



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS E INGENIERÍA

**“Respuestas ecofisiológicas frente al estrés salino en dos especies  
arbustivas (Capparaceae) del bosque seco del norte del Perú”**

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en Biología

**AUTOR:**

Valeria Fatima Adrianzen Castillo

**ASESOR:**

Dr. Wilfredo Antonio Gonzales Lozada

**COASESOR:**

Dr. Felipe Carlos Yon Torres

Lima, Perú

**2024**

**JURADO CALIFICADOR:**

**Presidente:** Dra. Rossana Paredes Salcedo

**Vocal:** Msc. Luis Rossi Mayo

**Secretario:** Msc. Henry De La Cruz Carbajal

## **DEDICATORIA**

*A mis padres y familia por todo su apoyo incondicional,  
la orgullosa soy yo por tenerlos a ustedes,  
soy fruto de lo que ustedes formaron.*

*A mi niña interior, que no ha perdido  
el asombro ni la curiosidad por aprender.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Este es el cierre de una etapa que empezó hace exactamente tres años, cuando cambié el rumbo de mi carrera hacia una orientación más ecológica. Hoy, solo tengo palabras de agradecimiento para quienes me acompañaron en este viaje. En primer lugar, a mis padres y mi familia por su apoyo incondicional a lo largo de toda mi vida. Gracias por siempre escuchar mis odiseas y aventuras relacionadas con esta tesis, y darme su respaldo en cada paso del camino. A mis asesores, Wilfredo Gonzales y Felipe Yon, sin duda llevar ADE fue el punto de partida para una cadena de eventos que han conllevado mucho aprendizaje. Gracias por darme la oportunidad de desarrollarme en este tema y aprender de ustedes. Mi gratitud también va a Patricia Fuentes, Ana Colarossi, Cristina Guerra y Raúl Loayza, cuyo apoyo fue de mucho valor para superar distintos retos que esta tesis planteó.

Y por supuesto, no puedo dejar de agradecer a los amigos que la vida me ha regalado (RD1H, Ar, Miau, ustedes saben quiénes son). Sin duda, cada conversación y catarsis marcó la diferencia. Quiero hacer una mención especial para Leonardo, Rodrigo, Camila y Patricia, que siempre estuvieron ahí. En mi corazón llevaré todos los momentos en los que los perturbé con mi tesis, fuimos productivos juntos, y por supuesto, jugamos Mario Kart. También quiero agradecer a los chicos del laboratorio: Alonso, David, Henry, Alejandra y Giuliana, ustedes aparecieron en el momento indicado, muchas gracias por transmitirme sus conocimientos y tenerme tanta paciencia. Finalmente, quiero agradecer a la Valeria del 2023. Estoy muy orgullosa de su esfuerzo, y de no perder la capacidad de asombrarse con cada nuevo aprendizaje. Esta tesis es fruto de esa pasión.

# Valeria Adrianzen

## Respuestas ecofisiológicas frente al estrés salino en dos especies arbustivas (Capparaceae) del bosque seco del norte ...

INVESTIGACIÓN  
REPOSITORIO 2024  
Universidad Peruana Cayetano Heredia

### Detalles del documento

Identificador de la entrega  
trncod::1:3051302185

Fecha de entrega  
22 oct 2024, 5:02 p.m. GMT-5

Fecha de descarga  
22 oct 2024, 5:08 p.m. GMT-5

Nombre de archivo  
Para\_Turnitin-Adrianz\_n\_Tesis\_211086-22oct2024.docx

Tamaño de archivo  
5.5 MB

30 Páginas  
6,706 Palabras  
37,461 Caracteres

## 11% Similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para ca...

### Fuentes principales

- 10% Fuentes de Internet
- 3% Publicaciones
- 2% Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

### Marcas de integridad

#### N.º de alertas de integridad para revisión

No se han detectado manipulaciones de texto sospechosas.

Los algoritmos de nuestro sistema analizan un documento en profundidad para buscar incongruencias que permitan distinguirlo de una entrega normal. Si advertimos algo extraño, lo marcamos como una alerta para que pueda revisarlo. Una marca de alerta no es necesariamente un indicador de problemas. Sin embargo, recomendamos que preste atención y la revise.

# ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN: .....	7
HIPÓTESIS:.....	7
OBJETIVOS .....	7
MATERIALES Y MÉTODOS .....	8
Sitio de estudio .....	8
Especies de estudio.....	9
Colecta de semillas .....	11
Germinación y siembra de semillas .....	11
Diseño experimental .....	11
Variables Morfológicas .....	13
Variables Fisiológicas.....	13
Variables Bioquímicas .....	15
Análisis de datos.....	16
RESULTADOS.....	17
Variables Morfológicas .....	17
Variables Fisiológicas.....	19
Variables Bioquímicas .....	21
DISCUSIÓN .....	24
CONCLUSIONES .....	27
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	28
ANEXOS .....	36

## RESUMEN

La salinización del suelo es un creciente problema ambiental que reduce el crecimiento y la capacidad fotosintética de las especies vegetales, siendo un factor determinante en la composición, distribución geográfica y diversidad de las comunidades de plantas, principalmente en ecosistemas áridos y semiáridos. Ante la salinización del suelo, las plantas reducen el impacto negativo del estrés salino sobre su desempeño biológico a través de cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos. En zonas áridas como el bosque seco norperuano, la sequía y altas temperaturas pueden favorecer la acumulación de sales en el suelo, lo que podría alterar la distribución y abundancia de las especies habitantes según su tolerancia. En este ecosistema co-ocurren los arbustos predominantes *Beauveria aviceniifolia* y *Capparis crotonoides* (Capparaceae), que bajo el supuesto de que emplean diferentes estrategias de crecimiento, se propuso que exhibirían respuestas diferenciadas al ser expuestas a altas condiciones de salinidad. Para probar esta hipótesis, se compararon las respuestas ecofisiológicas de plántulas de ambas especies bajo un gradiente de salinidad experimental. La mayoría de variables fueron afectadas por el tratamiento de salinidad, siendo algunas respuestas en función de la especie. Ambas especies evidenciaron tolerancia a la salinidad al incrementar el número y grosor de las hojas, el contenido de agua en la hoja y la concentración de prolina. Entre especies, las características de *B. aviceniifolia* fueron asociadas a una estrategia conservadora a través de tejidos que permitan preservar la turgencia celular y mitigar los impactos del estrés salino. En contraste, las características de *C. crotonoides* se relacionaron a una estrategia adquisitiva que prioriza el crecimiento. Dado que el entorno experimental posee una menor complejidad que el ambiente natural, es necesario realizar estudios de campo adicionales que reflejen la simultaneidad de otros factores como la sequía, radiación y temperatura, que podrían influir en las respuestas ecofisiológicas observadas. No obstante, este trabajo proporciona aproximaciones útiles que podrían contribuir a proyectos de restauración, considerando a estas especies como candidatas para enfrentar condiciones adversas en el bosque seco norperuano.

**Palabras clave:** Ecofisiología comparada, estrés salino, bosque seco, crecimiento, Capparaceae

## ABSTRACT

Soil salinization is an escalating environmental issue that limits the growth and photosynthetic efficiency of plant species, serving as a crucial determinant in the composition, geographical distribution, and diversity of plant communities, particularly in arid and semi-arid ecosystems. In response to soil salinization, plants mitigate the negative impact of salt stress on their biological performance through morphological, physiological, and biochemical changes. In arid zones like the dry forest of northern Peru, drought and high temperatures can promote the accumulation of salts in the soil, which could alter the distribution and abundance of inhabiting species according to their tolerance levels. In this ecosystem, the predominant shrubs *Beautempsia aviceniifolia* and *Capparicordis crotonoides* (Capparaceae) coexist. Under the assumption that they employ different growth strategies, it was proposed that they exhibit differentiated responses when exposed to high salinity conditions. To evaluate this hypothesis, the ecophysiological responses of seedlings from both species were analyzed under a controlled experimental salinity gradient. We observed that most variables were affected by the salinity treatment, either directly or as a function of the species. Both species displayed salt tolerance responses, such as increased leaf number and thickness, enhanced leaf water content, and elevated proline concentrations. The characteristics of *B. aviceniifolia* were associated with a conservative strategy, involving tissue adaptations that maintain cell turgor and mitigate stress effects. In contrast, *C. crotonoides* exhibited characteristics aligned with an acquisitive strategy that prioritizes growth. Considering that the experimental environment is less complex than the natural habitat, further studies under field conditions are essential to account for the combined effects of other factors like drought, radiation, and temperature, which may influence the observed ecophysiological responses. Nevertheless, this study offers valuable insights that may contribute to restoration efforts, positioning these species as potential candidates for addressing adverse environmental conditions in the northern Peruvian dry forest.

**Keywords:** Comparative ecophysiology, salt stress, dry forest, growth, Capparaceae

## INTRODUCCIÓN

La salinización del suelo es un creciente problema ambiental, siendo su origen tanto natural como por actividades humanas [1]. Se ha reportado el aumento de la salinidad en aproximadamente 900 millones de hectáreas de terreno a nivel global [1], principalmente en ecosistemas áridos y semiáridos [2]. Elevada salinidad en el suelo (a partir de 40 mM NaCl) disminuye el potencial de agua en el suelo, *i.e.*, estrés osmótico, e incrementa la concentración de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  a niveles tóxicos, *i.e.*, estrés iónico [1,3]. En consecuencia, elevada salinidad en el suelo puede reducir el crecimiento y la capacidad fotosintética de las especies vegetales, siendo un factor determinante en la composición, distribución geográfica y diversidad de las comunidades de plantas [1, 4-7]. Frente a las condiciones de estrés salino, las plantas pueden responder a través de ajustes ecofisiológicos para lograr un mejor desempeño biológico [7-10]. Entender las respuestas de las plantas frente al estrés salino es importante en el contexto de cambio climático, donde la sequía y altas temperaturas pueden favorecer la acumulación de sales en el suelo de diferentes ecosistemas [2,11].

Las respuestas ecofisiológicas de una planta frente al incremento de la salinidad incluyen ajustes en su morfología, fisiología y bioquímica. A nivel morfológico, las plantas que crecen en suelos salinos pueden priorizar la conservación de agua sobre el crecimiento vegetativo, disminuyendo el área foliar [12,13] y aumentando el grosor de las hojas [14], resultando en una menor pérdida de agua por transpiración y mayor inversión en tejido de asimilación de  $\text{CO}_2$  maximizando la fotosíntesis [7]. A nivel fisiológico, la fluorescencia de la clorofila ( $F_v/f_m$ ) es un indicador del desempeño fotosintético de la planta [1,5,14]. Elevada salinidad afecta negativamente el sistema de transporte de electrones al interrumpir la transferencia de electrones entre plastoquinonas, reduciendo la eficiencia fotosintética de la planta. Sin embargo, especies halófitas podrían requerir niveles muy altos de salinidad en el suelo ( $\sim 200\text{mM NaCl}$ ) para alcanzar un desempeño fotosintético óptimo [15,16]. Reducir el área foliar específica (SLA) permite a la planta minimizar la pérdida de agua por transpiración cuando crece en suelos salinos, priorizando la conservación de recursos limitados sobre el crecimiento [9,14]. El contenido relativo de agua (RWC) es otro

parámetro frecuentemente utilizado para estimar la relación entre la cantidad de agua en la planta y la cantidad máxima que puede retener frente al incremento de la salinidad en el suelo. El mantenimiento del RWC implica una serie de cambios fisiológicos y bioquímicos en el interior de la planta, por lo que puede considerarse como un indicador de tolerancia a la salinidad [1,7,17,18].

