



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
DOCTORADO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA



TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVO DE MÉXICO EN GERMINACIÓN, PLÁNTULA Y PLANTA ADULTA

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

Presenta:

ARIADNA GORETI LÓPEZ MÉNDEZ

Bajo la dirección del

DR. JUAN ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ

Chapingo, México, mayo de 2024



APROBADA



TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVO DE MÉXICO EN GERMINACIÓN, PLÁNTULA Y PLANTA ADULTA

TOLERANCE TO SODIUM CHLORIDE OF TOMATO LINES (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVE TO MEXICO IN GERMINATION, SEEDLING AND ADULT PLANT

Tesis realizada por Ariadna Goreti López Méndez bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR



DR. JUAN ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ

ASESOR



DR. JOSÉ OSCAR MASCORRO GALLARDO

ASESOR



DR. JAIME SAHAGÚN CASTELLANOS

LECTOR EXTERNO



DR. RICARDO LOBATO ORTÍZ

Chapingo, México, mayo de 2024

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	4
LISTA DE FIGURAS	5
AGRADECIMIENTOS	7
DATOS BIOGRÁFICOS	8
RESUMEN GENERAL	9
GENERAL ABSTRACT	10
TOLERANCE TO SODIUM CHLORIDE OF TOMATO LINES (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) NATIVE TO MEXICO IN GERMINATION, SEEDLING AND ADULT PLANT	10
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
Sodium Chloride Tolerance during Germination and Seedling Stages of Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) Lines Native.....	15
to Mexico	15
1. Introduction.....	15
2. Materials and Methods	3
2.1 Germination Salt Tolerance Test.....	3
2.2 Salt Tolerance Test in Seedlings	3
3. Results	4
3.1 Germination under Salinity Conditions	4
3.2 Development of Tomato Seedlings under Saline Conditions.....	6
4. Discussion	9
4.1 Germination Test	9
4.2 Development of Tomato Seedlings under Salinity Conditions	10
5. Conclusions	12
Appendix A.....	12
References.....	15
TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) NATIVO DE MÉXICO EN PLANTA ADULTA	18
RESUMEN	19
INTRODUCCIÓN	20
MATERIALES Y MÉTODO	23
RESULTADOS.....	26
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIÓN	35

AGRADECIMIENTOS	35
LITERATURA CITADA.....	36
DISCUSIÓN GENERAL	44
CONCLUSIÓN GENERAL	46
LITERATURA GENERAL CITADA.....	46

LISTA DE CUADROS

Table 1. Sources of variation (SV), degrees of freedom (DF), and mean squares (MS) of the analysis of variance of traits evaluated in 54 tomato lines under saline conditions (150 mM NaCl) during germination.	5
Table 2. Mean comparisons of NaCl concentrations and percentage reductions due to the salt stress effect on traits evaluated in 57 tomato lines during germination.....	5
Table 3. Linear correlations between pairs of traits evaluated in 57 tomato lines under salinity stress.	5
Table 4. Mean comparisons of the genotype x NaCl concentration (GENxCON) interaction of tomato genotypes selected exposed to two NaCl concentrations (0 and 150 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype during germination stage.....	6
Table 5. Sources of variation (SV), degrees of freedom (DF), and mean squares (MS) of the analysis of variance of traits evaluated in 24 tomato lines under saline conditions (175 mM NaCl) during the seedling stage.	7
Table 6. Mean comparisons for the NaCl concentration of the response in saline medium divided by the response of the control for traits evaluated in 24 tomato lines.....	7
Table 7. Linear correlations between pairs of traits evaluated in 24 tomato wild lines under salinity conditions.....	7
Table 8. Mean comparisons of GENxCON interaction of 24 selected tomato genotypes exposed to two salinity concentrations (0 and 175 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype during seedling stage.	8
 Table A 1. Origins of evaluated lines, derived from wild tomato populations of Mexico.	12
Table A 2. Mean comparisons of the GENxC interaction of 24 selected tomato genotypes exposed to two salinity concentrations (0 and 175 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype.....	13
 Cuadro 1. Análisis de varianza de once caracteres evaluados en cuatro líneas de tomate nativo en CE de 2.5 y 13 dS·m ⁻¹ durante planta adulta.	28
Cuadro 2. Comparaciones de media y porcentaje de reducción de relaciones en conductividad eléctrica con respecto al testigo de caracteres evaluados en cuatro líneas de tomate.....	28
Cuadro 3. Comparaciones de medias de la interacción GENxCE de cuatro genotipos de tomate expuestos a dos conductividades eléctricas. Las comparaciones se realizan entre conductividades dentro de cada genotipo. ..	30
Cuadro 4. Correlaciones lineales entre pares de caracteres evaluados en cuatro líneas silvestres de tomate en condiciones de salinidad (arriba de la diagonal) y testigo (debajo de la diagonal).	31

