

Incorporación de la Académica Correspondiente Ph.D. Edith Taleisnik**Conferencia****La salinidad. Una oscura amenaza para la agricultura**E. Taleisnik ^{a, b, c}^a Investigadora Principal, CONICET^b Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales (IFRGV) "Ing. Agr. Victorio Trippi", Centro de Investigaciones Agropecuarias (CIAP), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)^c Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Católica de Córdoba

El presente escrito es una síntesis de la conferencia con la que fui incorporada a la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria en abril del 2017. En consecuencia, la bibliografía abarca principalmente hasta fines de 2016, aunque algunas citas son más recientes. Contiene muchos elementos del capítulo que escribimos Andrés Rodríguez y yo (Taleisnik y Rodríguez, 2017) en el libro "Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina. Recursos y aprovechamiento productivo" (Taleisnik y Lavado 2017).

LA SAL Y LOS AMBIENTES SALINOS

Los ambientes salinos, por su belleza despojada e imponente, por sus silencios, por sus inconmensurables extensiones policromas, por su flora pertinaz, cautivan a quienes los transitan, a quienes interactúan con ellos. Pablo Neruda, el gran poeta chileno, rindió homenaje a estos ambientes con el estremecedor poema "Oda a la Sal" referido al Salar de Atacama, en Antofagasta.

La sal ha jugado un papel fundamental en el desarrollo de la civilización. La palabra salario proviene de la latina "salarium" que indicaba pagos hechos con o para sal. La sal se utilizaba antiguamente para la preservación de alimentos, y fue una tecnología de apoyo esencial para los viajes transmarinos que derivaron en la exploración del planeta, la reafirmación de su esfericidad, y en la ampliación de la frontera que ocurrió en el siglo XV. Estos aspectos se refieren el "lado claro" de la sal.

El "lado oscuro" se refiere a los excesos de sales solubles en los suelos y sus efectos sobre los cultivos, ya que, invariablemente, su rendimiento y calidad se ven afectados negativamente en ambientes salinos. Estos efectos se conocen desde tiempos inmemoriales. Se presume, por ejemplo, que el ocaso de la civilización sumeria en la

Mesopotamia, ocurrido entre unos 2100 y 1700 años antes de la era actual, fue ocasionado en parte por la salinización de suelos agrícolas, donde el trigo, cultivo muy susceptible a esta condición, fue gradualmente reemplazado por la cebada, de mayor tolerancia a la salinidad (Jacobsen and Adams, 1958).

LOS SUELOS AFECTADOS POR SALINIDAD Y ALCALINIDAD EN EL MUNDO Y EN LA ARGENTINA. MEDIDA DE LA SALINIDAD EN SUELOS

La salinidad y alcalinidad de suelos están entre las más perniciosas de las condiciones que afectan adversamente el crecimiento y rendimiento de las plantas. Informes recientes (FAO, 2015) indican que, a nivel mundial, más de 412 millones de has están afectadas por salinidad, y 618 millones por sodicidad. Argentina se cuenta entre los países más afectados por salinidad y alcalinidad en el mundo (Lavado, 2008), junto con Ucrania, Rusia, China, EEUU, Canadá, Sud África, y Australia. La presencia de suelos salinos en la Argentina ocurre en muy diversos ambientes y su origen es tanto natural, como inducido por actividades antrópicas, principalmente productivas, como la agricultura, la aplicación de riego, la sustitución de praderas por cultivos, el manejo forestal, etc. (Taleisnik y Lavado, 2017). Estos ambientes abarcan desde mallines en la Patagonia a salitrales en las provincias del Noreste. Incluyen tanto suelos áridos y semiáridos no irrigados, muy salinos, con vegetación adaptada, como ambientes bajo riego y con agricultura intensiva. También se encuentran grandes extensiones salinas en hábitats húmedos, donde predominan suelos sódicos. Se estima que la salinidad afecta al menos 20 millones de hectáreas en la llanura pampeana; 1,7 millones en los Bajos Submeridionales de Santa Fe, unos 5,5 millones en la llanura Chaco-Pampeana que abarca parte de Santiago del Estero, Córdoba, y Tucumán, lo cual, en total, suma unos 26 millones de hectáreas en nuestro país.

