

Función de las relaciones hídricas en la tolerancia a la salinidad de *Zea mays* L. tipo amylacea del valle de Lluta (Arica-Chile) cuando altos niveles de boro están disponibles

*Function of water relations in salinity tolerance of *Zea mays* L. type amylacea from Lluta valley (Arica-Chile) when high levels of boron are available*

Elizabeth Bastías¹, María B. González-Moro², Carmen González-Murua²

RESUMEN

En el extremo norte de Chile encontramos la región de Arica y Parinacota, y en ella un sorprendente valle de Lluta, que en lengua quechua significa “resbaloso” o “fangoso”. Un laboratorio natural que va desde el nivel del mar hasta 4.700 metros de altura y con un recorrido de tan solo 250 km en pocas horas, donde se observa un muestrario de la adaptación de la vida a condiciones extremas como es el caso del maíz lluteño. La disponibilidad de boro (B) en el valle de Lluta mitiga en parte los efectos negativos de la salinidad en este maíz. El ajuste osmótico le permite sobrevivir al maíz lluteño en condiciones de alta salinidad en el suelo. Sin embargo, la presencia de boro hace que esta estrategia y la elasticidad de la pared celular se mantengan a niveles de las plantas control debido a la alta disponibilidad de este elemento.

Palabras clave: ajuste osmótico, salinidad, maíz.

ABSTRACT

In the extreme north of Chile, we find the region of Arica and Parinacota, in it an amazing Valley of Lluta, which in the Quechua language means “slippery” or “muddy”. A natural laboratory that goes from sea level to 4,700 meters, high and with a route of only 250 km in a few hours, where a sample of the adaptation of life to extreme conditions is observed; as is the case of “lluteno” corn. Where the availability of Boro in the Lluta valley partially mitigates the negative effects of salinity in “lluteno” maize. The osmotic adjustment allows this maize to survive in conditions of high salinity in the soil, however, the presence of Boron makes this strategy and the elasticity of the cell wall remain at the levels of the control plants, due to high availability of boron.

Keywords: osmotic adjustment, salinity, maize.

Introducción

La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) predice que la población mundial habrá alcanzado casi los 10.000 millones de habitantes en 2050 (FAO, 2017), lo cual provocará un aumento del 70% en la demanda de alimentos en comparación con 2009 (Teste and Langridge, 2010). Simultáneamente, se está observando un rápido cambio en el clima y se prevé que esto reduzca la producción de cultivos (Nelson *et al.*, 2009). Los aumentos en la concentración de CO₂ atmosférico (c. 760 ppm), la temperatura

(entre 2,4 y 4,8 °C) y la salinidad (IPCC, 2014) son entorno previsible en el futuro. Los suelos agrícolas están disminuyendo entre un 1% y un 2% cada año en las zonas áridas y semiáridas debido a la salinización. Los costes derivados de estos cambios son potencialmente enormes, se estiman en 12.000 millones de dólares estadounidenses al año a nivel mundial y van en aumento (Teste and Langridge, 2010). La reducción del potencial osmótico celular por la acumulación neta de solutos se denomina ajuste osmótico y se considera un mecanismo importante para la tolerancia a la salinidad en las plantas, y esencial para el mantenimiento de turgor en estas

¹ Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Tarapacá. Arica, Chile

² Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea. Bilbao, Vizcaya, España.

* Autor de correspondencia: ebastias@academicos.uta.cl

condiciones. Así se demostró en dos genotipos de maíz donde el ajuste osmótico en hoja es un tipo de comportamiento fisiológico diferencial entre un maíz tolerante o sensible al estrés hídrico o salino (Liao *et al.*, 2022). La reducción del potencial osmótico en plantas estresadas puede ser el resultado de la acumulación de iones inorgánicos (Na^+ , Cl^- y K^+) o solutos orgánicos compatibles (carbohidratos solubles, aminoácidos, prolina, betaínas, etc.) (Hasegawa *et al.*, 2000). Por lo tanto, el ajuste osmótico en raíces y hojas contribuye a mantener la entrada de agua y el turgor, permitiendo el mantenimiento de los principales procesos fisiológicos en la planta, como la apertura estomática, fotosíntesis y expansión celular (Serraj y Sinclair, 2000). La disminución del potencial osmótico de la hoja no se realiza siempre por ajuste osmótico, y puede deberse también a un simple incremento en la concentración pasiva de solutos. Esta acumulación puede surgir de una disminución en el contenido de agua por unidad de peso seco, cambios en la elasticidad del tejido foliar o una distribución relativa del agua entre la fracción simplástica y apoplástica (Munns, 2002). Una estimación válida del ajuste osmótico solo puede realizarse correctamente con las mediciones del potencial osmótico a máxima hidratación para descartar el efecto de la deshidratación.