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sistema de producción en contenedores con capacidad de 19 L de solución nutritiva pintadas de color negro, selladas para evitar evaporación y oxigenación mediante bombas de acuarios.	24
---	----

*A ustedes abuelita Nene y Guille
que siempre estuvieron orgullosa de mi*

*A mis padres,
por los valores inculcados, la confianza y su amor
y a mis hermanos*

*A mis más grandes amores
Emilio y Quetzal*

AGRADECIMIENTOS

Al **CONAHCyT** por el financiamiento otorgado para llevar a cabo mis estudios de posgrado.

A la **Universidad Autónoma Chapingo** por 13 años de grandes oportunidades a su lado, por ser mi alma mater de enseñanza en estudios, vida y persona.

Al **Posgrado de Horticultura** por las facilidades proporcionadas durante mi permanencia en la institución.

Al **Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez** por toda su confianza, el apoyo infinito para la realización de este proyecto de vida y formación.

Al **Dr. José Oscar Mascorro Gallardo** por ser parte importante durante la realización de esta tesis, así como cada una de sus aportaciones y consejos.

Al **Dr. Jaime Sahagún Castellanos** por su valiosa aportación científica a esta investigación.

A **Jorge Luis Sánchez Galicia** y al Quím. **Ricardo Gaspar Hernández**, por el apoyo ofrecido durante la instalación, conducción experimental y registro de datos.

A todos ustedes familia, amigos y conocidos que confiaron en mí, quienes me brindaron su cariño, amistad y apoyo durante este pequeño, pero significativo trayecto de mi vida. **INFINITAS GRACIAS**

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre: Ariadna Goreti López Méndez
Fecha de nacimiento: 26 de enero de 1994
Lugar de nacimiento: Tecomán, Colima, México.
Profesión: Agrónomo en Horticultura Protegida

Desarrollo académico

Preparatoria 2010-2013 Preparatoria Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo
Licenciatura 2013-2017 Agronomía en Horticultura Protegida. Universidad Autónoma Chapingo
Maestría 2017-2019 Maestría en Ciencias en Horticultura. Instituto de Horticultura. Universidad Autónoma Chapingo.