¿De qué hablamos al decir "salinidad" en suelos? Como medida indirecta de la salinidad en soluciones se utiliza su conductividad eléctrica (CE), que es proporcional a la concentración de iones presentes en la solución. Se dice que un suelo es salino cuando la CE llega a 4 dSm^{-1} (deci Siemens por metro), aproximadamente equivalente a 40 mM (milimolar) de cloruro de sodio (United States Regional Laboratory, 1954), y eso es menos de un 10% de la concentración salina del agua de mar. Sin embargo, una definición más funcional indica que "salinidad en suelos" es la acumulación de sales hidrosolubles en las capas superficiales de suelo a niveles tales que impactan negativamente en la

producción agrícola, la calidad del ambiente y el bienestar económico de la población. En los suelos salinos la CE del extracto a saturación es alta y el porcentaje de sodio intercambiable <15 , mientras que en los suelos alcalinos no salinos, este porcentaje es >15 , y la CE es baja; un subgrupo dentro de estos, los sódico salinos, tienen alto nivel de carbonato de sodio en solución y por ende alta CE. Los suelos alcalinos suelen poseer bajo contenido de materia orgánica, altos contenidos de limo, estructura masiva y de fácil dispersión y pobre estabilidad estructural. Como consecuencia, presentan compactaciones y costras superficiales, baja permeabilidad, poca aireación, restringida oportunidad de laboreo y condiciones adversas para el desarrollo radical. Las principales limitaciones nutricionales de los suelos sódicos incluyen toxicidad por Na y B, deficiencias de Zn, Fe, Cu y P, cuya solubilidad disminuye a pH alcalino y en menor medida, deficiencias Ca, K y Mg (Marschner, 1995).

INFORMACIÓN DISPONIBLE SOBRE LOS EFECTOS DE LA SALINIDAD Y ALCALINIDAD EN PLANTAS.

Los suelos salinos y alcalinos imponen severas limitaciones para la implantación y crecimiento de cultivos. En los salinos, derivan del exceso de iones potencialmente tóxicos, como Na^+ , Cl^- y SO_4^{2-} que conducen a mermas en la disponibilidad hídrica y a desbalances iónicos. En el caso particular de los suelos alcalinos, el crecimiento de las plantas se ve afectado negativamente por factores multifacéticos e interconectados que derivan de sus características físicas que conducen a disminuciones en la disponibilidad de agua y oxígeno, y fisiológicas, referidas a desbalances nutricionales. El aprovechamiento sostenible de las áreas consideradas marginales para la agricultura a causa de restricciones edáficas (salinidad y alcalinidad) y climáticas requiere de cultivos adaptados a esas condiciones y ha motorizado la investigación acerca de los mecanismos de tolerancia a estos estreses.

Desde la segunda mitad del siglo XX, la investigación sobre las causas fisiológicas y moleculares que subyacen a las respuestas de las plantas cultivadas bajo condiciones de salinidad fue muy activa (Flowers, 2004). El reconocimiento de que las plantas halófilas o naturales de lugares salinos, cuentan evidentemente con mecanismos de adaptación a tales condiciones, promovió una corriente de investigación sobre los mismos, cuyos resultados fueron resumidos en el trabajo de Flowers *et al.*, (1977) y actualizados en

numerosas revisiones más recientes, entre ellas Flowers and Colmer, (2008, 2015), Rozema and Schat, (2013), Nikalje *et al.*, (2018).