El ajuste osmótico basado en la síntesis de solutos orgánicos requiere un gasto energético (Marschner, 1995), mientras que otros autores argumentan que la acumulación en la vacuola de iones salinos abundantes en el medio de crecimiento proporciona solutos “baratos” para el ajuste osmótico. A modo de ejemplo, desde el punto de vista energético podemos señalar la diferencia de coste que existe en la síntesis de estos dos tipos de solutos. En primer lugar, el número de moles de ATP que se necesitan para que un mol de NaCl actúe como osmótico es de, aproximadamente, 4 moles en las células de la raíz y 7 moles en las células de la hoja, mientras que el número de moles de ATP requeridos para sintetizar un compuesto orgánico es mucho mayor. Por ejemplo, el número de moles de ATP requeridos para la acumulación de un mol del ion Na^+ en la vacuola es de 4-7 moles, comparado con los 34 moles de ATP que se necesitan para la síntesis de un mol de manitol, con los 41 moles para la síntesis de un mol de prolina, los 50 moles para la síntesis de glicinabetaína o 52 moles para la síntesis de sacarosa (Munns, 2002).

La presencia de iones salinos en los tejidos de la planta a niveles de concentración superiores a los tolerados origina daños característicos, dependiendo de la naturaleza y concentraciones de los iones. Resulta difícil generalizar el límite máximo de concentración tolerable para un determinado anión o catión potencialmente tóxico, ya que varía entre rangos muy amplios, según especies y variedades. Se ha demostrado, por varias vías, que las plantas pueden mantener bajos los niveles de los iones Cl^- y Na^+ . Entre los mecanismos posibles se encuentra una reducción de su entrada en la membrana plasmática de las células de la raíz, reducción del flujo desde la raíz hacia la parte aérea y la retranslocación desde las hojas a las raíces. Además, la tolerancia a alta salinidad en hojas durante la acumulación de Cl^- y Na^+ a nivel celular puede lograrse a través de una eficiente retención de la sal dentro de las vacuolas (Ashraf *et al.*, 2001). En maíz, la variación genética intervarietal en la tolerancia a las sales está asociada con la baja tasa de transporte de la sal a la parte aérea. Por lo tanto, la exclusión de Na^+ , que ocurre tanto a nivel celular como en planta entera, está positivamente correlacionada con la tolerancia a salinidad. Se debe tener presente que el Na^+ es el ión más tóxico en maíz en condiciones de salinidad (Fortmeier y Schuber, 1995).

Algunos estudios demuestran que la concentración de K^+ en la planta disminuye al aumentar la salinidad o la relación $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ en el medio. La reducción en la absorción de K^+ por la planta en presencia de Na^+ , es un proceso competitivo entre ambos cationes, aunque las plantas muestran una mayor selectividad para la toma de K^+ que para Na^+ . Quizás por ello, a pesar de los numerosos estudios que indican una disminución en la absorción y translocación de K^+ en las plantas cultivadas, en suelos donde predomina el Na^+ , hay pocos datos que demuestran que la adición de K^+ en estas condiciones mejora el desarrollo de las plantas (Subbarao *et al.*, 1990).

Materiales y métodos

Condiciones de crecimiento y diseño experimental

El maíz corresponde a un germoplasma nativo del norte de Chile, *Zea mays* L. tipo amilácea del valle de Lluta (variedad local), y fue germinado en una mezcla de vermiculita-perlita 1:1 (v/v). Las plántulas fueron trasplantadas a una maceta de