RESUMEN GENERAL

TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVO DE MÉXICO EN GERMINACIÓN, PLÁNTULA Y PLANTA ADULTA

El tomate, segundo producto hortícola de mayor importancia a nivel mundial, es moderadamente sensible a la salinidad; una condición que resta calidad y producción al fruto. Se ha recurrido a especies nativas para ser utilizados como recurso genético en el mejoramiento de tomate. El objetivo de esta investigación fue identificar líneas derivadas de poblaciones de tomate nativo de México con tolerancia a sales; así como caracteres y daño asociados con dicha condición durante las etapas de germinación, plántula y planta adulta. Durante germinación, 52 líneas de tomate nativo y dos híbridos comerciales fueron evaluados con NaCl 150 y 0 mM durante 20 días en cámara de germinación con oscuridad constante, temperatura de 25 ± 2 °C y humedad relativa de 80 ± 4 %. En etapa de plántula se evaluaron 22 líneas en sistema de balsa flotante durante 12 días bajo concentraciones de 175 y 0 mM de NaCl. En etapa adulta se evaluaron cuatro líneas durante 83 días en un sistema de contenedores con conductividad eléctrica de 2.5 y 13 dS·m⁻¹. Durante las tres etapas de desarrollo se tuvieron reducciones significativas ($\alpha\leq 0.05$) en la mayoría de los caracteres evaluados. En germinación el porcentaje de germinación y la velocidad de germinación fueron afectados 65.2 y 88.2 %, respectivamente; mientras que la materia seca acumulada tuvo reducción de 67.1 %. En plántula, los caracteres más afectados fueron la tasa de crecimiento, el área foliar y el peso seco con reducciones de 71.4, 59.3 y 46.3 %, respectivamente. En planta adulta el peso de fruto (62.3 %) fue el carácter más afectado; mientras que el peso seco total se redujo 18.7 %. La etapa de germinación y plántula son las más susceptible a la condición salina. Los daños causados por toxicidad iónica y estrés hídrico varían de acuerdo con la etapa de desarrollo y el órgano afectado.

Palabras clave: sales, tolerancia, germinación, plántula, planta adulta.

GENERAL ABSTRACT

TOLERANCE TO SODIUM CHLORIDE OF TOMATO LINES (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVE TO MEXICO IN GERMINATION, SEEDLING AND ADULT PLANT

Tomato, the second most important horticultural product worldwide, is moderately sensitive to salinity; a condition that reduces quality and production of the fruit. Native species have been used as genetic resources for tomato improvement. The objective of this research was to identify lines derived from native Mexico tomato populations with tolerance to salts; as well as characters and damages associated with said condition during the germination, seedling and adult plant stages. During germination, 52 native tomato lines and two commercial hybrids were evaluated with 150 and 0 mM NaCl for 20 days in a germination chamber with constant darkness, temperature of 25 ± 2 °C and relative humidity of 80 ± 4 %. At the seedling stage, 22 lines were evaluated in a floating raft system for 12 days under concentrations of 175 and 0 mM NaCl. In the adult stage, four lines were evaluated for 83 days in a container system with electrical conductivity of 2.5 and 13 dS·m⁻¹. During the three stages of development there were significant reductions ($\alpha\leq 0.05$) in most of the evaluated traits. In germination, the germination percentage and germination speed were affected 65.2 and 88.2 %, respectively; while the accumulated dry matter had a reduction of 67.1 %. In seedlings, the most affected characters were growth rate, leaf area and dry weight with reductions of 71.4, 59.3 and 46.3 %, respectively. In adult plants, fruit weight (62.3 %) was the most affected character; While the total dry weight decreased 18.7 %. The germination and seedling stage are the most susceptible to saline condition. The damage caused by ionic toxicity and water stress varies according to the stage of development and the affected organ.

Keywords: salts, tolerance, germination, seedling, adult plants.

Thesis of Doctor of Sciences in Horticulture, Chapingo Autonomous University.

Author: Ariadna Goreti López Méndez

Director: Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez

INTRODUCCIÓN GENERAL

El cambio climático, la calidad y cantidad del agua de riego, la erosión del suelo, los sistemas de producción intensivos, el uso de aguas salinas y aguas subterráneas para riego, la aplicación excesiva de fertilizantes químicos y la rotación irracional de cultivos aumentará el porcentaje de tierras afectadas por la salinidad (Li et al., 2015). Una de las estrategias que se siguen para contrarrestar este problema es el desarrollo de variedades tolerantes al estrés salino, aunque el tomate es catalogado como un cultivo altamente sensible a la salinidad (Abdelgawad et al., 2019).