Si bien existen revisiones más antiguas sobre las respuestas de plantas no halófilas a la salinidad (por ejemplo, Bernstein y Hayward, (1958), las bases conceptuales del tema fueron resumidas en el trabajo seminal de Greenway and Munns, (1980), que aún sigue teniendo vigencia: el estrés salino impone a las plantas limitaciones hídricas y iónicas, y estas últimas, a su vez, pueden ocasionar desbalances nutricionales y toxicidad. Las limitaciones hídricas de la salinidad se manifiestan *per se* en las primeras etapas de la exposición al estrés salino, cuando la planta aún no ha captado el exceso de iones del sustrato pero disminuye significativamente su capacidad de captación de agua (Munns, 1993). Más adelante, los efectos hídricos conviven con los efectos iónicos, producto del incremento de la concentración interna de los iones que se encuentran en exceso en sustratos salinos, tales como Na^+ y Cl^- . Al desarrollo de la revisión de Greenway and Munns, (1980) contribuyó de manera fundamental el conocimiento proveniente de estudios *in vitro* que indicaban que altas concentraciones salinas afectaban con magnitudes similares la actividad de enzimas citosólicas provenientes tanto de plantas halófilas como no halófilas (Greenway and Osmond, 1972), y mucho más severamente que concentraciones semejantes de solutos orgánicos. Altas concentraciones internas de tales iones pueden resultar en: alteraciones en la acumulación de elementos esenciales tales como K^+ (Wu *et al.*, 2015), Ca^{++} (Läuchli *et al.*, 2004) y N o en desbalances hídricos a nivel celular generados por la acumulación de sales en diversos compartimentos, entre ellos el apoplasto (Oertli, 1968). Las alteraciones metabólicas que generan especies activas de oxígeno en exceso son una consecuencia secundaria de las alteraciones tanto hídricas como iónicas

Según este esquema, los aspectos centrales de la adaptación al estrés salino son la restricción del acceso de iones potencialmente tóxicos, principalmente Na^+ y Cl^- a los sitios de activo metabolismo, tanto a nivel de órgano (Davenport *et al.*, 2005), como subcelularmente (Tester and Davenport, 2003), el balance hídrico otorgado por solutos orgánicos e inorgánicos (Zhang *et al.*, 1999), el mantenimiento de concentraciones intracelulares de nutrientes esenciales adecuadas para el normal metabolismo (Wu *et al.*, 2015) y los mecanismos de detoxificación de especies reactivas del oxígeno. En el establecimiento de estas respuestas intervienen complejas redes de señalización y de

regulación de expresión génica, cuyos componentes y función están siendo identificados (Hasegawa *et al.*, 2000; Park *et al.*, 2016).

En este marco conceptual, los mecanismos que contribuirían a la tolerancia a la salinidad son de tres tipos (Rajendran *et al.*, 2009, Roy *et al.*, 2014), aunque pueden actuar concurrentemente, ya que no son excluyentes entre sí. Los del primer tipo, confieren tolerancia al bajo potencial hídrico asociado a la salinidad del sustrato, a través del balance hídrico otorgado por solutos orgánicos e inorgánicos (Zhang *et al.*, 1999) garantizando el ingreso continuo de agua a la planta. Los del segundo tipo, agrupan procesos de control de la captación de iones potencialmente tóxicos, como Na⁺ y Cl⁻, y el mantenimiento de concentraciones intracelulares de nutrientes esenciales adecuadas para el normal metabolismo. Estos mecanismos intervienen también en la compartimentación de Na⁺ y Cl⁻ a nivel intracelular para mantener la acumulación de los mismos en el citoplasma por debajo de concentraciones que pudieran resultar tóxicas para el metabolismo. Es decir, la actividad de los mecanismos de compartimentación de iones protege los sitios de metabolismo activo, principalmente en láminas foliares, y contribuye a evitar la muerte prematura de las hojas. Por último, los procesos del tercer tipo conllevan a la tolerancia del tejido foliar a los iones tóxicos acumulados (James *et al.*, 2008). Entre estos últimos se encuadran los mecanismos que conducen a controlar el estrés oxidativo mediante el incremento en la actividad de los sistemas de detoxificación de especies reactivas del oxígeno, o ROS por sus siglas en inglés (Reactive Oxygen Species). En los tres tipos de mecanismos puede observarse variabilidad intraespecífica (James *et al.*, 2008) que aporta elementos diferenciales para la tolerancia a la salinidad, tal como se ha visto en trigo (Rajendran *et al.*, 2009) y en girasol (Céccoli *et al.*, 2012) y que potencialmente pueden aprovecharse en la construcción piramidal de genotipos tolerantes por acumulación de diversas características que confieren este carácter.