plástico con cuatro plantas por maceta y regadas cada dos o tres días, para mantener la capacidad de campo, con una solución con $20 \text{ mM NO}_3\text{-N/L}^{-1}$ (González-Moro *et al.*, 1997) ajustada al pH 5,5. Esta solución nutritiva básica fue el tratamiento control. Las plantas se pusieron completamente al azar. Crecieron en condiciones de invernadero con una media de día y noche de $25 \text{ }^\circ\text{C}$ y $18 \text{ }^\circ\text{C}$, 60-70% de humedad relativa, respectivamente. La intensidad de luz fue de $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y suplementada con lámparas blancas tibias (Philips SON-T AGRO 400, Belgium), dando un fotoperiodo de 14 horas. Todas las soluciones fueron preparadas con agua desionizada, y el pH, potencial osmótico y la conductividad eléctrica se monitorearon cada semana. Durante los primeros días después de la germinación, las plantas se regaron solo con la solución nutritiva para mantener similares condiciones nutritivas. Luego, cuando las plantas mostraban la segunda hoja totalmente expandida fueron expuestas al exceso de boro y salinidad por 20 días. El tratamiento control consiste en la solución nutritiva básica sin salinidad (NaCl-0) o sin exceso de boro (B-0). La solución nutritiva básica fue suplementada con 100 mM NaCl (baja salinidad, L) o 430 mM NaCl (alta salinidad, H). El exceso de boro se aplicó en forma de ácido bórico para las diferentes soluciones como control, baja y alta salinidad y para obtener 20 ($334 \mu\text{M}$) y 40 ($668 \mu\text{M}$) mg kg^{-1} en la solución nutritiva. También se estudió la interacción de los tratamientos entre boro y salinidad. Las mediciones fisiológicas y la cosecha total de las plantas se hicieron a los 20 días de tratamiento. Todos los experimentos descritos fueron repetidos tres veces en forma independiente con seis réplicas cada vez.

Mediciones de relaciones hídricas

El potencial hídrico (Ψ_w) y el potencial osmótico (Ψ_o) de la hoja fueron medidos en la parte alta de la planta, en hoja totalmente expandida (tercera posición de la hoja) tres horas después del amanecer. Ψ_w se midió con bomba de presión (Skye SKPM 1400/40, UK) de acuerdo a la técnica de Scholander *et al.* (1965). Inmediatamente después se colocaron pequeños segmentos de hojas y raíces de cada cosecha en viales de centrifuga de 2 mL, se congelaron en N_2 líquido y se almacenaron a $-80 \text{ }^\circ\text{C}$. En el caso de las hojas, se eliminaron las nervaduras principales. A continuación, los segmentos de

tejido se descongelaron y centrifugaron a 13.200 g durante 5 min para extraer la savia celular. Se colocaron muestras de la savia ($15 \mu\text{L}$) en tubos Eppendorf y se midió la osmolaridad de la savia (Ψ_o) utilizando un osmómetro automático de depresión del punto de congelación (Osmomat 030, Gonotec, Alemania). Para la calibración se utilizó una solución estándar de NaCl. El potencial de turgencia (Ψ_p) se estimó como la diferencia entre Ψ_w y Ψ_o . Como una medida del ajuste osmótico (OA) para salinidad, un valor para Ψ_o en plena turgencia (Ψ^{100}) fue calculado como el producto de los valores medidos Ψ_o y CRA, $\Psi_o^{100} = (\Psi_o \times \text{CRA})/100$. Estos se asumen como un agua apoplástica insignificante. Por lo tanto, OA se calculó como la diferencia entre el potencial osmótico en plena turgencia para plantas salinizadas (Ψ_o^{100s}) y plantas no salinizadas (Ψ_o^{100c}). El módulo de elasticidad (ϵ) se calculó como $\epsilon = \Delta P \div \Delta V/V$, donde P es la presión de turgencia, V es el volumen y V/V , aproximadamente, los valores de la diferencia en CRA entre tejido fresco y completamente hidratado (Rivelli *et al.*, 2002).

Análisis estadístico

Los datos experimentales fueron analizados por ANOVA y las diferencias se compararon mediante la prueba de Duncan, con un nivel de significancia de $P < 0,05$ utilizando el software SPSS, versión 11/PC (SPSS 11,0; 2001). Todos los experimentos descritos se repitieron tres veces de forma independiente con seis repeticiones cada vez.