El tomate es considerado uno de los cultivos hortícolas más importantes en el mundo por su producción (250 millones de toneladas), superficie de siembra (6'163,463 ha), rendimiento (40.84 t/ha) y valor nutricional (alto contenido de vitaminas, minerales y antioxidantes) (Base de datos estadísticos corporativos de la Organización para la Agricultura y la Alimentación, 2022).

Nueve por ciento de la superficie terrestre (1257 millones de hectáreas) están afectados por sales (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, 2021). Del total de la superficie arable del mundo (16'646,000 km²), se estimó que 85 % ya está afectado por salinidad. Los países que presentan las superficies de cultivo más afectadas por la sal son China, Argentina, India, Rusia y México que en conjunto representan 1'779,500 km², aproximadamente 15 % de la superficie de tierra cultivable (Negacz et al., 2022). En México, el área agrícola de riego es de 9.23 millones de hectáreas, de las cuales 60 % está afectada por sodio y salinidad; mientras que 8.91 millones de hectáreas de área agrícola de temporal, sufre estas condiciones (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, 2021).

El estrés iónico y osmótico disminuyen el crecimiento y desarrollo general de la planta; así como el rendimiento y la producción de semillas (Bogoutdinova et al., 2023; Valenzuela et al., 2022). Debido al estrés diversos órganos son afectados: las hojas disminuyen su tamaño, área foliar y materia seca; las raíces disminuyen su longitud y materia seca (Guo et al., 2022; Munns et al., 2020); las flores e inflorescencias sufren alteraciones morfológicas, disminuye

la producción de óvulos, la receptividad del estigma es afectada y los granos de polen pierden viabilidad (Ghanem et al., 2009; Martínez et al., 2012).

La toxicidad iónica se debe a la presencia de iones Na^+ y Cl^- en el interior de las células vegetales, los cuales son responsables de la alteración de la síntesis de proteínas, la actividad enzimática, el equilibrio de los iones citosólicos (Ma et al., 2022; Mansour y Hassan 2022) y el efecto antagónico con algunos nutrimentos como Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Fe^{2+} , Zn^{2+} y Mo^{2+} (Egea et al., 2022; Rosca et al., 2023)

La tolerancia a la salinidad de las plantas está directamente asociada con la etapa fenológica, el órgano de la planta afectado, la duración y severidad del estrés y los factores ambientales que lo causan (Dasgan et al., 2002; Gerona et al., 2019; Ludwiczak et al., 2021; Peleg et al., 2021; Ruiz-Espinoza et al., 2014; Sanjuan-Lara et al., 2015; Sun et al., 2010).

El componente genético también es de gran importancia en algunas plantas porque contienen genes que regulan múltiples mecanismos para la acumulación de Na^+ , incluida la regulación de la absorción y distribución de iones, osmorregulación mediante la acumulación de osmoprotectores, activación de vías de señalización de sal, exclusión eficiente de iones tóxicos, capacidad de eliminación y cambios en respuestas hormonales (Cuartero et al., 1992; Guo et al., 2022; Martínez et al., 2014; Sun et al., 2010), regulación epigenética y cambios en la expresión génica de antiportadores de Na^+/H^+ vacuolares o de membrana plasmática y canales iónicos (NHX, SOS, Nha), pirofosfatasa vacuolar (AVP), transportadores de potasio (HKT), antioxidantes (APX, CAT, SOD), factores de transcripción (NAC, ERF, DREB, ZIP, MYB), eliminadores de ROS y proteínas que participan en la función protectora (LEA, HSP, COR), osmolitos (PDH, ProT, BADH, TPS) y la transducción de señales (MKK, MPK, CIPK, Rab) (Himabindu et al., 2016; Mishra & Tanna, 2017; Urbanavičiūtė et al., 2021).