El estrés por alcalinidad ha recibido mucha menos atención que el estrés salino, aunque resulta más complejo y negativo para el crecimiento de las plantas. Como se indicó más arriba, el crecimiento de las plantas en suelos alcalinos se ve afectado negativamente por factores multifacéticos e interconectados que derivan de sus características físicas y fisiológicas, por lo tanto, los abordajes experimentales para analizar las respuestas fisiológicas de las plantas a la alcalinidad, deben contemplar ambos aspectos limitantes: estructurales y nutricionales. En el aspecto nutricional, se han identificado deficiencias de Fe en un número acotado de ecotipos de *Lotus japonicus* cultivados en alcalinidad

(Babuín *et al.*, 2014). En un estudio similar, con un número más amplio de genotipos de esta especie se pudo constatar que la tolerancia a la alcalinidad dependía de los mecanismos de captación de Fe y de alteraciones estructurales en las raíces Campestre *et al.*, (2016).

Actualmente se han identificado las bases moleculares de muchos de los mecanismos de tolerancia a salinidad mencionados en la revisión de Greenway and Munnus, (1980), tal como puede apreciarse en algunas de las más recientes (Hasegawa, 2013; Roy *et al.*, 2014; Arzani y Ashraf, 2016). El empleo de esta información para la generación de genotipos tolerantes por bioingeniería es un tema de innegable actualidad (Mickelbart *et al.*, 2015, Gou *et al.*, 2018). Pero la liberación de material tolerante es solamente una primer etapa, que debe ser integrada con medidas de manejo aptas para los ambientes a los que se destina el nuevo germoplasma. Una investigación agrícola con impacto en la producción requiere de la efectiva colaboración entre científicos que trabajen en diversas disciplinas (biólogos moleculares, genetistas, fisiólogos, agrónomos), mejoradores y productores (Passioura, 2010). Requiere además, de la adopción de métodos de relevamiento confiables y pertinentes (Hackl *et al.*, 2014), y de un preciso conocimiento de los ambientes a los cuales están destinados los esfuerzos del mejoramiento. El análisis crítico de los alcances de los resultados obtenidos con los sistemas experimentales empleados, la adecuada identificación de características fisiológicas ligadas al rendimiento bajo estrés como metas de la fenotipificación (Ghanem *et al.*, 2015), así como el escalamiento a campo de los ensayos, resultan esenciales para la liberación de nuevo germoplasma apto para zonas salinas.

LA CONTRIBUCIÓN DE NUESTRO GRUPO AL CONOCIMIENTO DE LOS MECANISMOS DE TOLERANCIA A LA SALINIDAD Y ALCALINIDAD EN PLANTAS

Al regresar del exterior con mi flamante doctorado en respuestas del tomate a salinidad, seguí trabajando en ese tema. Era lo más práctico para poder establecerme. Me fue bien con mis solicitudes de fondos, y durante varios años logré financiamiento para trabajar en tomate y salinidad. Sin embargo, al mismo tiempo, pensaba que mi responsabilidad hacia el país era trabajar en un tema de importancia local. Así comencé a explorar algunos mecanismos de tolerancia a la salinidad en gramíneas forrajeras locales del género *Pappophorum*. En esa época, me incorporé a la docencia en la Universidad

Católica de Córdoba, y en seminarios donde interaccionaba con la gente de forrajes y de producción animal, tomé cabal conciencia de que el problema de la salinidad en la Argentina estaba relacionado, fundamentalmente, al corrimiento de las actividades pecuarias desde zonas núcleo para la agricultura, hacia áreas marginales... y que eso requería de pastos forrajeros adaptados a tales condiciones.

Como dije más arriba, nuestros trabajos sobre forrajeras comenzaron con *Pappophorum* donde pudimos relacionar tolerancia a la salinidad con presencia de glándulas salinas (Taleisnik and Anton, 1988, Taleisnik, 1989), elementos epidérmicos especializados en la excreción de sales (Céccoli et al, 2015). Años más tarde, ya plenamente enfocados en el tema forrajes para zonas afectadas por salinidad, logramos uno de los 50 primeros subsidios a la innovación que dio el MINCYT en el año 1994 para trabajar en pastos para zonas afectadas por salinidad. En *Chloris gayana*, la Grama Rhodes, partimos desde la productividad (Pérez et al., 1999), comparando genotipos cercanos genéticamente, pero de respuestas contrastantes a la salinidad, y llegamos a identificar algunas de las causas de la tolerancia a la salinidad en esta especie (Luna et al., 2000, de Luca et al., 2001, Luna et al., 2002), entre ellas, la presencia de glándulas salinas y de mecanismos de defensa antioxidante. Las glándulas salinas constituyen uno de los caracteres sobre los cuales se basa la selección (de Luca et al. 2001) y el mejoramiento para tolerancia a la salinidad (Loch y Zorin 2010) en esta especie y contribuyó al desarrollo del primer cultivar tetraploide con tolerancia incrementada a este estrés (Epica INTA Pemán). El aval de la empresa de semillas forrajeras Oscar Pemán SA, con quienes seguimos vinculados, atestigua sobre la utilidad de nuestros resultados.