A nivel bioquímico, la regulación de la presión osmótica en respuesta al estrés salino involucra la acumulación de solutos orgánicos, como la prolina y azúcares solubles, que reducen el potencial osmótico de la célula, facilitando el movimiento de agua [7,19]. Estos compuestos, al ser hidrofílicos, son capaces de sustituir al agua en la superficie de las proteínas sin alterar su estructura y función. En particular, la acumulación de prolina también incrementa la actividad de enzimas antioxidantes como la superóxido dismutasa y peroxidasa, mitigando el daño inducido por la alta concentración de sales en el suelo. Por esto, la acumulación de prolina es considerada como un indicador de tolerancia al estrés salino [7,9,20-22]. Los azúcares solubles, por su parte, también se almacenan como una reserva de recursos metabólicos y componentes estructurales [19]. Pigmentos fotosintéticos asociados a la captación de luz y protección como las clorofilas (*a* y *b*) y carotenoides tienden a disminuir sus niveles en plantas cuando crecen en suelos salinos, aunque en especies halófitas, *i.e.*, tolerantes a la sal, tienden a mantenerlos o incrementarlos [5,23,24]. En cuanto a las relaciones entre pigmentos fotosintéticos, el cociente de clorofilas *a/b* es un indicador de la adaptación del aparato fotosintético a la luz, cuyo incremento se asocia con una reducción del daño fotooxidativo en condiciones de estrés o con una alteración en las etapas del desarrollo foliar. Por otro lado, el cociente clorofilas totales/carotenoides totales es un indicador de senescencia, estrés y daño al aparato fotosintético de la planta [20,22,24,25]. Si bien existen estudios que evalúan las respuestas ecofisiológicas de las plantas frente al estrés salino en ecosistemas áridos y semiáridos [27-31], son limitados los estudios que evalúan estas respuestas ecofisiológicas en especies de ecosistemas áridos peruanos, en particular del bosque seco del norte peruano [32].

El bosque seco del norte peruano abarca más de 3 millones de hectáreas [32,33], extendiéndose desde Tumbes hasta la Libertad, siendo Piura la región con mayor extensión

superficial [34]. Se caracteriza por presentar un clima semiárido con una temperatura media anual entre 23.4-25°C y escasas precipitaciones anuales que se concentran entre los meses de enero y abril (75-180 mm) [32,35]. En este ambiente, las poblaciones de plantas pueden experimentar alta radiación, limitaciones en la disponibilidad de agua y exposición a suelos salinos y alcalinos, condiciones que podrían restringir el crecimiento de la vegetación [12,32,37,38]. En particular, la salinidad puede variar a lo largo de la extensión geográfica del bosque seco, especialmente en las zonas costeras [39]. Dentro de la comunidad vegetal de este ecosistema se encuentra el matorral espinoso seco, ubicado en tierras bajas con relieve plano y algunas zonas colinadas, donde predominan especies leñosas xerófitas [37]. Entre ellas, la familia Capparaceae se destaca por ser una de las pocas familias que incluye especies siempreverdes, una característica poco común en el bosque seco [40]. Dos especies emparentadas de la familia Capparaceae con alta predominancia en la zona son los arbustos siempreverdes *Beautempsia avicennifolia* “Vichayo” y *Capparicordis crotonoides* “Satuyo” [41].

Anteriormente se han evaluado las respuestas ecofisiológicas de *B. avicennifolia* y *C. crotonoides* frente a la variación estacional (verano e invierno) en poblaciones naturales del bosque seco de Tumbes [36]. El estudio evidenció patrones de respuesta ecofisiológicos diferenciados entre ambas especies y sugirió que *B. avicennifolia* podría adoptar una estrategia más conservadora, mientras que *C. crotonoides* adoptaría una estrategia más adquisitiva que se ve favorecida por los pulsos de agua. Sin embargo, la naturaleza correlacional de este estudio no permite determinar qué factor ambiental podría ser más relevante para explicar las diferencias en las respuestas ecofisiológicas. Por otro lado, se ha registrado (Anexo 1) una gran variación en los niveles de salinidad en los suelos donde se pueden localizar poblaciones de *B. avicennifolia* y *C. crotonoides*, reportándose valores de hasta 400 mM NaCl, o incluso más en zonas más costeras.

Dado que la salinidad es uno de los principales factores limitantes en el bosque seco que podría limitar la distribución y abundancia de las especies de acuerdo a su tolerancia, es posible que *B. avicennifolia* y *C. crotonoides* exhiban respuestas ecofisiológicas diferenciadas bajo condiciones de salinidad [39]. A la fecha, no hay estudios que evalúen

comparativamente el desempeño ecofisiológico de estos arbustos bajo condiciones controladas de salinidad. En este estudio se evaluaron las respuestas ecofisiológicas de plántulas de las especies *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* frente a un gradiente de salinidad bajo condiciones experimentales, utilizando semillas recolectadas en Piura y Tumbes. Aunque estas localidades forman parte de la distribución geográfica de ambas especies, su inclusión no tuvo como objetivo analizar variaciones poblacionales. En su lugar, se consideraron como una posible fuente de variación en el diseño, manteniendo el enfoque en la comparación de las respuestas de ambas especies a la salinidad. Específicamente, se evaluaron (a) las respuestas morfológicas, fisiológicas y bioquímicas de las plántulas de cada especie en tres niveles de salinidad en el suelo, y (b) se compararon las respuestas ecofisiológicas entre especies.

### **PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN:**

- ¿Las especies arbustivas *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* presentarán respuestas ecofisiológicas contrastantes frente a condiciones experimentales de un gradiente de salinidad?

### **HIPÓTESIS:**

- Si los arbustos *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* presentan diferentes patrones de crecimiento, entonces exhibirán respuestas ecofisiológicas contrastantes frente a un gradiente de salinidad.

### **OBJETIVOS**

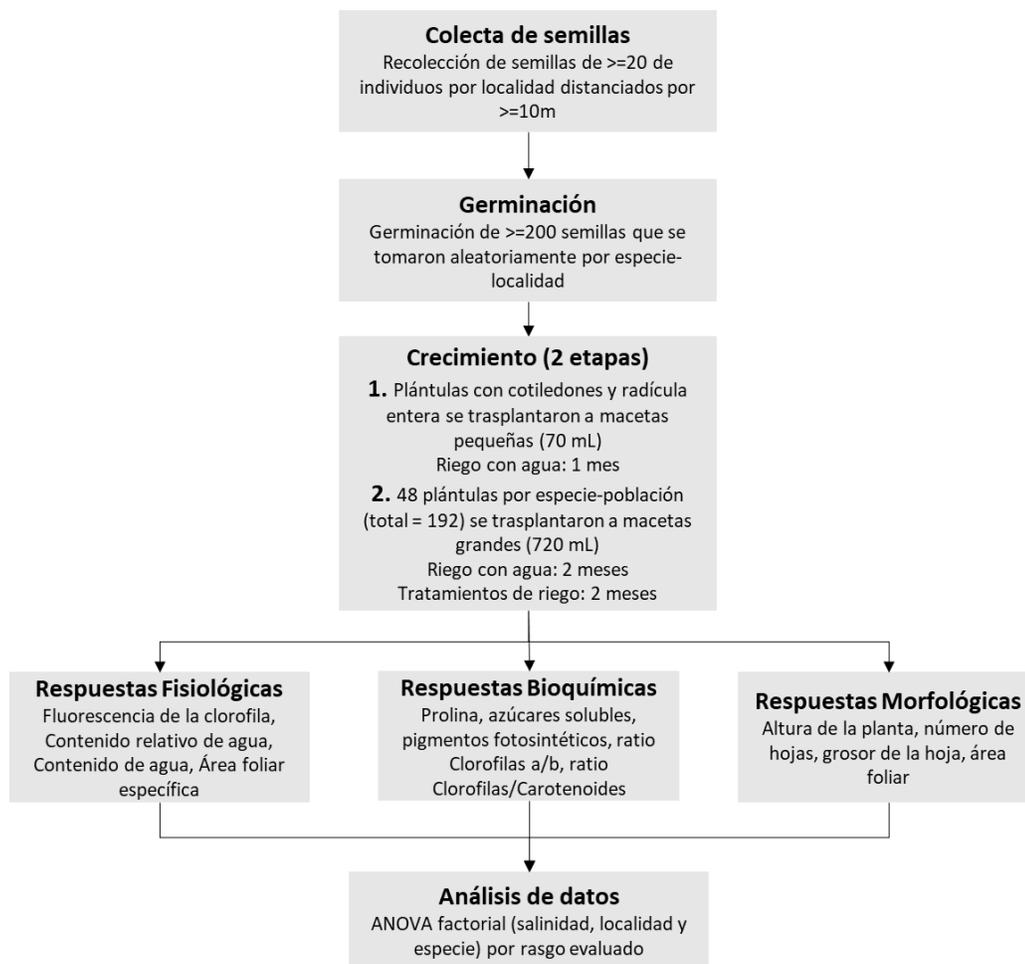
#### **Objetivo General**

- Evaluar respuestas ecofisiológicas en plántulas de las especies *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* frente a un gradiente de salinidad bajo condiciones experimentales.

#### **Objetivos específicos**

- Cuantificar la expresión de rasgos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos en plántulas de las especies *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* frente a un gradiente de salinidad (adición de 0, 100 y 300 mM NaCl).
- Comparar la expresión de los rasgos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos de plántulas entre las especies *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* frente a un gradiente de salinidad (adición de 0, 100 y 300 mM NaCl).

## MATERIALES Y MÉTODOS



**Figura 1.** Plan de trabajo de la tesis.

### Sitio de estudio

El bosque seco del norte del Perú es un ambiente de clima semiárido que se encuentra en los departamentos de Piura, Tumbes, Lambayeque, La Libertad y Cajamarca [32,33]. Se caracteriza por presentar altas temperaturas ( $22\text{-}35^{\circ}\text{C}$ ) y escasas precipitaciones anuales ( $75 - 180 \text{ mm}$ ), en donde la marcada variación estacional se ve evidenciada por una temporada húmeda de diciembre a marzo y una temporada seca el resto del año [32,35]. Es conocido por su alto nivel de endemismo de especies de flora y fauna, y es uno de los ecosistemas más amenazados a nivel tropical [37,39]. Los bosques secos brindan servicios ecosistémicos como alimento, leña y almacenamiento de carbono, importante para ayudar a mitigar los

efectos del cambio climático [32,39]. Abarca aproximadamente 3.25 millones de hectáreas, de las cuales más del 60% está degradado principalmente como consecuencia de la deforestación [33]. El matorral seco, que forma parte del bosque seco, se caracteriza por ser una de las partes más secas y cálidas, en donde es común la presencia de plantas xerofíticas y espinosas, así como arbustos de la familia Capparaceae [37].