Resultados

En la Tabla 1, se representan los parámetros característicos del estado hídrico de *Zea mays* L. amylacea en condiciones no salinas y de salinidad, así como en ausencia o presencia de B. Los valores del CRA eran similares en todos los tratamientos, con valores alrededor del 91%, lo cual indica que el estado hídrico del ecotipo amylacea a nivel de hoja fue óptimo, aun en condiciones severas de salinidad (430 mM NaCl). El estrés salino indujo una reducción significativa del Ψ_o y Ψ_w , si bien el suplemento adicional de B en condiciones salinas minimizaba la disminución en el Ψ_o y Ψ_w . El potencial de presión celular o turgencia (Ψ_p) se considera un parámetro clave para el mantenimiento del crecimiento celular. Este parámetro no mostraba

Tabla 1. Contenido hídrico relativo (CRA), potencial hídrico (Ψ_w), potencial osmótico (Ψ_o), potencial de turgor (Ψ_p), potencial osmótico a turgencia máxima (Ψ_o^{100}), grado de ajuste osmótico ($AO = -(\Psi_o^{100s} - \Psi_o^{100c})$) y módulo de elasticidad a hidratación máxima (ϵ) de *Zea mays* L. amylacea después de 20 días de tratamiento con B y NaCl.

Los valores representan las medias \pm SE de tres réplicas por experimento ($n = 3$). Los valores indicados con diferentes letras son significativamente diferentes a un nivel de significación $P < 0,05$.

Tratamientos		CHR (%)	Ψ_w (MPa)	Ψ_o (MPa)	Ψ_p (MPa)	Ψ_o^{100} (MPa)	AO	ϵ
NaCl (0mM)	B0	93,4 \pm 1,9a	-0,32 \pm 0,03a	-0,87 \pm 0,08a	0,55 \pm 0,07a	-0,81 \pm 0,05a	-	3,98 \pm 0,06abc
	B20	92,9 \pm 1,5a	-0,40 \pm 0,03ab	-	0,61 \pm 0,07a	-0,94 \pm 0,06ab	-	4,62 \pm 0,06bc
	B40	93,4 \pm 0,9a	-0,37 \pm 0,05ab	-1,04 \pm 0,15ab	0,67 \pm 0,07a	-0,97 \pm 0,40ab	-	4,57 \pm 0,23bc
NaCl (100mM)	B0	92,8 \pm 2,4a	-0,51 \pm 0,07acd	-1,25 \pm 0,09bc	0,74 \pm 0,08a	-1,16 \pm 0,06abc	0,35 \pm 0,05ab	5,83 \pm 0,07d
	B20	91,0 \pm 1,7a	-0,55 \pm 0,08bcd	-1,23 \pm 0,01bc	0,68 \pm 0,11a	-1,12 \pm 0,16abc	0,18 \pm 0,12a	4,88 \pm 0,13cd
	B40	90,6 \pm 2,9a	-0,42 \pm 0,07ab	-1,21 \pm 0,01abc	0,79 \pm 0,16a	-1,10 \pm 0,19abc	0,12 \pm 0,11a	3,25 \pm 0,17a
NaCl (430mM)	B0	91,0 \pm 3,4a	-0,86 \pm 0,13c	-1,50 \pm 0,05c	0,64 \pm 0,15a	-1,37 \pm 0,04c	0,55 \pm 0,07b	8,06 \pm 0,09e
	B20	85,7 \pm 5,8a	-0,69 \pm 0,07cde	-1,44 \pm 0,01c	0,75 \pm 0,28a	-1,23 \pm 0,26bc	0,30 \pm 0,24ab	3,39 \pm 0,27a
	B40	85,6 \pm 4,8a	-0,72 \pm 0,08de	-1,31 \pm 0,06bc	0,59 \pm 0,08a	-1,12 \pm 0,07abc	0,15 \pm 0,10a	3,69 \pm 0,07ab

diferencias significativas entre los tratamientos, con valores alrededor de 0,70 MPa. El ajuste osmótico (AO) fue calculado como la diferencia entre los valores del potencial osmótico a turgencia máxima de las plantas salinizadas (Ψ_o^{100s}) y las plantas control (Ψ_o^{100c}). Así, el grado de AO estimado para este ecotipo de maíz mostraba valores entre 0,35-0,55 MPa para condiciones de baja y alta salinidad, respectivamente. Sin embargo, la aplicación de B a la solución disminuía en más de un 50% el grado de AO. En *Zea mays* L. amylacea el módulo de elasticidad (ϵ) fue alrededor de 4,0 MPa para plantas no salinizadas y aumentaba hasta valores entre 5,8 - 8 MPa con los tratamientos con NaCl en ausencia de B, lo que significa un incremento de la rigidez de las paredes celulares. Este cambio en la pared celular en condiciones salinas era minimizado por la presencia de B. Así se evitaba la rigidificación de la pared celular si las plantas salinizadas disponían de presencia adicional de B, manteniéndose valores de ϵ similares a los observados en las plantas control.