El logro de una pastura en ambientes salinos, no sólo depende de la disponibilidad de germoplasma con tolerancia, sino también del ajuste de las tecnologías de siembra, entre ellas el tipo de labranza. También se han llevado a cabo, a nivel local, algunas experiencias de manejo de esta especie sobre suelos salinos. Se observó que la siembra de *C. gayana* en ambientes salinos debe efectuarse manteniendo la cobertura del suelo, como lo es en siembra directa, mientras que en suelos con bajo contenido de sales, si bien resulta más efectiva la siembra convencional, ambos tipos de siembra promueven el logro de una pastura bien implantada y productiva (Pérez et al. 2014a). A un año de la siembra, *C. gayana* cv Finecut implantada por siembra directa mostró mayor producción de biomasa en comparación con una siembra convencional (Pérez et al. 2014b).

En gramíneas, la productividad depende de la generación y la duración funcional del área foliar. La zona de expansión foliar en gramíneas está restringida a unos pocos centímetros ubicados en la base de las láminas. Allí, la salinidad comúnmente induce el acortamiento y la disminución de tasas de crecimiento. Nuestros trabajos en esta zona de *Chloris gayana* (Ortega *et al.*, 2006) nos llevaron a descubrir, posteriormente, en maíz, el rol de las especies activas de oxígeno en la expansión foliar (Rodríguez *et al.*, 2002) y su participación en las respuestas de esa zona a la salinidad (Rodríguez *et al.*, 2004, Rodríguez *et al.*, 2007). Fuimos los primeros en informar este hecho, y luego se sumaron otras evidencias sobre el papel "positivo" que juegan las especies activas de oxígeno apoplásticas, en eventos de señalización que regulan la actividad de canales de iones y el crecimiento de células vegetales.

A partir de entonces hemos seguido trabajando en la identificación de mecanismos de tolerancia a la salinidad, sobre todo en pastos forrajeros subtropicales (Ruiz and Taleisnik, 2013, Pittaro *et al.*, 2016) pero también otros cultivos. Específicamente, en girasol identificamos componentes de la tolerancia a los componentes iónico y osmótico de la salinidad (Céccoli *et al.*, 2012), y en lechuga que la susceptibilidad diferencial al tipburn tiene que ver con la actividad antioxidante (Carassay *et al.*, 2012). Hoy, el foco de nuestro trabajo está puesto en las respuestas a la alcalinidad (Luna *et al.*, 2016, 2018). Al intentar discriminar las causas de los efectos de la alcalinidad sobre el crecimiento de *P. coloratum* observamos que fueron menos marcados en hidroponia que en suelo Luna *et al.*, (2016), indicando que la hipoxia de suelos y la alcalinidad del sustrato redujeron el crecimiento de manera no sinérgica. Esto puso de manifiesto que los estudios referentes a tolerancia a la alcalinidad efectuados en hidroponia, se enfocan solamente en un aspecto: las deficiencias de nutrientes que derivan de la presencia de bicarbonato en el suelo. Con respecto a estas deficiencias, pudimos detectar en sorgo, que la tolerancia a la alcalinidad y a la deficiencia de Fe tienen bases comunes, relacionadas a la expresión de genes que intervienen en la síntesis, excreción y recaptura de fitosideróforos, aminoácidos no proteicos que facilitan la captación de Fe y Zn en condiciones de deficiencia en el sustrato (Luna *et al.*, 2018), tales como las que ocurren en condiciones de alcalinidad.