Caracteres fisiológicos, morfológicos y bioquímicos relacionados con la tolerancia a estrés abiótico en cultivares domesticados han disminuido debido a que el mejoramiento genético se ha centrado principalmente en la obtención de

variedades resistentes a enfermedades, calidad de fruto y arquitectura de la planta (Khan et al., 2022; Rawat et al., 2022; Rothan et al., 2019; Van Deynze et al., 2007; Wang et al., 2020), además la escasa frecuencia de genes relacionados con esta tolerancia en germoplasma convencional obliga a recurrir a poblaciones silvestres y nativas como una alternativa en busca de genes de tolerancia a factores adversos, ya sea como donares de genes o bien como portainjertos en la producción comercial (Estañ et al., 2005), que aún está lejos de ser abordada adecuadamente dada la gran diversidad de tomates nativos y silvestres (Ramírez-Ojeda et al., 2022).

Las poblaciones silvestres y nativas de tomate presentan gran diversidad morfológica, ecológica y genética, comprendida en 13 especies emparentadas (Knapp & Peralta 2016, The 100 Tomato Genome Sequencing Consortium et al., 2014; Peralta et al., 2008; Ramírez-Ojeda et al., 2022). Su gran área de distribución (desde el nivel del mar hasta altitudes de más de 3 000 metros) y confrontación ante ambientes desfavorables ha devenido en la presencia de numerosos rasgos de resistencia a enfermedades, calidad de fruto, tolerancia al estrés abiótico e incluso el rendimiento de fruto (Bonarota et al., 2022; Ghani et al., 2020; Hibbins & Hahn 2021; Kabaş & Celik, 2021; Marín-Montes et al., 2016; Rodríguez-Guzmán et al., 2009; Zhang et al., 2018).

Dentro de la especie domestica *Solanum lycopersicum* varios cultivares se consideran más tolerantes a la sal que otros (Alfocea et al., 1993), sin embargo, no presentan el mismo grado de tolerancia que las especies halófitas silvestres. Algunas especies silvestres de tomate se consideran tolerantes a la sal como *S. chilense*, *S. pimpinellifolium*, *S. pennellii*, *S. cheesmaniae*, *S. peruvianum* y *S. galapagense* (Albaladejo et al., 2017; Bonarota et al., 2022; Chetelat et al., 2009; Pailles et al., 2020; Zaki & Yokoi, 2016).

La variación fenotípica, la expresión de genes y las rutas metabólicas involucradas en la tolerancia a sales en las especies nativas y silvestres de tomate proporciona mayor comprensión de la variación genética de dichas especies para el desarrollo de genotipos tolerantes, a pesar de este gran esfuerzo, solo se ha desarrollado un pequeño número de cultivares,

parcialmente tolerantes a la salinidad (Alqudah et al., 2019; Kukurba & Montgomery, 2015; Sant'Ana & Lefsrud, 2018).

La disponibilidad de especies nativas de tomate halófilas permite su uso en el mejoramiento genético de variedades tolerantes a condiciones salinas. Por lo tanto, el objetivo de la presente investigación fue identificar líneas derivadas de poblaciones de tomate nativo de México con tolerancia a sales y caracteres morfológicos asociados con dicha condición durante las etapas de germinación, plántula y planta adulta.



Article

Sodium Chloride Tolerance during Germination and Seedling Stages of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Lines Native to Mexico

Ariadna Goreti López-Méndez ¹, Juan Enrique Rodríguez-Pérez ^{1,*}, José Oscar Mascorro-Gallardo ¹, Jaime Sahagún-Castellanos ¹ and Ricardo Lobato-Ortiz ²

¹ Departamento de Fitotecnia, Instituto de Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo, Km 38.5 Carretera México-Texcoco, Chapingo 56230, Estado de México, Mexico; ariadna.gore.1994@gmail.com (A.G.L.-M.); jomg1@yahoo.com.mx (J.O.M.-G.); jsahagunc@yahoo.com.mx (J.S.-C.)

² Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Km 36.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo 56230, Estado de México, Mexico; rlobato@colpos.mx

* Correspondence: erodriguezx@yahoo.com.mx

Abstract: Tomato is considered moderately sensitive to salinity, which detracts from the quality and yield of its fruit; therefore, wild populations have been used as a genetic resource. The aim of this research was to identify lines derived from wild tomato populations with tolerance to salinity during the germination and seedling stages. During germination, 52 wild lines and 2 commercial hybrids (Imperial[®], Reserva[®]) were subjected to treatment with 150 mM and 0 mM NaCl and evaluated. The test was carried out for 20 days in a germination chamber with constant darkness, a temperature of 25 ± 2 °C and relative humidity conditions of $80 \pm 4\%$. At the seedling stage, 22 wild tomato lines with the best performance in the germination test and 2 commercial hybrids (Imperial[®], Topanga[®]) were evaluated for 12 days in a floating raft system. Concentrations of 175 mM and 0 mM of NaCl were used. During germination, the saline condition decreased the germination percentage (65.2%), speed of germination (88.2%), stem length (72.5%), root length (46.56%), number of normal plants (59.5%), stem dry matter (68.78%), root dry matter (61.99%), and total dry matter (67.1%). At the seedling stage, this condition decreased ($p < 0.05$) the aerial part dry matter (46.37%), leaf area (59.35%), root length (42.43%), final plant height (40.24%), and growth rate (71.42%). Seventeen tolerant genotypes were identified in one of the two developmental stages, while one genotype showed tolerance in both stages. These results indicate that there are different response mechanisms in each developmental stage. Native tomatoes play an important role in the identification of tolerant genotypes since they can be used as genetic resources for obtaining commercial genotypes with salt tolerance.

Keywords: salt tolerant genotypes; wild tomato; developmental stages; seed germination



Citation: López-Méndez, A.G.; Rodríguez-Pérez, J.E.; Mascorro-Gallardo, J.O.; Sahagún-Castellanos, J.; Lobato-Ortiz, R. Sodium Chloride Tolerance during Germination and Seedling Stages of Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Lines Native to Mexico. *Horticulturae* **2024**, *10*, 466. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10050466>

Academic Editors: Sergio Ruffo Roberto, Roberto Barbato and Veronica De Micco

Received: 11 March 2024

Revised: 20 April 2024

Accepted: 22 April 2024

Published: 3 May 2024



Copyright: © 2024 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

In total, 9% of the Earth's land surface (more than 424 million hectares of topsoil and 833 million hectares of subsoil) are salt-affected and 50% of its agricultural land is affected by salts [1]; this condition is responsible for significant crop yield losses, with an annual value of up to USD 30 billion [2]. In Mexico, the irrigated agricultural area is 9.23 million hectares, out of which 60% is affected by sodium and salinity. whereas from the rainfed agricultural area, 8.91 million hectares, 19.7%, suffers from these conditions [3], indicating that almost a fifth of the agricultural land area faces these problems. Salt-affected areas are increasing due to the use of saline water and the intensive use of groundwater for irrigation, the excessive application of chemical fertilizers, and irrational crop rotation [4]; therefore, one of the current challenges facing agriculture is to increase crop production under saline conditions. One of the strategies being followed to address this problem is the development of salt stress-tolerant varieties.

Excess soil salinity generates ionic stress in plants due to the increase in toxic ions such as Na^+ and Cl^- that alter the ionic balance of the cell membrane, causing organ destruction, alterations in protein synthesis, structural changes to enzymes, and respiratory disorders [5]. Osmotic stress is also generated due to the limited availability of water resulting from the increase in osmotic pressure, which decreases growth by inhibiting water uptake by the roots, which in turn generates oxidative damage and may cause plant death [6–8]. Some agronomically important traits adversely affected by salt stress include germination, leaf development, leaf area, plant height, root length, dry matter accumulation, photoassimilate production, etc. [9,10].