Discusión

El primer efecto que provoca la presencia de sales en el medio de cultivo es un estrés hídrico, ya que la capacidad de absorción de agua por la planta disminuye a medida que lo hace el potencial hídrico del medio. Por lo tanto, altos niveles de NaCl en el medio de cultivo reducen o dificultan la absorción de agua por parte de las plantas, condición que podría provocar una severa deshidratación en estas, si no son capaces de realizar ajuste osmótico. Asimismo, si las

plantas que crecen en condiciones salinas muestran una alta tasa de transpiración, pueden presentar, además de una severa deshidratación, gran cantidad de iones tóxicos en la parte aérea. Una respuesta inmediata de la planta a la salinidad que mitiga el flujo de iones a la parte aérea es el cierre estomático (Hasegawa *et al.*, 2000). Así, la disminución del Ψ_w y Ψ_o en los tejidos vegetales con el aumento de la salinidad del medio implica una reducción del potencial de presión celular o turgor (Ψ_p) (Munns *et al.*, 2002; Munns, 2002). Esta disminución del turgor y del estado hídrico reduce considerablemente el crecimiento inicial, ya que el mantenimiento del potencial de presión celular es necesario para la expansión celular y el crecimiento (Munns *et al.*, 2002). En este sentido, se ha determinado que los valores de Ψ_w y Ψ_o en los tejidos pueden disminuir con el incremento de la concentración de sal en el medio (Sohan *et al.*, 1999). En el ecotipo amylacea se produce una disminución del Ψ_w desde valores de -0,37 MPa a valores entre -0,7 y -0,86 MPa, así como una mayor reducción del Ψ_o . Esta disminución del Ψ_w y Ψ_o en hoja del ecotipo amylacea, en condiciones de alta salinidad, era menor en comparación con otros cultivares de maíz y otros cultivos para los cuales se han valores de -0,86 para Ψ_w y -1,5 MPa, para Ψ_o . En cambio, en las variedades de maíz Giza 2 (Abd-El Baki, 2000), Pioneer 3906 (Vetterlein *et al.*, 2004) y en el genotipo tolerante a salinidad BR5033 (Azevedo Neto *et al.*, 2004) los valores fueron menores que -1,5 MPa, tanto para el Ψ_w como para Ψ_o para condiciones salinas menores que las impuestas en nuestro experimento. En cultivares altamente tolerantes a salinidad, como

cv Romsom HS90 de girasol (Rivelli *et al.*, 2002) y cvs Serena y Saredo de sorgo (Netondo *et al.*, 2004), también los valores de ambos potenciales eran significativamente menores que $-1,6$ MPa, con valores incluso hasta $-4,1$ MPa. Además, en nuestro estudio se observó que la disminución del Ψ_w y del Ψ_o estaba relacionada con el incremento de la concentración de NaCl en el tejido foliar, indicando la capacidad del ecotipo (Bastías *et al.*, 2004) para realizar ajuste osmótico basado en la acumulación de iones inorgánicos. Similar comportamiento se ha determinado en plantas de *Capsicum anuum* y girasol (Sohan *et al.*, 1999). Este descenso del Ψ_o está a menudo relacionado con un mecanismo activo de ajuste osmótico, que implica la acumulación en el interior de la célula de iones inorgánicos que la planta toma desde el suelo o del medio de crecimiento. Este proceso es considerado barato para la planta desde el punto de vista energético (Netondo *et al.*, 2004). En el ecotipo amylacea la acumulación de bajos niveles de Na^+ ($\leq 0,3\%$) en el tejido foliar contribuiría a la disminución del Ψ_o , mientras que en la raíz los iones Na^+ y Cl^- parecen contribuir en mayor medida a la disminución del Ψ_o (Bastías *et al.*, 2004). Este mecanismo fisiológico les permite a las plantas, tanto halófitas como glicófitas, sobrevivir en entornos salinos, debido a un ajuste osmótico por la compartimentación intracelular de las sales fuera del citoplasma, mediada por transportadores dependientes de energía y presentes en la membrana de la vacuola (Chinnusamy *et al.*, 2005). La actividad de los antiportadores de Na^+/H^+ (familia NHX) se ha asociado a vesículas del tonoplasto (Ashraef *et al.*, 2001) y se consideran los responsables de la compartimentación del Na^+ en la vacuola. Sin embargo, el ajuste osmótico también puede realizarse a través de la síntesis de solutos orgánicos en el citosol, lumen o matriz de los orgánulos para mantener el turgor durante el desarrollo en condiciones del estrés salino. Este proceso es energéticamente más caro para la célula que el ajuste osmótico basado en iones inorgánicos (Munns, 2002). Hsiao (1993) señala que en ausencia de mecanismos específicos de adaptación puede ocurrir que la salinidad provoque un gran descenso del Ψ_w , resultando una rápida reducción del Ψ_p y que, de inmediato, se traduciría en una ralentización o parada del crecimiento. En el ecotipo amylacea, como se explicó anteriormente, el Ψ_w mostró un ligero descenso y el Ψ_p no se observó afectado por la salinidad (Tabla 1). Por lo tanto, la reducción del crecimiento debido a la salinidad puede

