/10.3390/horticulturae3020030
- Anderson, M.E. 1985. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological samples. *Methods in Enzymology* 113:548-555. doi:10.1016/S0076-6879(85)13073-9
- Azevedo Neto, A.D., J.T. Prisco, J. Enéas-Filho, C.E.B. Abreu and E. Gomes-Filho. 2006. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt sensitive maize genotypes. *J. Environ. Exp. Bot.* 56: 87–94. doi:10.1016/j.envexpbot.2005.01.008
- Bacha H., R. Ródenas, E. López-Gómez, M.F. García-Legaz, M. Nieves-Cordones, R.M. Rivero, et al. 2015. High Ca²⁺ reverts the repression of high-affinity K⁺ uptake produced by Na⁺ in *Solanum lycopersicum* L. (var. microtom) plants. *J. Plant Physiol.* 180:72–79. doi:10.1016/j.jplph.2015.03.014
- Bandera, R. 2013. Rehabilitación de suelos salino-sódicos: Evaluación de enmiendas y de especies forrajeras. Tesis de Maestría en Producción Vegetal. Escuela para Graduados Alberto Soriano, Universidad de Buenos Aires, Argentina. <http://ri.agro.uba.ar/files/download/tesis/maestria/2013banderaramiro.pdf>
- Basu, S. and R. Rabara. 2017. Abscisic acid. An enigma in the abiotic stress tolerance of crop plants. *Plant Gene* 11B:90-98. doi:10.1016/j.plgene.2017.04.008
- Becana, M., P. Aparicio-Tejo, J. Irigoyen, and M. Sánchez-Díaz. 1986. Some enzymes of hydrogen peroxide metabolism in leaves and root nodules of *Medicago sativa*. *Plant Physiol.* 82:1169–1171. doi:10.1104/pp.82.4.1169
- Boline, D.R., and W. G. Schrenk, J. 1977. Atomic Absorption Spectroscopy of Copper and Iron in Plant Material. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* 60(5): 1170-1174.
- Bor, M., F. Ozdemir, and I. Tukan. 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. *Plant Science* 164: 77-84. doi:10.1016/S0168-9452(02)00338-2
- Bryant, P. 2013. Miner's lettuce. *Claytonia perfoliata* ssp. *perfoliata*. Disponible en <http://nathistoc.bio.uci.edu/plants/Montiaceae/Claytonia%20perfoliata.htm> (Consulta 12 de septiembre de 2022)

- Carranza, C., O. Lancho, D. Miranda y B. Chaves. 2009. Análisis del crecimiento de lechuga (*Lactuca sativa* L.) 'Batavia' cultivada en un suelo salino de la Sabana de Bogotá. *Agronomía Colombiana* 27(1): 41-48.
- Chávez Suárez, L., A. Álvarez Fonseca y R. Ramírez Fernández. 2012. Apuntes sobre algunos reguladores del crecimiento vegetal que participan en la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico. *Cultivos Tropicales* 33(3): 47-56.
- Colla, G., Y. Roupael, M. Cardarelli, E. Svecova, E. Rea, and L. Lucini. 2013. Effects of saline stress on mineral composition, phenolic acids and flavonoids in leaves of artichoke and cardoon genotypes grown in floating system. *J. Sci. Food Agric.* 93: 1119–1127. doi:10.1002/jsfa.5861
- Dionisio-Sese, M.L., and S. Tobita. 1998. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. *Plant Sci.* 135(1):1-9. doi:10.1016/S0168-9452(98)00025-9
- Di Gioia, F., E.N. Roskopf, C. Leonardi, and F. Giuffrida. 2018. Effects of application timing of saline irrigation water on broccoli production and quality. *Agric. Water Manag.* 203:97–104. doi 10.1016/j.agwat.2018.01.004
- Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, and C.W. Robledo. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar> (Consulta 7 de julio de 2022).
- Eraslan, F., A. Inal, A. Gunes, and M. Alpaslan. 2007. Impact of exogenous salicylic acid on the growth, antioxidant activity and physiology of carrot plants subjected to combined salinity and boron toxicity. *Scientia horticulturae* 113(2): 120-128. doi:10.1016/j.scienta.2007.03.012
- Falovo, C., Y. Roupael, E. Rea, A. Battistelli, and G. Colla. 2009. Nutrient solution concentration and growing season affect yield and quality of *Lactuca sativa* L. var. acephala in floating raft culture. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 89(10):1682-1689. doi: 10.1002/jsfa.3641
- FAO y GTIS. 2015. Estado Mundial del Recurso Suelo (EMRS) – Resumen Técnico. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura y Grupo Técnico Intergubernamental del Suelo, Roma, Italia. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/308054513_Estado_Mundial_del_Recurso_Suelo_-_Resumen_Tecnico (Consulta 5 de agosto de 2022)
- Gossett, D.R., E.P. Millhollon, and M.C. Lucas. 1994. Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt sensitive cultivars of cotton. *Crop Science* 34:706–714. doi:10.2135/cropsci1994.0011183X003400030020x
- Goykovic Cortés, V. y G. Saavedra del Real. 2007. Algunos efectos de la salinidad en el cultivo del tomate y prácticas agronómicas de su manejo. *Idesia (Arica)* 25(3): 47-58.