### **Especies de estudio**

La familia Capparaceae se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina, y en el oeste de India [42], y en Perú, se puede encontrar en los departamentos de Tumbes, Piura, Lambayeque y La Libertad [37]. Está considerada entre las 10 familias más importantes a nivel neotropical y [37]. La familia Capparaceae posee una gran diversidad de formas de vida (árbol, arbustos o lianas) y características florales (ginóforos, andróforos o androgínóforos) que influyen en la polinización de estas especies [43]. Las hojas son simples y generalmente alternadas. Posee inflorescencias terminales o axilares, racemosas, de corimbo, o flores solitarias, a menudo vistosas. Sus flores son hermafroditas o raramente dioicas. Poseen entre 4 a 8 sépalos, 4 a 16 pétalos, estambres sostenidos por un andróforo corto o alargado, y un ovario habitualmente sostenido por un ginóforo de longitud variable. Sus frutos son cápsulas o bayas mayormente oblongas o cilíndricas y suelen poseer más de 1 semilla [42].

Las especies de la familia Capparaceae tienden a asociarse a ecosistemas áridos, donde su distribución geográfica limitada contribuye a su endemismo en los bosques secos [38]. Las especies de estudio, *B. aviceniifolia* (Vichayo) y *C. crotonoides* (Satuyo) pertenecen a la familia Capparaceae y son de hábito arbustivo, siempreverdes, con tricomas estrellados a lo largo de la planta y de frutos carnosos (Tabla 1) [36]. Ambas especies vegetales emparentadas presentan categorías de uso animal, combustible y medicinal, para la subsistencia y abastecimiento de los pobladores de la zona [33,44,45]. Si bien ambas especies son predominantes en el matorral seco, se ha documentado que *B. aviceniifolia* puede habitar en ambientes con niveles muy altos de salinidad de hasta 600 mM NaCl, en donde no se ha encontrado a *C. crotonoides* [36].

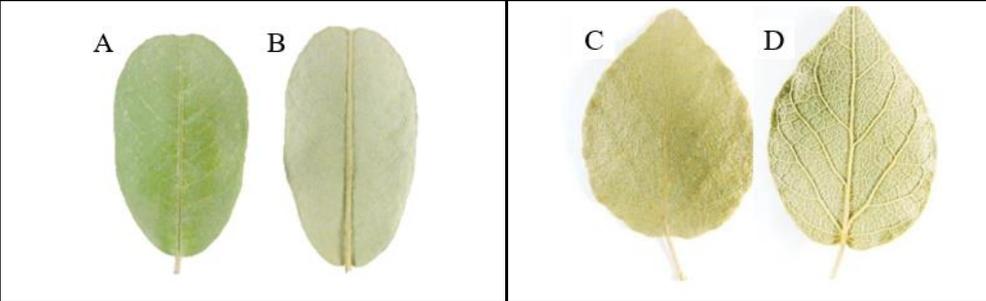
Familia	Capparaceae		
Genero	<i>Beautempisia</i> (Cornejo & Iltis, 2008)	<i>Capparicordis</i> (Cornejo & Iltis, 2008)	
Especie	<i>Beautempisia aviceniifolia</i>	<i>Capparicordis crotonoides</i>	
Nombre común	vichayo, guayabito del inca	satuyo, palo negro, llunto	
			
			
	Hojas	Elípticas con venación reticulada pinnada, haz liso y lustroso (A); envés blanquecino por tricomas estrellados (B). Patrón de nervios reticular pinnada	Simples y ampliamente acorazonadas, haz (C); envés blanquecino por tricomas estrellados (D) Patrón de nervios reticular palmada
	Flores	Blanco-cremosas	Amarillo-pálidas
	Frutos	Bayas comestibles de color amarillo-anaranjado al madurar	Fruto dehiscente, cubierta que se abre en 2-4 segmentos al madurar
	Distribución	Perú (Piura, Tumbes, Lambayeque, Cajamarca, La Libertad e Ica) y Ecuador	Perú (Piura, Tumbes, Lambayeque, Cajamarca, La Libertad y Ancash) y Ecuador
	Hábitat	Bosque seco, pampas, matorrales y desiertos aluviales	Bosque seco, pampas y colinas, suelo rocoso
	Usos	Leña Medicinal: reumatismo, artritis, diarrea Alimento y forraje: frutos como alimento de cabras y gallinas	Leña Medicinal: sinusitis de bebés Melífera

Tabla 1. Información botánica extraída de Vigil [36], Martínez [44] e Iltis & Cornejo [46]

### **Colecta de semillas**

Las semillas de *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* fueron colectadas en los departamentos de Piura y Tumbes. La recolección de frutos se llevó a cabo en el distrito de Catacaos (Piura), en un área alejada de la costa (5°18'44"S 80°33'41"W), y en el distrito de Zorritos (Tumbes) a lo largo de la carretera aproximadamente a 1km de la costa (3°42'06"S 80°42'10"W). En cada departamento se colectaron frutos de al menos 20 individuos, con una distancia de separación de al menos 10 metros entre ellos. Se extrajeron y mantuvieron por separado las semillas por cada especie-localidad generándose 4 grupos de semillas: (1) *B. aviceniifolia* - Piura, (2) *B. aviceniifolia* -Tumbes, (3) *C. crotonoides* -Piura y (4) *C. crotonoides* -Tumbes.

### **Germinación y siembra de semillas**

Las semillas se escarificaron con ácido sulfúrico al 98% (v/v) por 20 minutos, se lavaron con abundante agua potable y se dejaron reposar por 2 horas en agua destilada. Después, se colocaron en placas Petri hasta su germinación [47] en una cámara de crecimiento (Binder, Alemania) a 25°C en oscuridad. Finalmente, se sembraron en macetas individuales (volumen: 70 ml) en el invernadero del Departamento de Biología de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (Anexo 2). Cada maceta fue llenada con sustrato Sunshine Mix #3 (Sun Gro Horticulture Inc, USA) y se regó a capacidad de campo cada 5-7 días por 1 mes.

### **Diseño experimental**

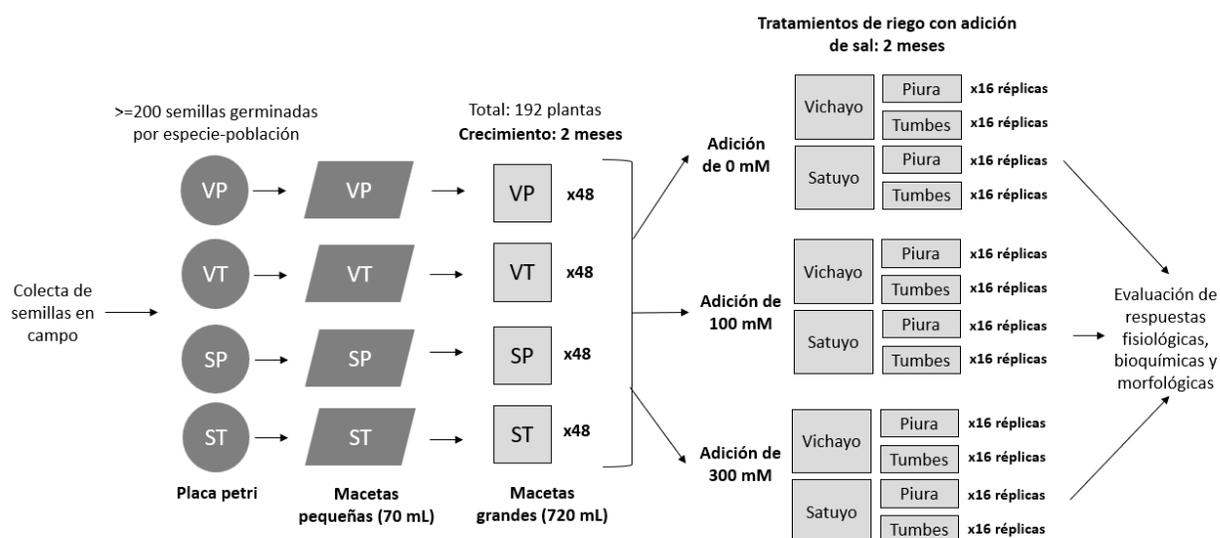
Se tomaron aleatoriamente 48 plántulas por cada especie-localidad, con un total de 192 plántulas experimentales. Cada plántula fue colocada en una maceta de 720 ml de volumen que fue llenada con sustrato Sunshine Mix #3 (Sun Gro Horticulture Inc, USA) dentro de un invernadero (Departamento de Biología, Universidad Peruana Cayetano Heredia). Las plántulas fueron regadas con 50 mL de agua reposada, aplicando el riego cada 5-7 días por un periodo de 2 meses.

Los tratamientos de salinidad se aplicaron dividiendo las macetas aleatoriamente en 3 grupos, correspondientes a 3 niveles de riego con adición de NaCl. Este tratamiento de riego se aplicó durante 2 meses adicionales, con las soluciones salinas preparadas inmediatamente antes de cada riego. El primer grupo regado exclusivamente con agua, el segundo con una

solución de 100 mM NaCl, y el tercero con una solución de 300 mM NaCl. Las soluciones salinas se prepararon diluyendo la cantidad correspondiente de NaCl en agua reposada. Para la solución de 100 mM, se disolvieron 5.85 g de NaCl por litro de agua, mientras que para la solución de 300 mM se disolvieron 17.55 g de NaCl por litro de agua.

Para asegurar que los niveles de salinidad se mantuvieran diferenciados entre los tratamientos, se monitoreó la concentración de NaCl en el suelo desde el inicio de los mismos. Este monitoreo se realizó mediante la dilución de muestras de suelo por triplicado antes de cada riego (7.5 g de tierra en 30 mL de agua desionizada) y su posterior análisis con un conductímetro (Hach, TecFresh). Durante las primeras semanas de riego, se observó una acumulación gradual de sal en el suelo, seguida de una estabilización en las concentraciones para cada tratamiento (Anexo 2). A pesar de esta acumulación inicial, los tratamientos se mantuvieron diferenciados entre sí, garantizando que las plántulas estuvieran expuestas al gradiente de salinidad establecido.

El diseño experimental consistió en 3 tratamientos de riego con adición de NaCl (0, 100, 300 mM), 2 especies (*C. crotonoides*, *B. aviceniifolia*) y 2 localidades de procedencia (Piura y Tumbes). Al finalizar del experimento, las plántulas tenían entre 3 a 8 hojas, y presentaban una altura entre 6 a 8 cm. Finalmente, se midieron las variables bioquímicas, fisiológicas y morfológicas.



**Figura 2.** Diagrama experimental desde la colecta de semillas en campo hasta la evaluación de las respuestas fisiológicas, bioquímicas y morfológicas. VT: Vichayo-Tumbes. VP: Vichayo-Piura. ST: Satuyo-Tumbes. SP: Satuyo-Piura.

### Variables Morfológicas

Para cuantificar las respuestas morfológicas, se consideraron variables asociadas al crecimiento de las plántulas. Se contó la cantidad de hojas (#hojas) y la altura del tallo de las plántulas (cm). Asimismo, se midió el grosor de las hojas (mm) mediante el uso de un micrómetro digital (Vogel, Germany). Para medir el área foliar (cm<sup>2</sup>), la hoja madura extraída (sin peciolo) se limpió y se fotografió en un fondo contrastante. Las fotografías fueron posteriormente analizadas mediante el software ImageJ v1.5 [48]. Se tomaron 5 réplicas por grupo experimental.