ser una estrategia que permite el mantenimiento de un contenido alto de agua en la planta (Santa-Cruz *et al.*, 2002) o una consecuencia del efecto iónico en el citoplasma o en la función del cloroplasto. En nuestro estudio, el estado hídrico del ecotipo, expresado como CRA era óptimo (91%), incluso en condición severa de salinidad tanto en presencia como en ausencia de B (Tabla 1).

Una rápida subida de la concentración de Na^+ en el citoplasma o en la pared celular ocurre cuando la vacuola no puede seguir almacenando gran cantidad de sales (Munns, 2002). Dado que este cultivar es capaz de acumular Na^+ desde valores de 0,3% a 1,1% (Bastías *et al.*, 2004) sin una mayor disminución del Ψ_o , podría ocurrir que estos iones Na^+ produzcan un efecto hiperiónico. En este sentido, las propiedades elásticas de las paredes celulares son fundamentales para entender la expansión celular que acompaña al crecimiento, así como otras características del movimiento del agua en condiciones de salinidad. El ajuste de la elasticidad de la pared celular en condiciones de estrés osmótico puede ayudar a mantener la entrada de agua. Así, al disminuir la elasticidad de las células disminuye el Ψ_p , y con ello disminuye el Ψ_w en la planta (Bowman y Roberts, 1985).

Conclusión

La disponibilidad de boro en el valle de Lluta mitiga en parte los efectos negativos de la salinidad en el maíz lluteño. El ajuste osmótico le permite sobrevivir a este maíz en condiciones de alta salinidad en el suelo. Sin embargo, la presencia de boro hace que esta estrategia y la elasticidad de la pared celular se mantengan a niveles de las plantas control debido al exceso de este elemento.

Los resultados obtenidos en el estudio deben tenerse en cuenta a la hora de desarrollar un manejo agronómico para suelos con altos niveles de salinidad y exceso de boro. Además, *Zea mays* L. amylacea puede ser un recurso de germoplasma único para mejorar la tolerancia a la salinidad o al exceso de boro en otros maíces.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por el proyecto Convenio de Desempeño Educación Superior Regional UTA-1795 (Arica-Chile) and UTA mayor 9728-20.