LA INVESTIGACIÓN EN LA ARGENTINA SOBRE SALINIDAD Y ALCALINIDAD

Hoy se tiene una cuantiosa plataforma de conocimientos sobre la tolerancia a la salinidad y alcalinidad. Un análisis bibliográfico en diversas fuentes y bases de datos revela de manera general la magnitud de los esfuerzos locales en investigación sobre el tema. La base Scopus (www.scopus.com) que reúne información bibliográfica de un amplio espectro de publicaciones (libros, trabajos en publicaciones periódicas y presentaciones a congreso) desde 1970, analizada con las siguientes palabras clave: salinity, salt tolerance, sodicity, alkalinity, siendo excluyente para ciencias agrícolas, y poniéndose como filtro la filiación a la Argentina indicó algo más de 700 publicaciones hasta el momento de escribir este trabajo. De éstas, un 83% se refirió a plantas y microorganismos, y el resto a suelos. Entre las primeras, más del 87% son sobre plantas y los estudios fisiológicos son los más numerosos. Para detectar trabajos argentinos que no hubiesen sido captados por esa base, se investigó la base SCIELO (<http://www.scielo.org.ar/cgi-bin/wxis.exe/iah/#refine>) con las palabras clave salinidad, alcalinidad y sodicidad, y solamente los trabajos referidos a suelos y plantas, detectándose 85 registros, desde 2000 a la fecha. Trabajos argentinos anteriores se buscaron en revistas impresas, que develaron inquietudes regionales por la temática, Además, se investigó la base INTA2 (<http://www.sidalc.net/inta2.htm>), con las palabras clave salinidad y sodicidad (180 registros). En esta base se encontraron muchas de las publicaciones mencionadas anteriormente, pero, además, informes técnicos, presentaciones a congreso, artículos de divulgación, tesis, etc. Resulta por lo tanto, una fuente de información alternativa a la publicada en las revistas periódicas.

Ese análisis bibliográfico indicó que tenemos definidos los problemas locales, que se ha desarrollado investigación básica, y que hay aplicaciones tecnológicas. ¿Es posible decir si el esfuerzo en investigación sobre el tema salinidad /alcalinidad /sodicidad en la Argentina ha sido suficiente? Para hacerlo, sería necesaria una estimación de las pérdidas económicas y ambientales ocasionadas por estas condiciones de salinidad y sodicidad. Sin embargo, es necesario mencionar que la producción bibliográfica argentina sobre el tema está muy por debajo de la australiana (equivalente a un 20 %) y de la paquistaní (un 70%), países que han tomado el tema salinidad como problema prioritario.

LA RED ARGENTINA DE SALINIDAD RAS

En el año 2005, en congruencia con la toma de conciencia en la comunidad académica acerca de la magnitud del problema de la salinidad y alcalinidad en suelos, se

fundó la Red Argentina de Salinidad (RAS) destinada a integrar los esfuerzos y el trabajo de científicos, técnicos, extensionistas y productores para el desarrollo de tecnologías que optimicen la productividad y sustentabilidad en estos ambientes. La RAS, desde entonces, organiza regularmente cursos, congresos y jornadas que apuntan a estos fines. Se realizaron cinco reuniones nacionales (Córdoba, Tucumán, Chascomús, Reconquista, Villa Mercedes) y la sexta se realizará en el 2019. Los integrantes de la RAS publicaron hasta ahora dos libros. El primero fue Taleisnik *et al.*, (2008) y el más reciente (Taleisnik y Lavado, 2017), reúne las contribuciones de más de 80 autores. Esta obra corona una década de esfuerzos individuales e institucionales, permite hacer un balance de lo obtenido en materia de conocimientos y de tecnologías de aplicación y sirve de base para el futuro.

Este panorama muestra que la comunidad académica actualmente está abordando activamente el problema de la salinidad en la Argentina. Es de esperar que sus empeños cristalicen en muchos aportes concretos para el aprovechamiento sostenible de los ambientes salinos y alcalinos.