### Variables Fisiológicas

Para cuantificar las respuestas fisiológicas, se midió la fluorescencia de la clorofila (Fv/fm) como un indicador del desempeño fotosintético [14]. Asimismo, se evaluó el contenido relativo de agua (RWC) y el contenido de agua de la hoja (LWC) como variables asociadas al estado hídrico y la capacidad de retención de agua, respectivamente. Finalmente, se midió el área foliar específica (SLA) como una medida de inversión de los recursos en condiciones de estrés.

**Fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm):** Este parámetro evalúa la integridad del fotosistema II (PSII) de la planta. Dado que esta medición es instantánea y no destructiva, una hoja por planta fue sometida a oscuridad por 20 minutos con un clip foliar (diámetro: 10 mm) y se realizó la medición con un fluorímetro OS-3P (Opti-Sciences, USA) acorde a Maxwell & Johnson [49]. Se tomaron 8 réplicas por grupo experimental.

**Contenido relativo de agua (RWC):** Las hojas extraídas se pesaron 3 veces con el fin de obtener el peso fresco, peso turgente y peso seco. Para obtener el peso turgente, cada hoja se colocó en un beaker con el peciolo hacia abajo y se añadió en agua desionizada hasta cubrir el peciolo por 2 horas. Después, procedieron a pesarse mediante el uso de una balanza analítica [50]. Para obtener el peso seco, las hojas se secaron en la estufa a 70°C durante 2 días y posteriormente se pesaron mediante el uso de una balanza analítica. El RWC se calculó mediante el cociente entre el contenido de agua actual del tejido foliar respecto al contenido máximo de agua que puede contener en turgencia total [51]. La fórmula del RWC establecida por Smart & Bingham [52] es la siguiente:  $RWC (\%) = ((\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}) / (\text{Peso turgente} - \text{Peso seco})) * 100$ .

**Contenido de agua de la hoja (LWC):** Se relacionó con la cantidad de agua en el tejido foliar. Se calcula mediante el cociente entre la masa fresca de la hoja y la masa fresca saturada de agua expresado en % [53]:  $LWC = (\text{Peso fresco} / \text{Peso turgente}) * 100$

**Área foliar específica (SLA):** Se calculó mediante el cociente entre el área foliar (cm<sup>2</sup>) y la masa seca de una hoja (g), expresado en cm<sup>2</sup>/g [54]:  $SLA = (\text{Área foliar} / \text{Peso seco})$ . Para el cálculo del RWC, LWC y SLA, se tomaron 5 réplicas por grupo experimental.

### **Variables Bioquímicas**

En cuanto a las respuestas bioquímicas, se evaluó el contenido de osmolitos (prolina y azúcares solubles) y de pigmentos fotosintéticos (clorofila a, clorofila b, clorofilas totales y carotenoides).

**Prolina:** Se utilizó la técnica colorimétrica descrita por Sunkar [55]. Se cortaron hojas en pequeños trozos, se homogeneizaron (trituraron) agregando 1 ml de ácido sulfosalicílico, y fueron centrifugados por 4 minutos a 6000 rpm. Luego, se prepararon los tubos de reacción y los tubos blancos (con ácido acético, ácido sulfosalicílico y ninhidrina) en una campana de extracción. Los tubos se calentaron en un hotplate a 96°C durante una hora en condiciones de oscuridad. Para extraer la prolina soluble, se añadió 3 ml de tolueno y se agitó con un shaker. Finalmente, se extrajo la fase orgánica con una pipeta plástica y se colocó en una cubeta de cuarzo para medir la absorbancia con un espectrofotómetro (Thermo Scientific, USA) a 520 nm. Se utilizó un blanco de tolueno. Se calculó la concentración de prolina (ug/g) utilizando una curva estándar. Se tomaron 5 réplicas por grupo experimental.

**Azúcares solubles:** Se utilizó la técnica descrita por Sunkar [55] y Dubois et al. [56]. Se homogeneizaron (trituraron) hojas con 4 ml de etanol al 96% (v/v). Luego, se calentó el producto homogeneizado en un hotplate a 85°C durante 20 minutos, se decantó en un tubo independiente y se añadieron otros 4 ml de etanol al 96% para calentar por 20 minutos más. Se centrifugaron los tubos a 10000 rpm durante 10 minutos. En los tubos de reacción se añadió 4 ml de antrona fría acorde a Sunkar [55], y se volvió a calentar en el hotplate por 10 minutos hasta observar una coloración verdosa proporcional a la cantidad de azúcares solubles. Finalmente, se extrajo la fase orgánica con una pipeta plástica y se colocó en una cubeta de cuarzo para medir la absorbancia con un espectrofotómetro (Thermo Scientific, USA) a 630 nm. Se utilizó un blanco de etanol al 96% (v/v). Se calculó la concentración de azúcares solubles (mg/g) mediante una curva estándar. Se tomaron 5 réplicas por grupo experimental.

**Pigmentos fotosintéticos:** Se recolectaron las hojas y se perforaron 3 discos (0.26 cm de diámetro), se pesaron y colocaron por separado en tubos eppendorf con 2 ml de etanol al 96%. Las muestras fueron almacenadas a 4°C durante 48 horas antes de realizar la medición. Posteriormente, fueron centrifugadas a 9250 rpm por 2 minutos y se utilizó el sobrenadante. Se procedió a extraer 300 µL de cada muestra en una placa de Elisa para ser leídas en un lector de placas (SpectraMax 190, Molecular Devices, USA) y obtener la concentración de clorofila *a* (Ca, 470 nm), clorofila *b* (Cb, 648.6 nm) y carotenoides (Cx+c, 664.2 nm) [57]. Se utilizó un blanco de etanol. Se realizó la corrección por el peso. La concentración de clorofilas *a*, *b* y carotenoides en relación al peso por área de tejido (ug/cm<sup>2</sup>) se calculó mediante la metodología espectrofotometría descrita por Lichtenthaler & Buschmann [25]. Se tomaron 5 réplicas por grupo experimental.

$$Ca = ((13.36A_{664.1} - 5.19A_{648.6}) * Vol) / \text{Área, ug.cm}^{-2}$$

$$Cb = ((27.43A_{648.6} - 8.12A_{664.1}) * Vol) / \text{Área ug.cm}^{-2}$$

$$C(a+b) = ((5.24A_{664.1} + 22.24A_{648.6}) * Vol) / \text{Área ug.cm}^{-2}$$

$$C(x+c) = ((4.785A_{470} + 3.657A_{664.1} - 12.76A_{648.6}) * Vol) / \text{Área ug.cm}^{-2}$$

Donde:  $A_{470}$ ,  $A_{648.6}$ ,  $A_{664.1}$  son las absorbancias a 470, 648.6 y 664.1 nm respectivamente, “Vol” es el volumen de dilución de la muestra y “Área” corresponde al área de la muestra.

La determinación de las concentraciones de clorofilas y carotenoides permitió estimar: (a) el cociente de clorofilas Ca/Cb (Chl *a/b*) y (b) el cociente clorofilas totales/carotenoides totales ((Ca+b)/(Cx+c)) (Chl/Carot). 25

### **Análisis de datos**

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) factorial (salinidad, especie y localidad) por cada rasgo morfológico, fisiológico y bioquímico evaluado. Además, se utilizó la prueba post-hoc de Tukey para comparaciones múltiples entre grupos experimentales. Los análisis se realizaron con el programa Statistica 7.0 [58].

## RESULTADOS

Cuadro 1: Efecto de la salinidad, la especie y su interacción en las variables morfológicas, fisiológicas y bioquímicas evaluadas. ↑: mayor, ↓: menor, NS: no significativo. El efecto de la salinidad refleja cómo ambas especies respondieron a la salinidad. El efecto de la especie refleja las diferencias encontradas entre especies, mientras que el efecto de la interacción entre la salinidad y la especie refleja cómo cada especie respondió a la salinidad.

Tipo de variable	Variable	Salinidad	Especie		Salinidad x Especie	
			<i>B. aviceniifolia</i>	<i>C. crotonoides</i>	<i>B. aviceniifolia</i>	<i>C. crotonoides</i>
Morfológica	Número de hojas	↑	↓	↑	NS	
	Grosor de hojas (mm)	↑	↑	↓	NS	
	Altura de la planta (cm)	NS	NS		NS	
	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	NS	NS		NS	
Fisiológica	Contenido de agua (%)	↑	NS		NS	
	Contenido relativo de agua (%)	NS	↑	↓	NS	
	Área foliar específica (cm <sup>2</sup> /g)	NS	NS		NS	
	Fluorescencia a la clorofila	↑	↑	↓	↑	↑↑
Bioquímica	Prolina (µg/ml)	↑	↓	↑	NS	
	Azúcares solubles (mg/ml)	NS	↓	↑	NS	↓
	Clorofilas (mg/m <sup>2</sup> )	↑	↓	↑	↑	NS
	Carotenoides (mg/m <sup>2</sup> )	↑	↓	↑	↑	NS
	Ratio Clorofilas a/b	↑	↑	↓	↑	NS
	Ratio Clorofilas/Carotenoides	NS	↓	↑	NS	↑

### Variables Morfológicas

La salinidad mostró un efecto significativo sobre el número y grosor de las hojas, pero no sobre la altura ni el área foliar (Tabla 2, Figura 3) El número y grosor de las hojas aumentaron significativamente en los niveles intermedio (adición de 100 mM NaCl) y alto de salinidad (adición de 300 mM NaCl) en comparación con el nivel más bajo de salinidad (adición de 0 Mm NaCl) (Figura 3A,B, Anexo 3A, Anexo 4A). En cuanto a la especie, se identificó que *B. aviceniifolia* presentó una baja producción de hojas, más gruesas en comparación con las de *C. crotonoides* (Figura 3 A,B, Anexo 3B, Anexo 4B).