- Grattan, S., and C. Grieve. 1999. Mineral nutrient acquisition and response by plants grown in saline environments. pp 203-229. In M. Pessarakli (Ed.). *Handbook of plant and crop stress* (2nd ed.). New York, USA. doi:10.1201/9780824746728.ch9
- Gupta, B., and B. Huang. 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics* 2014:701596. doi: 10.1155/2014/701596
- Harris, M., N. Pellegrino, M.S. Giacomino, A. Chiesa y D. Frezza. 2013. Comportamiento agronómico -productivo y contenido de ácidos grasos poliinsaturados (Omega 3) de *Portulaca oleracea* y *Montia perfoliata*. *Chilean J. Agric. Anim. Sci.* 29(2):139-150. <https://revistas.udec.cl/index.php/chjaas/article/view/10507>
- Heath, R.L. and L. Packer. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives in Biochemistry and Biophysics* 125:189-198. doi:10.1016/0003-9861(68)90654-1Anderson
- Hussain, S. J. Zhang, C. Zhong, L. Zhu, X. Cao, S. Yu, B. Allen, J. Hu, and Q. Jin. 2017. Effects of salt stress on rice growth, development characteristics, and the regulating ways: A review. *Journal of Integrative Agriculture* 2017, 16(11): 2357–2374. doi: 10.1016/S2095-3119(16)61608-8
- Kafkafi, U. M., Y. Siddiqi, R. J. Ritchie, A. D. M. Glass and T. J. Ruth. 1992. Reduction of nitrate (13NO₃) influx and nitrogen (13N) translocation by tomato and melon varieties after short exposure to calcium and potassium chloride salts. *Journal of Plant Nutrition* 15(6-7):959-975. doi:10.1080/01904169209364374
- Karakas, S., K., M.A. Cullu, C. Kaya and M. Dikilitas. 2017. Comparison of two halophyte species (*Salsola soda* and *Portulaca oleracea*) for salt removal potential under different soil salinity conditions. *Turk. J. Agric. For.* 41: 183-190. doi:10.3906/tar-1611-82
- Khodary, S. 2004. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt-stressed maize plants. *Int. J. Agric. Biol.* 6(1): 5-8.

- Kong, Y., and Y. Zheng. 2014. Hydroponic Production of Purslane as a Sodium-removing Vegetable in NaCl-rich Nutrient Solution. *Hortscience* 49:201-206. doi: 10.21273/HORTSCI.49.2.201
- Lavado, R.S. 2009. Salinización y sodificación de suelos de producción agrícola extensiva por riego complementario (pp 45-58). En: Taboada, M., Lavado, R. (ed.) *Alteraciones de la fertilidad de los suelos: El halomorfismo, la acidez, el hidromorfismo y las inundaciones*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. <http://ri.agro.uba.ar/files/download/libros/L9789502911625.pdf>
- Lehner, A., C. Bailly, B. Flechel, P. Poels, D. Côme, and F. Corbineau. 2006. Changes in wheat seed germination ability, soluble carbohydrate and antioxidant enzyme activities in the embryo during the desiccation phase of maturation, *Journal of Cereal Science* 43(2): 175-182. doi: 10.1016/j.jcs.2005.07.005.
- Leidi, E. O. y J.M. Pardo. 2002. Tolerancia de los cultivos al estrés salino: qué hay de nuevo. FCA RI 2002, N° II. Disponible en <http://rephip.unr.edu.ar/handle/2133/642> (Consulta 23 de julio de 2022)
- Maas, E.V. 1993. Salinity and citriculture. *Tree Physiol.* 12:195-216. doi: 10.1093/treephys/12.2.195
- Meloni, D.A, M. Oliva, C. Martinez and J.Cambraia. 2003. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany* 49(1):69-76. doi: 10.1016/S0098-8472(02)00058-8
- Mendoza, A. B. 2002. *Ecofisiología y Bioquímica del estrés en plantas*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, México. https://www.researchgate.net/profile/Adalberto-Benavides-Mendoza/publication/305346608_Ecofisiologia_y_bioquimica_del_estres_en_plantas/links/57893ca808ae59aa6675e204/Ecofisiologia-y-bioquimica-del-estres-en-plantas.pdf
- Monteiro S., M.A. Piçarra Pereira, A.R Teixeira, V.B. Loureiro, and R.B. Ferreira. 2003. Environmental conditions during vegetative growth determine the major proteins that accumulate in mature grapes. *J. Agric. Food Chem.* 51:4046-4053. doi: 10.1021/jf020456v
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25:239-250. doi 10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x
- Neumann, P.M., H. Azaizeh, and D. Leon. 1994. Hardening of root cell walls: a growth inhibitory response to salinity stress. *Plant, cell and environment* 17(3):303-309. doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00296.x
- Noriega, G., E. Caggiano, M. López Lecube, D. Santa Cruz, A. Batlle, M. Tomaro, and K. Balestrasse. 2012. The role of salicylic acid in the prevention of oxidative stress elicited by cadmium in soybean plants. *Biometals* 25(6):1155-1165. doi: 10.1007/s10534-012-9577-z.