Plant salinity tolerance is directly associated with the phenological stage, the affected plant organ, the duration and severity of stress, and the environmental factors that cause it [11–14]. The genetic component is also of great importance since wild tomatoes with salt tolerance have multiple regulatory mechanisms of Na^+ accumulation, including osmoregulation, regulation of ion uptake and distribution, and efficient antioxidant defense [11,15,16].

Wild tomato species represent a valuable genetic resource for improving commercial varieties since genetic variability in cultivated tomato is scarce; however, it is necessary to initially characterize native materials to identify the type of tolerance they may possess [17], since the use of uncharacterized accessions may indicate that commercial cultivars have greater tolerance to salinity [18–20]. This is especially true in the case of wild species phylogenetically related to tomato, which have greater resistance to salts; such is the case of *Solanum sitiens*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum galapaguense*, *Solanum cheesmaniae*, *Solanum chilense*, and *Solanum peruvianum* [2,21–26].

Some *S. pimpinellifolium* accessions have high salt tolerance, making them potential candidates for breeding [2,27], since, being closely related to *S. lycopersicum*, they have been used as a donor of many important traits for commercial tomato [27]. *S. galapaguense* and *S. cheesmaniae*, wild species endemic to the Galapagos Islands, have been harnessed to transfer salinity tolerance, so that improved plants can be irrigated with one-third of seawater [25].

Wild tomato populations are still very frequently observed, and it is possible to find them in a cultivated form, as well as with tolerance and promoted growth. In fact, wild tomato has shown a strong ability to disperse and overrun perturbed areas; it is used as food, in the preparation of sauces, and as a medicinal plant [28]. Ramírez-Ojeda et al. [29] identified areas of high diversity in wild tomato populations. These areas also reflect high-diversity climate conditions, which coincide with known areas of great diversity and the regional use of wild tomatoes.

Given the great genetic variation in wild species and especially those native to Mexico, one of the centers of domestication of this species [30], information on its tolerance to salts is still scarce since its study initially requires phenotypic characterization and subsequently the identification of specific genes that confer resistance to this condition. Therefore, the evaluation of phenotypic traits of a plant, such as its architecture and biochemical properties, is key to explaining plant growth and yield under salt stress conditions [31]. The limited study of native materials is due to their low commercial importance, and hence their scarce cultivation, despite their extraordinary culinary and nutraceutical characteristics. Thus, they are used mainly for local consumption in regional stews, associated with the cultural richness of the different cultures in the country.

Because commercial tomato breeding has focused on the development of disease-resistant cultivars with commercial fruit quality [32], tolerance to abiotic stresses has not been decisively addressed; moreover, the difficulty of identifying this tolerance in conventional germplasm forces us to resort to wild populations as alternatives that are still far from being properly addressed in view of the wide diversity of native and wild tomatoes.

This research aimed to identify lines, derived from wild tomato populations, with tolerance to salinity during germination and seedling stages for their probable use in breeding.

2. Materials and Methods

The experiments were established in greenhouses operated by the Universidad Autónoma Chapingo (UACH) located at NL 19°29′23″ and WL 98°52′26″, and 2264 masl.

The genotypes evaluated were lines derived from wild tomato populations of the PMGT and the Wild Tomato Breeding Program of the Colegio de Postgraduados (Table A1), as well as three commercial hybrids used as controls: Imperial® (Enza Zaden, San Juan Bautista, CA, USA), Reserva® (Vilmorin, Salinas, CA, USA), and Topanga® (Rogers Seeds, Yuma, AZ, USA). The evaluated lines were derived from wild population by means of individual selection and maintained by selfing.