Tabla 2. ANOVA Factorial de las variables morfológicas. Valores significativos se muestran en negrita: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

Factores	Df	Morfológicas			
		N° hojas totales	Grosor	Área Foliar	Altura
NaCl (S)	2	<b>13.50***</b>	<b>7.26**</b>	2.43	0.49
Especie (E)	1	<b>270.8***</b>	<b>40.69***</b>	2.22	2.05
Localidad (L)	1	0.6	<b>13.93***</b>	<b>11.91**</b>	<b>26.96***</b>
S x E	2	0.47	1.36	0.57	0.03
S x L	2	1.24	3.08	1.26	1.62
E x L	1	0.26	0.63	<b>9.51**</b>	0.24
E x L x S	2	0.17	0.35	0.26	0.26
$R^2$		75.41%	53.67%	26.89%	19.53%

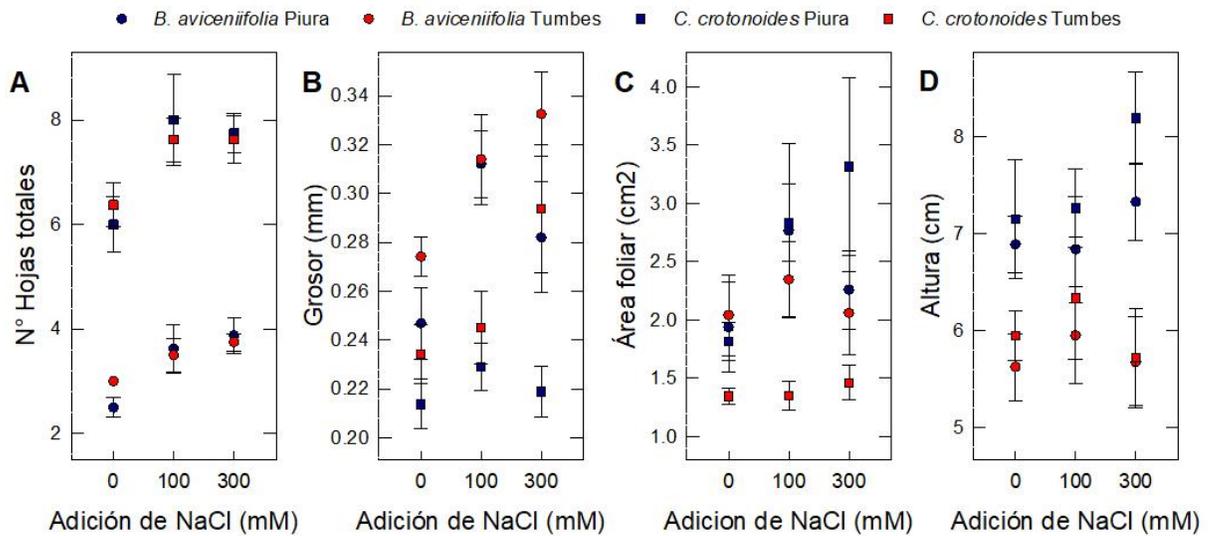


Figura 3. Número de hojas (A), Grosor de la hoja (B), Área foliar (C) y Altura (D) de *B. avicennifolia* (círculo) y *C. crotonoides* (cuadrado) de Piura (azul) y Tumbes (rojo) sometidas a 3 tratamientos de riego con adición de sal. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar.

## Variables Fisiológicas

La salinidad mostró un efecto significativo sobre el contenido de agua y la fluorescencia de la clorofila, pero no afectó el contenido relativo de agua ni el área foliar específica (Tabla 3). La fluorescencia de la clorofila aumentó significativamente en los niveles intermedio (adición de 100 mM NaCl) y alto de salinidad (adición de 300 mM NaCl) en comparación con el nivel más bajo de salinidad (0 mM NaCl) (Figura 4A, Anexo 5A). Además, *B. aviceniifolia* presentó valores de fluorescencia a la clorofila más elevados en comparación con *C. crotonoides* (Anexo 5B). La interacción Salinidad x Especie evidenció que, en el nivel más bajo de salinidad (adición de 0 mM NaCl), *C. crotonoides* presentó los valores más bajos de fluorescencia a la clorofila; sin embargo, en el nivel más alto de salinidad (adición de 300 mM NaCl), alcanzó valores similares a los de *B. aviceniifolia*. (Figura 4A, Anexo 5C). A medida que incrementó la salinidad, también se evidenció un aumento en el contenido de agua de ambas especies (Figura 4B, Anexo 6). En cuanto al contenido relativo de agua, se encontró que las hojas de *B. aviceniifolia* presentaron valores superiores a los de *C. crotonoides* (Figura 4C, Anexo 7).

Tabla 3. ANOVA Factorial de las variables fisiológicas. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001.

Factores	Df	Fisiológicas			
		Fv/fm	LWC%	RWC%	SLA
NaCl (S)	2	<b>34.03***</b>	<b>32.83***</b>	0.38	0.51
Especie (E)	1	<b>40.81***</b>	0.19	<b>20.23***</b>	1.21
Localidad (L)	1	0.01	0.53	0.07	1.14
S x E	2	<b>5.46**</b>	1.64	0.59	1.86
S x L	2	0.35	1.82	0.83	0.32
E x L	1	1.84	<b>4.15*</b>	1.1	<b>19.10***</b>
E x L x S	2	0.17	<b>3.61*</b>	0.86	1.11
$R^2$		54.00%	55.53%	21.04%	23.43%

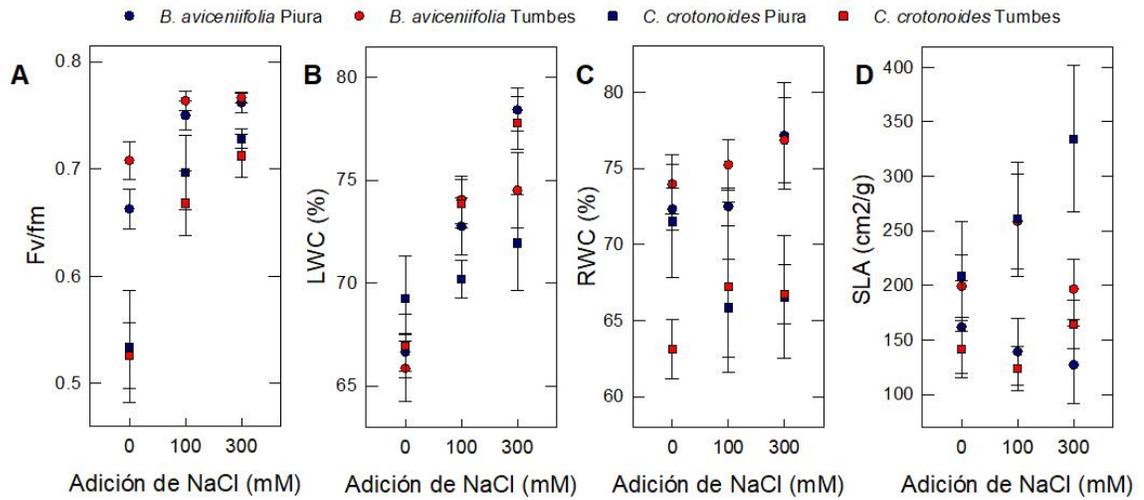


Figura 4. Fluorescencia de la clorofila (Fv/fm) (A), Contenido de agua (LWC) (B), Contenido relativo de agua (RWC) (C) y Área foliar específica (SLA) (D) de *B. avicennifolia* (círculo) y *C. crotonoides* (cuadrado) de Piura (azul) y Tumbes (rojo) sometidas a 3 tratamientos de riego con adición de sal. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar.

## **Variables Bioquímicas**

La salinidad mostró un efecto significativo en todas las variables bioquímicas evaluadas, y este efecto varió según la especie en la concentración de azúcares solubles, clorofilas, carotenoides, ratio clorofilas a/b y ratio clorofilas/carotenoides (Tabla 4). La concentración de prolina en ambas especies aumentó significativamente en los niveles intermedio (adicción de 100 mM) y alto de salinidad (adicción de 300 mM) en comparación con el nivel más bajo de salinidad (adicción de 0 mM NaCl) (Figura 5A, Anexo 8A). La concentración de azúcares solubles fue dependiente de la interacción entre la salinidad y la especie, en donde se evidenció que *C. crotonoides* experimentó una reducción significativa en los niveles intermedio (adicción de 100 mM NaCl) y bajo de salinidad (adicción de 0 mM NaCl) en comparación con nivel más alto de salinidad (adicción de 300 mM NaCl). Por su parte, *B. aviceniifolia*, si bien mostró un leve aumento, no fue significativo (Figura 5B, Anexo 9B). Entre especies, *C. crotonoides* mantuvo concentraciones más altas de osmolitos (prolina y azúcares solubles) en comparación con *B. aviceniifolia* (Figura 5B, Anexo 8B, Anexo 9A).

En relación con las concentraciones de pigmentos fotosintéticos, se encontró un aumento en el nivel más alto de salinidad (adicción de 300 mM NaCl) (Anexo 10A, Anexo 11A). Además, *C. crotonoides* presentó concentraciones de clorofilas y carotenoides más elevadas en comparación a las de *B. aviceniifolia* (Anexo 10B, Anexo 11B). La concentración de pigmentos fotosintéticos fue dependiente de la interacción entre la salinidad y la especie, donde se evidenció que *C. crotonoides* no experimentó cambios significativos, mientras que *B. aviceniifolia* alcanzó valores similares a los de *C. crotonoides* en el nivel más alto de salinidad (adicción de 300 mM NaCl) (Anexo 10C, Anexo 11C).

En cuanto a la relación entre pigmentos fotosintéticos, se observó un aumento en el ratio clorofilas a/b en el nivel más alto de salinidad (adicción de 300 mM) (Anexo 12A), siendo *B. aviceniifolia* la especie que presentó los valores más altos (Anexo 12B). Sin embargo, la interacción Salinidad x Especie evidenció que *B. aviceniifolia* mostró un aumento en los tratamientos intermedio (100 mM NaCl) y alto de salinidad (300 mM NaCl) en comparación al nivel más bajo de salinidad (0 mM NaCl), mientras que *C. crotonoides* no experimentó cambios significativos (Anexo 12C). En cuanto al ratio Clorofilas/Carotenoides, *C.*

*crotonoides* mostró valores más elevados que *B. aviceniifolia* (Anexo 13A). El ratio clorofilas/carotenoides dependió de la interacción entre la salinidad y la especie, en donde se evidenció un aumento en *C. crotonoides* en los niveles intermedio (adición de 100 mM NaCl) y alto de salinidad (adición de 300 mM), aunque la significancia fue marginal (Figura 5F, Anexo 13B). Por su parte, *B. aviceniifolia* no mostró cambios significativos (Anexo 13B).

Tabla 4. ANOVA Factorial de las variables bioquímicas. Valores significativos se muestran en negrita: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

		Bioquímicas					
		Osmolitos		Pigmentos fotosintéticos			
Factores	Df	Prolina	Azúcares solubles	Chl A+B	Carotenoides	Chl A/B	Chl/Carot
NaCl (S)	2	<b>16.23***</b>	1.08	<b>27.47***</b>	<b>28.62***</b>	<b>9.95***</b>	0.94
Especie (E)	1	<b>7.24**</b>	<b>123.38***</b>	<b>55.33***</b>	<b>24.72***</b>	<b>4.82*</b>	<b>19.58***</b>
Localidad (L)	1	0.33	1.99	<b>7.93**</b>	<b>5.06*</b>	0.09	0.53
S x E	2	2.1	<b>8.58***</b>	<b>9.56***</b>	<b>15.07***</b>	<b>4.17*</b>	<b>5.15**</b>
S x L	2	1.74	1.02	<b>3.66*</b>	<b>3.68*</b>	1.65	0.48
E x L	1	<b>8.53**</b>	0.12	0.04	0.8	0.25	1.85
E x L x S	2	0.33	0.41	2.56	2.84	0.3	0.23
$R^2$		43.75%	70.05%	72.71%	69.50%	33.85%	32.10%