Palabras clave: suelos salinos, suelos alcalinos, sodicidad

Keywords: saline soils, alkaline soils, sodicity

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Bernstein L, Hayward HE, 1958. Physiology of salt tolerance. Annual Review of Plant Physiology 9, 25-46.
- Carassay LR, Bustos DA, Golberg AD, Taleisnik E, 2012. Tipburn in salt-affected lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants results from local oxidative stress. Journal of Plant Physiology 169, 285-93.
- Céccoli G, Senn ME, Bustos D, *et al.*, 2012. Genetic variability for responses to short- and long-term salt stress in vegetative sunflower plants. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 175, 882-90.
- Céccoli, G, Ramos J, Pilatti, V, Dellaferrera, Tivano, J, Taleisnik, E and Vegetti, A. 2015. Salt glands in the *Poaceae* family and their relationship to salinity tolerance. Botanical Review, DOI 10.1007/s12229-015-9153-7
- Davenport R, James RA, Zakrisson-Plogander A, Tester M, Munns R, 2005. Control of sodium transport in durum wheat. Plant Physiology 137, 807-18.
- De Luca M, García Seffino L, Grunberg K, *et al.*, 2001. Physiological causes for decreased productivity under high salinity in Boma, a tetraploid *Chloris gayana* cultivar. Australian Journal of Agricultural Research 52, 903-10.
- FAO, 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations and Intergovernmental Technical Panel on Soils, Rome, Italy.
- Flowers TJ, 2004. Improving crop salt tolerance. Journal of Experimental Botany 55, 307-19.

- Flowers TJ, Colmer TD, 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179, 945-63.
- Flowers TJ, Colmer TD, 2015. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Annals of Botany* 115, 327-31.
- Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR, 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 28, 89-125.
- Gou, J, Debnath, S, Sun, L, Flanagan, A, Tang, Y, Jiang, Q, Wen, J, Wang, ZY. 2018. From model to crop: functional characterization of SPL8 in *M. truncatula* led to genetic improvement of biomass yield and abiotic stress tolerance in alfalfa. *Plant Biotechnology Journal* 16, 951-62.
- Greenway H, Osmond CB, 1972. Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiology* 49, 256-9.
- Greenway H, R, 1980. Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 149-90.
- Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK, Bohnert HJ, 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 51, 463-99.
- Jacobsen, T, Adams, RT, 1958. Salt and silt in ancient Mesopotamian agriculture. *Science* 128.3334: 1251-1258.
- James RA, Von Caemmerer S, Condon AG, Zwart AB, Munns R, 2008. Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. *Functional Plant Biology* 35, 111-23.
- Läuchli A, Lüttge U, Cramer G, 2004. Sodium-calcium interactions under salinity stress. In. *Salinity: Environment - Plants - Molecules*. Springer Netherlands, 205-27.
- Lavado R, 2008. Visión sintética de la distribución y magnitud de los suelos afectados por salinidad en la Argentina. In: Taleisnik E, Grunberg K, Santa María G, eds. *La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria*. Córdoba: EDUCC, 11-5.
- Luna C, Seffino LG, Arias C, Taleisnik E, 2000. Oxidative stress indicators as selection tools for salt tolerance in *Chloris gayana*. *Plant Breeding* 119, 341-5.
- Luna DF, Aguirre A, Pittaro G, Bustos D, Ciacci B, Taleisnik E, 2016. Nutrient deficiency and hypoxia as constraints to *Panicum coloratum* growth in alkaline soils. *Grass and Forage Science*, 72, 640-653.
- Luna DF, Pons ABS, Bustos D, Taleisnik E, 2018. Early responses to Fe-deficiency distinguish *Sorghum bicolor* genotypes with contrasting alkalinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 155, 165-76.
- Marschner H (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press 2nd Ed.
- Mickelbart MV, Hasegawa PM, Bailey-Serres J, 2015. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nature Reviews Genetics* 16, 237.
- Munns R, 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 16, 15-24.
- Nikalje GC, Srivastava AK, Pandey GK, Suprasanna P, 2018. Halophytes in biosaline agriculture: Mechanism, utilization, and value addition. *Land Degradation and Development* 29, 1081-95.
- Oertli J, 1968. Extracellular salt accumulation, a possible mechanism of salt injury in plants. *Agrochimica* 12, 461-9.
- Ortega L, Fry S, Taleisnik E, 2006. Why are *Chloris gayana* leaves shorter in salt affected plants? Analyses in the elongation zone. *Journal of Experimental Botany*. 57:3945- 3952
- Park HJ, Kim W-Y, Yun D-J, 2016. A new insight of salt stress signaling in plant. *Molecules and Cells* 39, 447-59.
- Passioura JB, 2010. Scaling up: the essence of effective agricultural research. *Functional Plant Biology* 37, 585-91.
- Pérez H, Bravo S, Ongaro V, Castagnaro A, García Seffino L, Taleisnik E, 1999. *Chloris gayana* cultivars: RAPD polymorphism and field performance under salinity. *Grass and Forage Science* 54, 289-96.