Literatura citada

- Abd-El Baki, G.K.; Siefert, F.; Man, H.M.; Weiner, H.; Kaldenhoff, R.; Kaiser, W.M.
2000. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity. *Plant, Cell and Environment*, 23: 515-521.
- Ashraf, M.N.; Nazir, N.; McNeilly, T.
2001. Comparative salt tolerances of amphidiploid and diploid *Brassica* species. *Plant Science*, 160: 683-689.
- Azevedo Neto, A.D.; Prisco, J.T.; Eneas-Filho, J.; De Lacerda, C.F.; Silva, J.V.; Alves da Costa, P.H.; Gomes-Filho, E.
2004. Effects of salt stress on plant growth, stomatal response and solute accumulation of different maize genotype. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 16: 31-38.
- Bastías, E.; González-Moro, M.B.; González-Murua, C.
2004. *Zea mays* L. amylacea from the Llutu Valley (Arica-Chile) tolerates salinity stress when high levels of boron are available. *Plant and Soil*, 267: 73-84.
- Bowman, W.D.; Roberts, S.W.
1985. Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. *Physiologia plantarum*, 65: 233-236.
- Chinnusamy, V.; Jagendorf, A.; Zhu, J.K.
2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*, 45: 437-448.
- Chow, W.S.; Ball, M.C.; Anderson, J.M.
1990. Growth and photosynthetic responses of spinach to salinity: implications of K⁺ nutrition for salt tolerance. *Functional Plant Biology*, 17: 563-578.
- FAO.
2017. The future of food and agriculture - Trends and Challenges. Roma. Italia. 117 p.
- Fortmeier, R.; Schubert, S.
1995. Salt tolerance of maize (*Zea mays* L.): the role of sodium exclusion. *Plant, Cell. Environment*, 18: 1041-1047.
- González-Moro, B.; Lacuesta, M.; Becerril, J.M.; González-Murua, C.; Muñoz-Rueda, A.
1997. Glycolate accumulation causes a decrease of photosynthesis by inhibiting RUBISCO activity in maize. *Journal of Plant Physiology*, 150: 388-394.
- Hasegawa, P.M.; Bressan, R.A.; Zhu, J.K.; Bohnert, H.J.
2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51: 463-499.
- Hsiao, T.C.
1993. Effects of drought and elevated CO₂ on plant water use efficiency and productivity. In *Interacting stresses on plants in a changing climate* Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 435-465.
- Liao, Q.; Gu, S.; Kang, S.; Du, T.; Tong, L.; Wood, J.D.; Ding, R.
2022. Mild water and salt stress improve water use efficiency by decreasing stomatal conductance via osmotic adjustment in field maize. *Science of the Total Environment*, 805: 150364.
- Marschner, H.
1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press, New York.
- Munns, R.; Husain, S.H.; Rivelli, R.; James, R.; Condon, A.G.; Lindsay, M.; Lagudah, E.S.; Schachtman, D.P.; Hare, R.A.
2002. Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. *Plant and Soil*, 247: 93-105.
- Munns R.
2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 239-250.
- Nelson, R.G.; Hellwinckel, C.M.; Brandt, C.C.; West, T.O.; De La Torre Ugarte, D.G.; Marland, G.
2009. Energy use and carbon dioxide emissions from cropland production in the United States, 1990-2004. *Journal of Environmental Quality*, 38: 418-425.
- Netondo, G.W.; Onyango, J.C.; Beck, E.
2004. Sorghum and salinity: I. Response of growth, water relations, and ion accumulation to NaCl salinity. *Crop science*, 44: 797-805.
- Rivelli, A.R.; James, R.A.; Munns, R.; Condon, A.G.
2002. Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. *Functional Plant Biology*, 29: 1065-1074.
- Santa-Cruz, A.; Martínez-Rodríguez, M.M.; Perez-Alfocea, F.; Romero-Aranda, R.; Bolarin, M.C.
2002. The rootstock effect on the tomato salinity response depends on the shoot genotype. *Plant Science*, 162: 825-831.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA.
1965. Sap pressure in vascular. *Plants. Science*, 148: 339-346.
- Serraj R, Sinclair T.R.
2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell and Environment*, 2: 333-341.
- Sohan, D.; Jasoni, R.; Zajicek, J.
1999. Plant-water relations of NaCl and calcium-treated sunflower plants. *Environmental. Experimental Botany*, 42: 105-111.
- Subbarao, G.V.; Johansen, C.; Kumar Rao, J.V.D.K.; Jana, M.K.
1990. Response of the pigeonpea-Rhizobium symbiosis to salinity stress: variation among Rhizobium strains in symbiotic ability. *Biology and Fertility of Soils*, 9: 49-53.
- Tester, M.; Langridge, P.
2010. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 327: 818-822.
- Vetterlein, D.; Kuhn, K.; Schubert, S.; Jahn, R.
2004. Consequences of sodium exclusion for the osmotic potential in the rhizosphere - comparison of two maize cultivars differing in Na⁺ uptake. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 167: 337-344.