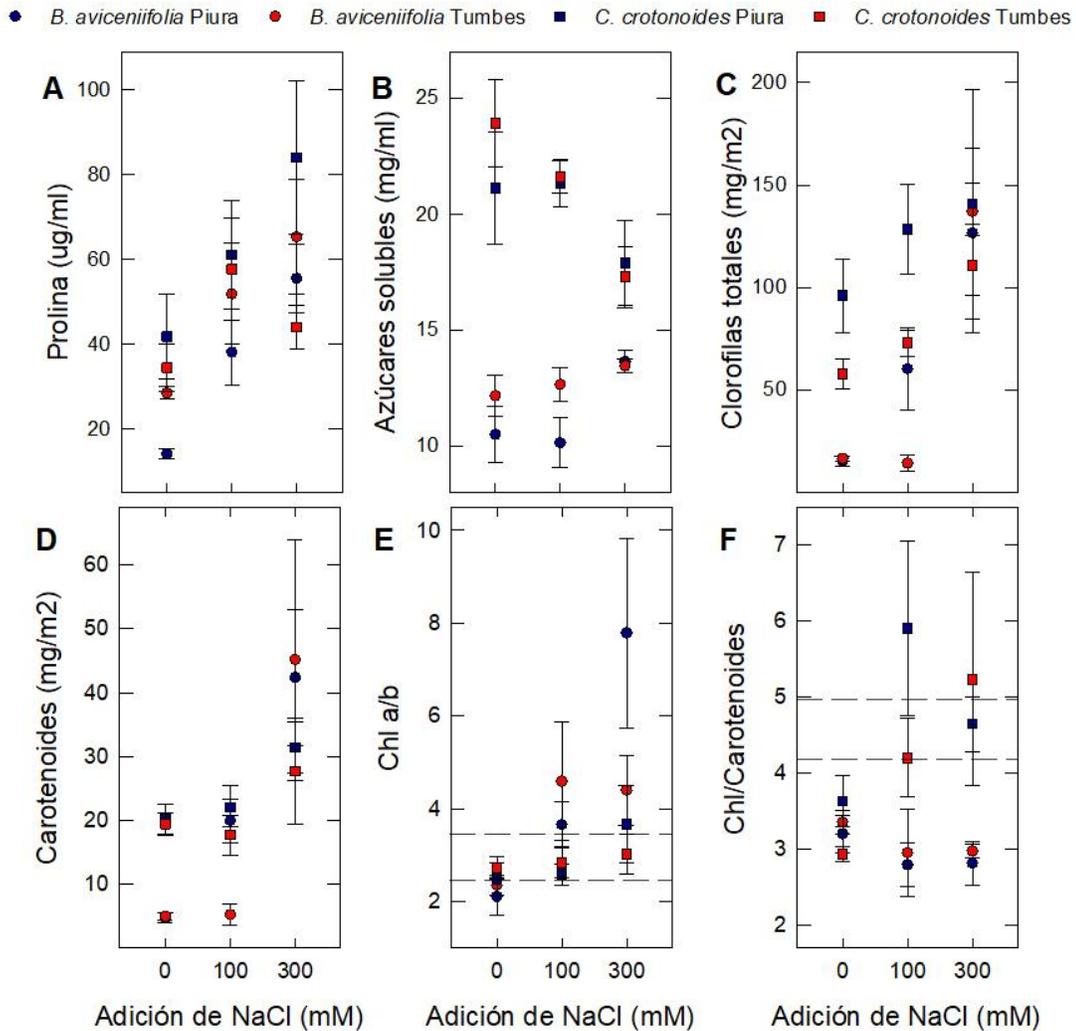


Figura 5. Concentración de Prolina (A), Azúcares solubles (B), Clorofilas totales (C), Carotenoides (D), Ratio Clorofilas a/b (E) y Ratio Clorofilas/Carotenoides (F) de *B. avicenniifolia* (círculo) y *C. crotonoides* (cuadrado) de Piura (azul) y Tumbes (rojo) sometidas a 3 tratamientos de riego con adición de sal. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar. Las líneas punteadas en los paneles (E) y (F) muestran los rangos óptimos establecidos por Lichtenthaler & Buschmann [25] para el ratio Clorofilas a/b y Clorofilas/Carotenoides, respectivamente.

## DISCUSIÓN

La exposición a condiciones de alta salinidad ocasionó cambios a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico que evidencian tolerancia a la salinidad en *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides*. La mayoría de las variables fueron afectadas por el tratamiento de salinidad, con algunas respuestas dependientes de la especie. Las respuestas similares se observaron principalmente a nivel morfofisiológico, donde el crecimiento de ambas especies no se vió limitado por la exposición a condiciones de alta salinidad (Figura 3). El engrosamiento de las hojas, el mantenimiento del estado hídrico y el incremento en la capacidad de retención de agua son indicadores de tolerancia a la salinidad. El engrosamiento de las hojas permitiría minimizar la pérdida de agua por transpiración [14, 20, 59-61], mientras que la captación de agua del suelo podría mantenerse gracias al ajuste osmótico mediante la acumulación de solutos compatibles como la prolina, que además tiene un papel antioxidante [62-66]. El mantenimiento y la producción de otros componentes antioxidantes, como los carotenoides, también son indicadores de tolerancia a la salinidad observados en ambas especies [5,23,24]. Además de prevenir la formación de especies reactivas de oxígeno, los carotenoides protegen a las clorofilas al disipar la energía derivada del exceso de salinidad, preservando la funcionalidad de procesos como la fotosíntesis frente al daño oxidativo [20-22,67]. Tanto *B. aviceniifolia* como *C. crotonoides* mostraron valores óptimos de fluorescencia de la clorofila al estar expuestas a altos niveles de salinidad [68] (Figura 4A), demostrando tolerancia en ambas especies. Sin embargo, en la fluorescencia de la clorofila y en la mayoría de las variables bioquímicas, las respuestas a la salinidad difirieron entre especies. Estas respuestas ecofisiológicas contrastantes, junto a la diferencia en la producción, grosor y estado hídrico de las hojas entre especies, que son características observadas que indican estrategias de crecimiento especie-específicas, apoyan la hipótesis propuesta.

Las respuestas observadas en *B. aviceniifolia* podrían asociarse a una estrategia conservadora, que se caracteriza por presentar tejidos que contribuyan a preservar la turgencia celular y mitigar los impactos del estrés [69,70]. Indistintamente del tratamiento salinidad, las plántulas de *B. aviceniifolia* se caracterizaron por presentar una baja cantidad de hojas con mayor grosor y estado hídrico respecto a las de *C. crotonoides*. La capacidad

de producir hojas con un estado hídrico mayor podría asociarse con una mayor tolerancia al estrés osmótico [20]. El aumento del ratio clorofilas a/b en *B. aviceniifolia* en respuesta a la salinidad podría estar relacionado con una disminución de la biodisponibilidad de nutrientes, ya que la salinidad suele reducir su absorción y generar deficiencias nutricionales en las plantas [71,72]. Por otro lado, el ratio clorofilas/carotenoides es un indicador de estrés en las plantas cuyos valores menores al óptimo (4.2-5) reflejan daño al aparato fotosintético y senescencia [25]. Considerando el incremento en la concentración de clorofilas y carotenoides en respuesta a la salinidad, los bajos valores constantes del ratio clorofilas/carotenoides de *B. aviceniifolia* destacan la importancia de los carotenoides como pigmentos de protección antioxidante [73], donde su almacenamiento constitutivo sería congruente con una estrategia conservadora de los recursos. El mantenimiento del desempeño fotosintético observado en *B. aviceniifolia* podría explicarse no solo por el ajuste osmótico, sino también por la mayor producción de compuestos antioxidantes como los carotenoides y la prolina, que reducen el daño oxidativo ocasionado por la salinidad [7,20,21]. Pessaraki [20] menciona que ante limitación de agua, especies más tolerantes al estrés osmótico mostrarían menores cambios en la fluorescencia de la clorofila, como el mantenimiento observado en *B. aviceniifolia*.

Por otro lado, las respuestas de *C. crotonoides* podrían estar asociadas a una estrategia adquisitiva, caracterizada por la producción de tejidos con una menor inversión de recursos, optimizando la captación de agua y favoreciendo el crecimiento [70,74]. Las plántulas de *C. crotonoides* se caracterizaron por una mayor producción de hojas más delgadas y con un menor estado hídrico respecto a las de *B. aviceniifolia*. En *C. crotonoides*, la notable disminución en la concentración de azúcares solubles en las hojas en respuesta a la salinidad podría sugerir la movilización de este recurso hacia las raíces, donde se observa un mayor transporte de fotoasimilados durante la sequía leve [75]. Una mayor producción de raíces permitiría una mayor superficie subterránea, y por tanto una mayor absorción de agua [75,76]. Esta respuesta, junto a la acumulación de prolina, contribuiría a mantener el estado hídrico de las hojas, consistente con la respuesta esperada de plantas con alta capacidad de adquisición de agua [74]. El bajo desempeño fotosintético observado en *C. crotonoides* en condiciones de baja salinidad, indistintamente de la localidad, indicaría que esta especie

podría necesitar ciertos niveles de salinidad en su ambiente natural. Otra especie muy tolerante a la salinidad, *Arthrocnemum macrostachyum*, también mostró valores menores de fluorescencia de la clorofila en el tratamiento de menor salinidad, evidenciando que la ausencia de sal representa un estrés ambiental en esta especie [16].

Si bien la disponibilidad de agua es uno de los factores abióticos más limitantes en los bosques secos, se ha demostrado que las variables edáficas también tienen un impacto significativo en la estructura de las comunidades vegetales [37]. En la zona costera del bosque seco, la escasez de lluvias sugiere que las especies leñosas podrían utilizar fuentes alternativas de agua, como la que se encuentra en capas profundas del suelo [37,77]. Pessaraki [20] menciona que las especies con un mayor estado hídrico tienden a ser más tolerantes al estrés osmótico; sin embargo, las similitudes entre los efectos de la sequía y la salinidad se manifiestan principalmente a nivel fisiológico y en las etapas iniciales del estrés. A pesar de que los resultados indican que tanto *B. aviceniifolia* como *C. crotonoides* poseen respuestas asociadas a la tolerancia a la salinidad, es necesario realizar estudios adicionales que consideren la simultaneidad de otros factores como la sequía, alta radiación y temperatura presentes en el ambiente natural, puesto que el entorno experimental evaluado es menos complejo [78]. Actualmente, se estima que más del 60% del bosque seco norperuano se encuentra degradado, mientras que las experiencias de restauración cubren aproximadamente un 7% del área degradada [31]. Ante la falta de acciones de restauración en este ecosistema, los resultados de este estudio podrían aportar en los futuros proyectos de restauración, considerando estrategias basadas en la tolerancia a la salinidad y otros factores que podrían influir en la distribución y abundancia de las especies vegetales en su ambiente natural.