- Pérez H., Luchina J., Martínez Calsina L., Taleisnik E., Erazzú L. and Lara J. (2014a) Implantación y manejo de *Chloris gayana* (Kunth) cv Finecut en ambientes salinos: 1. Efecto del tipo de labranza. PP 48 37° Congreso de la Asoc. Argentina de Producción Animal, p. 144. Buenos Aires: AAPA.
- Pérez H., Luchina J., Martínez Calsina L., Taleisnik E., Erazzú L. and Lara J. (2014b) Implantación y manejo de *Chloris gayana* (Kunth) cv Finecut en ambientes salinos: 2. Frecuencia de defoliación. PP 49. 37° Congreso de la Asoc. Argentina de Producción Animal, p. 145. Buenos Aires: AAPA.
- Rajendran K, Tester M, Stuart J, R. O. Y., 2009. Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals. *Plant, Cell and Environment* 32, 237-49.
- Rodríguez A, Grunberg K, Taleisnik E, 2002. Reactive oxygen species in the elongation zone of maize leaves are necessary for leaf extension. *Plant Physiology* 129, 1627-32.
- Rodríguez A, Lascano H, Bustos L, Taleisnik E, 2007. Salinity-induced reductions in NADPH oxidase activity in the maize leaf blade elongation zone. *J. of Plant Physiology* 164, 223-30.
- Rodríguez A, Ortega L, Córdoba A, Taleisnik E, 2004. Decreased reactive oxygen species concentration in the elongation zone contributes to the reduction in maize leaf growth under salinity. *J. of Experimental Botany* 53, 1383-90.
- Roy SJ, Negrão S, Tester M, 2014. Salt resistant crop plants. *Current Opinion in Biotechnology* 26, 115-24.
- Rozema J, Schat H, 2013. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture. *Environmental and Experimental Botany* 92, 83-95.
- Ruiz M, Taleisnik E, 2013. Field hydroponics assessment of salt tolerance in *Cenchrus ciliaris* (L.): growth, yield, and maternal effect. *Crop and Pasture Science* 64, 631-9.
- Taleisnik E. y R.S. Lavado (eds.) 2017. Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina. Recursos y aprovechamiento productivo. 624 pgs. Orientación Gráfica Editora y Universidad Católica de Córdoba. Facultad de Ciencias Agropecuarias. ISBN 978-987-1922-23-9
- Taleisnik, E. 1989. Sodium accumulation in *Pappophorum* I. Uptake, transport and recirculation. *Annals of Botany* 63: 221-228.
- Taleisnik, E. and Anton, A. 1988. Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). *Annals of Botany* 62:383-388.
- Taleisnik, E. y A. A. Rodríguez. 2017. Aspectos fisiológicos de la tolerancia a la salinidad en plantas superiores. En: Taleisnik, E. y R. Lavado (eds.) Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina. Recursos y aprovechamiento productivo. 624 pgs. Orientación Gráfica Editora y Univesidad Católica de Córdoba. Facultad de Ciencias Agropecuarias. ISBN 978-987-1922-23-9
- Tester M, Davenport R, 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91, 503-27.
- United States Regional Laboratory, Riverside, Calif., 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. US Government Printing Office.
- Wu H, Zhu M, Shabala L, Zhou M, Shabala S, 2015. K⁺ retention in leaf mesophyll, an overlooked component of salinity tolerance mechanism: A case study for barley. *Journal of Integrative Plant Biology* 57, 171-85.
- Zhang J, Nguyen HT, Blum A, 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* 50, 291-302.