- Panta, S., T. Flowers, P. Lane, R. Doyle, G. Haros, and S. Shabala. 2014. Halophyte agriculture: success stories. *Environmental and Experimental Botany* 107:71-83. doi 10.1016/j.envexpbot.2014.05.006
- Parida, A. K., and A. B. Das. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60(3):324-349. doi: 10.1016/j.ecoenv.2004.06.010
- Pascale, S.D., and G. Barbieri. 1995. Effect of soil salinity from long-term irrigation with saline-sodic water on yield and quality of winter vegetable crops. *Scientia Horticulturae* 64:145-157. doi: 0.1016/0304-4238(95)00823-3
- Petropoulos, S.A., A. Fernandes, M.I. Dias, C. Pereira, R. Calhelha, A. Chrysargyris et al. 2020. Chemical Composition and Plant Growth of *Centaurea raphanina* subsp. mixta cultivated under Saline Conditions. *Molecules* 25(9):2204. doi:10.3390/molecules25092204
- Rodríguez-Pérez, L. 2006. Physiological implications of osmoregulation in plants. *Agronomía Colombiana* 24(1):28-37.
- Rouphael, Y., S. A. Petropoulos, M. Cardarelli, and G. Colla. 2018. Salinity as eustressor for enhancing quality of vegetables. *Sci. Hortic.* 234:361-369. doi: 10.1016/j.scienta.2018.02.048
- Rzedowski, G y J. Rzedowski. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Disponible en biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/Flora_del_Valle_de_Mx1.pdf (Consulta 28 de abril de 2022).
- Sami, F., M. Yusuf, M. Faizan, A. Faraz, and S. Hayat, S. 2016. Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 109:54-61. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.09.005
- Shannon, M. C. 1997. Adaptation of plants to salinity. *Advances in agronomy* 60:75-120. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60601-X
- Shannon, M.C. and C.M. Grieve. 1999. Tolerance of vegetable crops to salinity. *Scientia Horticulturae* 78:5-38. doi: 10.1016/S0304-4238(98)00189-7

- Shalata, A., and M. Tal. 1998. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennelli*. *Physiol. Plant.* 104:169–174. doi: 10.1034/j.1399-3054.1998.1040204.x
- Stevens, J., T. Senaratna, and K. Sivasithamparam. 2006. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilisation. *Plant Growth Regulation* 49(1):77-83. doi: 10.1007/s10725-006-0019-1
- Teixeira M., and I. S. Carvalho. 2009. Effects of salt stress on purslane (*Portulaca oleracea*) nutrition. *Annals of Applied Biology* 154:77-86. doi: 10.1111/j.1744-7348.2008.00272.x
- Turhan, A., H. Kuscü, N. Özmen, M. Sitki Serbeci, and A. Osman Demir. 2014. Effect of different concentrations of diluted seawater on yield and quality of lettuce. *Chilean Journal of Agricultural Research* 74(1):111-116. doi: 10.4067/S0718-58392014000100017
- Wang F. X., C.H. Yin, Y.P. Song, Q. Li, C.Y. Tian, and J. Song. 2017. Reproductive allocation and fruit-set pattern in the euhalophyte *Suaeda salsa* in controlled and field conditions. *Plant Biosyst.* 152:749–758. doi: 10.1080/11263504.2017.1330776
- Xing, J.C., J. Dongm, M. Wang, C. Liu, B. Zhao, Z. Zhu-Gui Wen et al. .2019. Effects of NaCl stress on growth of *Portulaca oleracea* and underlying mechanisms. *Brazilian Journal of Botany* 42:217–226. doi: 10.1007/s40415-019-00526-1
- Yazici, I., I. Türkan, A.H. Sekmen, and T. Demiral. 2007. Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany* 61(1):49-57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.02.010
- Yuan, S., and H.H. Lin. 2008. Minireview: Role of Salicylic Acid in Plant Abiotic Stress. *Zeitschrift für Naturforschung C* 63(5-6): 313-320. doi: 10.1515/znc-2008-5-601
- Zhang, J., W. Jia, J. Yang and A.M. Ismail. 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research* 97(1):111-119. doi: 10.1016/j.fcr.2005.08.018