## CONCLUSIONES

- *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* presentan respuestas asociadas a la tolerancia a la salinidad.
- *B. aviceniifolia* evidencia respuestas asociadas a una estrategia conservadora de recursos y un menor cambio fisiológico en respuesta a la salinidad.
- *C. crotonoides* evidencia respuestas asociadas a una estrategia adquisitiva de recursos y un mayor cambio fisiológico en respuesta a la salinidad.
- *B. aviceniifolia* y *C. crotonoides* tienden a un mayor desempeño ecofisiológico al estar expuestas a condiciones de alta salinidad.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Arif Y, Singh P, Siddiqui H, Bajguz A, Hayat S. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020;156: 64-77.
2. Hussain S, Shaukat M, Ashraf M, Zhu C, Jin Q, Zhang J. Salinity stress in arid and semi-arid climates: Effects and management in field crops. In: Hussain S. (ed.) *Climate change and agriculture*. IntechOpen; 2019;197-222.
3. Isayenkov S & Maathuis F. Plant salinity stress: many unanswered questions remain. *Frontiers in plant science*. 2019;10:80.
4. El Ghazali G. *Suaeda vermiculata* Forssk. ex J.F. Gmel.: structural characteristics and adaptations to salinity and drought: a review. *International Journal of Sciences*. 2020; 9:28–33.
5. Shahid M, Sarkhosh A, Khan N, Balal R, Ali S, Rossi L, Garcia-Sanchez F. Insights into the physiological and biochemical impacts of salt stress on plant growth and development. *Agronomy*. 2020; 10(7):938.
6. Bernstein N. Plants and salt: Plant response and adaptations to salinity. In: Seckbach J, Rampelotto P. (eds.) *Model Ecosystems in Extreme Environments*. Academic Press; 2019;101–112.
7. Acosta-Motos J, Ortuño M, Bernal-Vicente A, Diaz-Vivancos P, Sanchez-Blanco M, Hernandez J. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. *Agronomy*. 2017; 7(1):18.
8. Hopkins W, Norman P. *Introduction to plant physiology*. 4th ed. John Wiley & Sons, Inc; 2004.
9. Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*. 2008; 59: 651-681.
10. Taiz L, Zeiger E. Stress Physiology. In: *Plant Physiology*. 4th ed. Massachusetts: Sinauer Associates Publishers; 2006;591–623.
11. Jafari M, Tavili A, Panahi F, Zandi E, Ghorbani M. Characteristics of arid and desert ecosystems. In: Förstner U, Rulkens W, Salomons W. (eds.) *Reclamation of arid lands*. Springer; 2018;21-91.
12. Torrecillas A, Rodríguez, P, Sánchez-Blanco M. Comparison of growth, leaf water

- relations and gas exchange of *Cistus albidus* and *C. monspeliensis* plants irrigated with water of different NaCl salinity levels. *Scientia Horticulturae*. 2003;97(3-4): 353-368.
13. Franco J, Fernandez J, Bañón S, González A. Relationship between the effects of salinity on seedling leaf area and fruit yield of six muskmelon cultivars. *HortScience*. 1997;32(4):642-644.
  14. De La Cruz H, Salgado-Luarte C, Stotz G, Gianoli E. An exotic plant species indirectly facilitates a secondary exotic plant through increased soil salinity. *Biol Invasions*. 2023;25(8):2599-2611.
  15. Wani A, Ahmad A, Hayat S, Tahir I. Epibrassinolide and proline alleviate the photosynthetic and yield inhibition under salt stress by acting on antioxidant system in mustard. *Plant physiology and biochemistry*. 2019;135:385-394.
  16. Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Figueroa ME, Davy AJ. Salt stimulation of growth and photosynthesis in an extreme halophyte, *Arthrocnemum macrostachyum*. *Plant Biol (Stuttg)*. 2010;12(1):79-87.
  17. Negrão S, Schmöckel S, Tester, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of botany*. 2017; 119(1):1-11.
  18. Campos M, Hsie B, Granja J, Correia R, Almeida-Cortez J, Pompelli M. Photosynthesis and antioxidant activity in *Jatropha curcas* L. under salt stress. *Braz J Plant Physiol*. 2012;24:55-67.
  19. Rozentsvet O, Nesterov V, Bogdanova E. Structural, physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes. *Russ J Plant Physiol*. 2017;64:464-77.
  20. Pessarakli M. Handbook of plant and crop physiology. *CRC Press*; 2021.
  21. Bose J, Rodrigo-Moreno A, Shabala S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance. *J Exp Bot*. 2014;65(5):1241-1257.
  22. Ghanem A, Mohamed E, Kasem A, El-Ghamery A. Differential salt tolerance strategies in three halophytes from the same ecological habitat: Augmentation of antioxidant enzymes and compounds. *Plants*. 2021;10(6):1100.
  23. Ashraf M, Harris P. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*. 2013; 51: 163-190.
  24. Stepien P, Johnson G. Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the

- glycophyte *Arabidopsis* and the halophyte *Thellungiella*: role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink. *Plant physiology*. 2009; 149(2): 1154-1165.
25. Lichtenthaler H, Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001; 1(1):350-382.
  26. Lütz C. *Plants in Alpine Regions: Cell Physiology of Adaptation and Survival Strategies*. Vienna: Springer; 2012.
  27. Akram M, Naz N, Ali H. Anatomical and physiological systematics of *Capparis decidua* (Forsskal.) Edgew from different habitats of Cholistan Desert, Pakistan. *Biochemical Systematics and Ecology*. 2022; 105:104539.
  28. Rafay M, Madnee M, Ashraf M, Abid M, Ghaffar M, Malik Z, Hassan, S. Phytoremediation capabilities and antioxidant enzymes activities of two halophytic shrubs *Capparis decidua* and *Haloxylon salicornicum* from Cholistan desert, Pakistan under salinity stress. *Pakistan Journal of Botany*. 2022; 54(4): 1231-1236.
  29. Reginato M, Castagna A, Furlán A, Castro S, Ranieri A, Luna V. (2014). Physiological responses of a halophytic shrub to salt stress by Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> and NaCl: oxidative damage and the role of polyphenols in antioxidant protection. *AoB Plants*. 2014;6.
  30. Sadeghi H, Rostami L. Evaluating the physiological and hormonal responses of caper plant (*Capparis spinosa*) subjected to drought and salinity. *Desert*. 2016; 21(1):49-55.
  31. Trabelsi L, Gargouri K, Hassena A, Mbadra C, Ghrab M, Ncube B, Gargouri, R. Impact of drought and salinity on olive water status and physiological performance in an arid climate. *Agricultural water management*. 2019; 213:749-759.
  32. Linares-Palomino R, Huamantupa-Chuquimaco I, Padrón E, Ángeles La Torre-Cuadros M, Roncal-Rabanal M, Choquecota N, Collazos L, Elejalde R, Vergara N, Marcelo-Peña J. Los bosques estacionalmente secos del Perú: Un re-análisis de sus patrones de diversidad y relaciones florísticas. *Revista peruana de biología*. 2022; 29(4).
  33. Cerrón J, Fremout T, Thomas E, Cornelius J, Atkinson R. Experiencias de restauración y fuentes semilleras en el bosque seco tropical del norte del Perú: Estado

- actual y lecciones aprendidas. *Biodiversity International, World Agroforestry*; 2019.
34. Ministerio del Ambiente. *Mapa de bosques secos y bosques relictos*, 1:100 000. Perú: MINAM; 2010.
  35. Linares-Palomino R. Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA. (eds.) *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*. 2016;257-279.
  36. Vigil, A. Características funcionales contrastantes de dos arbustos (Capparaceae) del bosque seco norperuano (Tesis de licenciatura). Facultad de Ciencias y Filosofía, Universidad Peruana Cayetano Heredia; 2017.
  37. Aguirre Z, Kvist L, Sánchez O. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. In: Moraes M, Øllgaard B, Kvist L, Borchsenius F, Balslev H. (eds.) *Botánica económica de los Andes Centrales*; 2006;162-187.
  38. Mercado-Gómez JD, Escalante T. Track analysis of the Neotropical species of Capparaceae. *Aust Syst Bot*. 2020;33(2):129-136.
  39. Muenchow J, von Wehrden H, Rodríguez EF, Rodríguez RA, Bayer F, Richter M. Woody vegetation of a Peruvian tropical dry forest along a climatic gradient depends more on soil than annual precipitation. *Erdkunde*. 2013;241-248.
  40. Gentry AH. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, editors. *Seasonally dry tropical forests. Cambridge: Cambridge University Press*; 1995;146-194.
  41. Mendoza Z, Linares-Palomino R, Kvist L. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa*. 2006; 13(2): 324-350.
  42. Elffers J, Graham RA, Dewolf GP. Capparidaceae. In: Hubbard CE, Milne-Redhead E, editors. *Flora of tropical east Africa*. 1964;1-88.
  43. Washbrum P, Cornejo X. A comparative study of the floral characters of the genera of Capparaceae in Ecuador. *Sci Tech J UPSE (RCTU)*. 2023;10(1):1-9.
  44. Martínez T. Plantas útiles del Bosque Seco Etnobotánica de Chongoyape, Lambayeque-Perú. 1st. ed. Lima-Perú: *Asociación para la Niñez y su Ambiente*; 2020.
  45. Gutierrez, C. Conocimiento ecológico local de las especies forestales del bosque

- estacionalmente seco del norte de Perú y sur de Ecuador [Tesis de Licenciatura]. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina; 2019.
46. Iltis H, Cornejo X. Studies in the Capparaceae XXX: Capparicordis, a new genus from the neotropics. *Brittonia*. 2007;59(3):245-254.
  47. Mantilla B. Influencia de la escarificación enzimática en la germinación de semilla de alcaparra (*Capparis Spinosa L.*) [Tesis de Maestría]. Escola Tècnica Superior D'Enginyeria Agronòmica I Del Medi Natural, Universitat Politècnica de València, Valencia; 2015.
  48. Rasband W. ImageJ [Internet]. Bethesda, MD: U.S. National Institutes of Health; 1997-2024.
  49. Maxwell K, Johnson G. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 2000; 51(345): 659–668.
  50. Özkur O, Ozdemir F, Bor M, Turkan I. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environmental and Experimental Botany*. 2009; 66: 487-492.
  51. Lugojan C, Ciulca S. Evaluation of relative water content in winter wheat. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*. 2011; 15(2): 173-177.
  52. Smart R, Bingham G. Rapid estimates of relative water content. *Plant Physiology*. 1974; 53: 258–260.
  53. Jin X, Shi C, Yu C, Yamada T, Sacks E. Determination of leaf water content by visible and near-infrared spectrometry and multivariate calibration in *Miscanthus*. *Frontiers in plant science*. 2017; 8: 721.
  54. Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M, Cornwell W, Craine J, Gurvich D, Urcelay C, Veneklaas E, Reich P, Poorter L, Wright I, Ray P, Enrico L, Pausas J, de Vos A, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J, Thompson K, Morgan H, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M, Conti G, Staver A, Aquino S, Cornelissen J. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 2016; 64: 715-716.
  55. Sunkar, R. *Plants stress tolerance*. Oklahoma State University: USA; 2010.
  56. Dubois M, Guilles K, Hamilton J, Rebers P, Smith F. Colorimetric method for

- determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*. 1956; 28: 350-356.
57. Jampeetong A, Brix H. Effects of NaCl salinity on growth, morphology, photosynthesis and proline accumulation of *Salvinia natans*. *Aquatic Botany*. 2009; 91(3): 181–186.
  58. StatSoft Inc. Statistica (data analysis software system) [Internet]. Version 7.0. Tulsa, OK: StatSoft Inc.; 2004.
  59. Longstreth D, Nobel P. Salinity effects on leaf anatomy: consequences for photosynthesis. *Plant Physiol*. 1979;63(4):700-703.
  60. Romero-Aranda R, Moya J, Tadeo F, Legaz F, Primo-Millo E, Talón M. Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: beneficial and detrimental effects of cations. *Plant Cell Environ*. 1998;21(12):1243-1253.
  61. Fernández-García N, Olmos E, Bardisi E, García-De la Garma J, López-Berenguer C, Rubio-Asensio JS. Intrinsic water use efficiency controls the adaptation to high salinity in a semi-arid adapted plant, henna (*Lawsonia inermis* L.). *J Plant Physiol*. 2014;171(5):64-75.
  62. Zeng Y, Li L, Yang R, Yi X, Zhang B. Contribution and distribution of inorganic ions and organic compounds to the osmotic adjustment in *Halostachys caspica* response to salt stress. *Sci Rep*. 2015;5(1):13639.
  63. Calone R, Bregaglio S, Sanoubar R, Noli E, Lambertini C, Barbanti L. Physiological adaptation to water salinity in six wild halophytes suitable for Mediterranean agriculture. *Plants*. 2021;10(2):309.
  64. Cai Z, Gao Q. Comparative physiological and biochemical mechanisms of salt tolerance in five contrasting highland quinoa cultivars. *BMC Plant Biol*. 2020;20:1-15.
  65. Van Zelm E, Zhang Y, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annu Rev Plant Biol*. 2020;71:403-433.
  66. Celik Ö, Atak C. The effect of salt stress on antioxidative enzymes and proline content of two Turkish tobacco varieties. *Turk J Biol*. 2012;36(3):339-356.
  67. Percey W, McMinn A, Bose J, Breadmore M, Guijt R, Shabala S. Salinity effects

- on chloroplast PSII performance in glycophytes and halophytes. *Funct Plant Biol.* 2016;43(11):1003-1015.
68. Garassino FC. Blazing a trail towards higher photosynthetic efficiency: A multi-dimensional study of *Hirschfeldia incana* [Doctoral dissertation]. Wageningen: Wageningen University; 2023.
  69. Volaire F. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Glob Change Biol.* 2018;24(7):2929-2938.
  70. Matos I, Eller C, Oliveras I, Mantuano D, Rosado B. Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. *J Ecol.* 2021;109(1):327-41.
  71. Ashraf M, Shahzad S, Imtiaz M, Rizwan M. Salinity effects on nitrogen metabolism in plants—focusing on the activities of nitrogen metabolizing enzymes: A review. *J Plant Nutr.* 2018;41(8):1065-1081.
  72. Mohiuddin M, Irshad M, Sher S, Hayat F, Ashraf A, Masood S, Waseem M. Relationship of selected soil properties with the micronutrients in salt-affected soils. *Land.* 2022;11(6):845.
  73. Rozentsvet O, Bogdanova E, Ivanova L, Ivanov L, Tabalenkova G, Zakhozhiy I, Nesterov V. Structural and functional organization of the photosynthetic apparatus in halophytes with different strategies of salt tolerance. *Photosynthetica.* 2016;54(3):405-413.
  74. Vico G, Thompson S, Manzoni S, Molini A, Albertson J, Almeida-Cortez J, et al. Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology.* 2015;8(4):660-681.
  75. Schönbeck L, Gessler A, Schaub M, Rigling A, Hoch G, Kahmen A, Li M-H. Soil nutrients and lowered source:sink ratio mitigate effects of mild but not of extreme drought in trees. *Environ Exp Bot.* 2020;169:103905.
  76. Carvajal D, Loayza A, Squeo F. Contrasting responses to water-deficit among *Encelia canescens* populations distributed along an aridity gradient. *Am J Bot.* 2015;102(9):1552-1557.
  77. Fravolini A, Hultine K, Brugnoli E, Gazal R, English N, Williams D. Precipitation

pulse use by an invasive woody legume: the role of soil texture and pulse size. *Oecologia*. 2005;144:618-627.

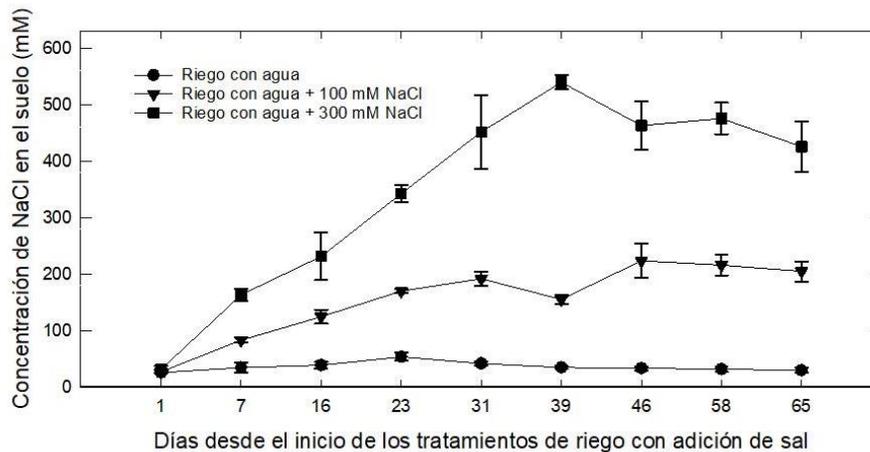
78. Truşcă M, Gâdea Ş, Vidican R, Stoian V, Vâtcă A, Balint C, et al. Exploring the research challenges and perspectives in ecophysiology of plants affected by salinity stress. *Agriculture*. 2023;13(3):734.

## ANEXOS

**Anexo 1:** Características del suelo. Modificado de Vigil (2017). Se muestran las medias  $\pm$  error estándar y rango (mínimo - máximo).

Sitios	Coordenadas		Altitud (msnm)	Distancia del mar (m)	pH	Concentración de sal en el suelo (mM)
	S	W				
I	3° 45.411'	80° 46.976'	49	885	8.27 $\pm$ 0.23 (7.34 - 9.41)	9.53 $\pm$ 2.58 (1.51 - 21.82)
II	3° 47.572'	80° 48.298'	6	526	8.27 $\pm$ 0.14 (7.54 - 8.9)	69.58 $\pm$ 21.52 (5.03 - 208.59)
III	3° 44.665'	80° 46.112'	22	656	7.9 $\pm$ 0.09 (7.6 - 8.23)	22.23 $\pm$ 4.51 (7.89 - 46.99)
IV	3° 44.613'	80° 42.913'	34	4017	8.62 $\pm$ 0.14 (8.01 - 9.29)	9.35 $\pm$ 5.46 (1.01 - 52.86)
V	3° 46.19'	80° 47.53'	4	200	8.24 $\pm$ 0.26 (7.31 - 8.88)	11.34 $\pm$ 4.24 (1.76 - 31.63)
VI	3° 43.01'	80° 43.36'	2	670	7.81 $\pm$ 0.03 (7.71 - 7.89)	381.02 $\pm$ 83.09 (191.3 - 646.9)

**Anexo 2:** Concentración de NaCl en el suelo (mM) desde el inicio de los tratamientos de riego con adición de sal. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar.



**Anexo 3:** Comparaciones múltiples de Tukey en el número de hojas respecto: (A) al tratamiento de riego con adición de sal (mM) y (B) la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

A		[1]	[2]	[3]
Adición de NaCl (mM)				
[1] 0			<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[2] 100				0.683
[3] 300				

B		[1]	[2]
Especie			
[1] <i>B. aviceniifolia</i>			<b>0.000***</b>
[2] <i>C. crotonoides</i>			

**Anexo 4:** Comparaciones múltiples de Tukey en el grosor de hojas respecto: (A) al tratamiento de riego con adición de sal (mM) y (B) la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

<b>A</b>	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		<b>0.011*</b>	<b>0.003**</b>
[2]	100			0.885
[3]	300			

<b>B</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

**Anexo 5:** Comparaciones múltiples de Tukey en la fluorescencia de la clorofila respecto a: (A) la salinidad, (B) la especie y (C) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

<b>A</b>	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[2]	100			0.402
[3]	300			

<b>B</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

<b>C</b>	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		0.054	<b>0.024*</b>	<b>0.000***</b>	1	0.717
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			1	<b>0.000***</b>	<b>0.039*</b>	0.682
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				<b>0.000***</b>	<b>0.017*</b>	0.491
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						0.644
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						

**Anexo 6:** Comparaciones múltiples de Tukey en el contenido de agua respecto al tratamiento de riego con adición de sal (mM). Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001.

	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[2]	100			<b>0.021*</b>
[3]	300			

**Anexo 7:** Comparaciones múltiples de Tukey en el contenido relativo de agua respecto a la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001.

	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

**Anexo 8:** Comparaciones múltiples de Tukey en la concentración de prolina respecto: (A) al tratamiento de riego con adición de sal (mM) y (B) la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001.

<b>A</b>	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		<b>0.001***</b>	<b>0.000***</b>
[2]	100			0.292
[3]	300			

<b>B</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.01**</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

**Anexo 9:** Comparaciones múltiples de Tukey en la concentración de azúcares solubles respecto a: (A) la especie y (B) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001.

<b>A</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

<b>B</b>	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		1.000	0.609	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.001***</b>
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			0.566	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.036*</b>
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					0.966	<b>0.006**</b>
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						<b>0.049*</b>
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						

**Anexo 10:** Comparaciones múltiples de Tukey en la concentración de clorofilas respecto a: (A) la salinidad, (B) la especie y (C) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p < 0.01, \*\*\*p < 0.001.

<b>A</b>	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		0.085	<b>0.000***</b>
[2]	100			<b>0.000***</b>
[3]	300			

<b>B</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

<b>C</b>	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		0.405	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				0.605	0.996	0.981
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					0.849	0.183
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						0.81
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						

**Anexo 11:** Comparaciones múltiples de Tukey en la concentración de carotenoides respecto a: (A) la salinidad, (B) la especie y (C) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negrita: \*p < 0.05, \*\*p < 0.01, \*\*\*p < 0.001.

<b>A</b>	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		0.120	<b>0.000***</b>
[2]	100			<b>0.000***</b>
[3]	300			

<b>B</b>	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

C	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		0.077	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>	<b>0.000***</b>
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			<b>0.000***</b>	<b>0.005**</b>	<b>0.005**</b>	<b>0.000***</b>
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				0.076	0.086	0.763
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					1	0.681
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						0.716
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						

**Anexo 12:** Comparaciones múltiples de Tukey en el ratio clorofilas a/b respecto a: (A) la salinidad, (B) la especie y (C) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negra: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

A	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]
[1]	0		0.055	<b>0.000***</b>
[2]	100			0.059
[3]	300			

B	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.042*</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

C	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		<b>0.035*</b>	<b>0.000***</b>	0.908	0.8	0.233
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			0.158	0.307	0.445	0.97
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				<b>0.001***</b>	<b>0.002**</b>	<b>0.033*</b>
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					1	0.803
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						0.908
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						

**Anexo 13:** Comparaciones múltiples de Tukey en el ratio clorofilas/carotenoides respecto a: (A) la especie y (B) el efecto de la salinidad según la especie. Valores significativos se muestran en negra: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ .

A	Especie	[1]	[2]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>		<b>0.000***</b>
[2]	<i>C. crotonoides</i>		

B	Especie	Adición de NaCl (mM)	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]
[1]	<i>B. aviceniifolia</i>	0		0.786	0.913	1	0.053	0.092
[2]	<i>B. aviceniifolia</i>	100			1	0.853	<b>0.002**</b>	<b>0.003**</b>
[3]	<i>B. aviceniifolia</i>	300				0.947	<b>0.006**</b>	<b>0.011*</b>
[4]	<i>C. crotonoides</i>	0					0.05	0.086
[5]	<i>C. crotonoides</i>	100						1
[6]	<i>C. crotonoides</i>	300						