2.1 Germination Salt Tolerance Test

Fifty-five wild tomato lines and the commercial hybrids Imperial® (Enza Zaden, San Juan Bautista, CA, USA) and Reserva® (Vilmorin, Salinas, CA, USA) were evaluated using a sodium chloride concentration of 150 mM ($13.7 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$), as well as a control with the absence of NaCl (0 mM). The used NaCl concentration was selected based on previous laboratory tests and various investigations [5,15,33–39]. Since the concentration of 150 mM of NaCl was not a lethal dose, it allowed us to discriminate tolerant genotypes from those that were susceptible. The Imperial variety has an indeterminate growth habit and is preferred for greenhouse production systems; it has large fruits (260 g), and is of the round type and red in color, with high commercial quality, a long shelf life, high firmness, and high yield. The Reserva variety has the same characteristics, although its fruit is a medium-sized saladette type (120 g) and develops better in temperate to cold environments.

The experimental unit consisted of a 5.5 cm diameter Petri dish, with 25 seeds and filter paper as a substrate, saturated with 2 mL of distilled water or with the saline solution (150 mM). A completely randomized experimental design with four replicates was used. The germination test was carried out for 20 days in a germination chamber (LAB-TECH INC Model D-7140, Mexico city, MEX) in constant darkness, with a temperature of $25 \pm 2^\circ \text{C}$ and relative humidity condition of $80 \pm 4\%$.

Germinated seeds were counted daily for 20 days. A seed was considered germinated when radicle protrusion occurred. At the end of the test, the following were evaluated: germination percentage (GP), stem length (SL, in cm), root length (RL, in cm), number of normal plants (NP), accumulated stem dry matter (SDM, in mg), accumulated root dry matter (RDM, in mg), total dry matter (TOTDM, in mg), and speed of germination (SG), in accordance with the formula proposed by Maguire [40]:

$$\text{SG} = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{X_i}{d_i}}{n}$$

where n = number of counts performed during the test; X_i = number of seeds germinated between count $i - 1$ and count i ; d_i = number of days after sowing at count i .

An analysis of variance and Tukey's multiple comparison test ($\alpha \leq 0.05$) were performed on the evaluated traits. Additionally, Pearson linear correlations were obtained for each pair of variables. The SAS statistical package, version 9.1, was used.

2.2 Salt Tolerance Test in Seedlings

Twenty-two wild tomato lines (with the best performance in the germination test) and two commercial hybrids were evaluated: Imperial® (Enza Zaden, Enkhuizen, the Netherlands) and Topanga® (Rogers Seeds, Yuma, AZ, USA). The Topanga variety has a semi-indeterminate habit, and is of the irregular semi-round type, with intermediate performance in greenhouse production systems. The experiment was conducted in a greenhouse

covered with 30% shade plastic. The minimum, maximum, and average temperatures recorded were 6.2 °C, 34.3 °C, and 21.3 °C, respectively. The relative humidity ranged from 17.2 to 80.0%, with an average of 61.9%; radiation ranged from 23.6 to 500.8 $\mu\text{mol s}^{-1}$, with an average of 114.2 $\mu\text{mol s}^{-1}$.

The genotypes were planted in 200-cavity polystyrene trays with Oasis® peat foam substrate. Transplanting was carried out in a floating raft system (expanded polystyrene plates) in wooden boxes measuring 2.4 m × 1.2 m and 20 cm high, covered with polyethylene and with a capacity of 500 L of nutrient solution. The nutrient solution used was composed of 0.589 kg m⁻³ of Ca(NO₃)₂, 0.101 kg m⁻³ of KNO₃, 0.123 kg m⁻³ of KH₂PO₄, 0.171 kg m⁻³ of MgSO₄, 0.033 kg m⁻³ of librel mix, 0.012 kg m⁻³ of FeSO₄, 0.007 kg m⁻³ of borax, and 0.022 kg m⁻³ of H₂SO₄. Transplanting in the floating raft system was performed 20 days after sowing.

Four days after transplanting (DAT), NaCl was applied to the nutrient solution to achieve a concentration of 175 mM of NaCl (15.9 dS m⁻¹); likewise, a treatment without salt application (0 mM NaCl) was considered. The 175 mM NaCl concentration was obtained by considering the molecular weight of NaCl (58.4398), multiplied by 0.175. This corresponds to adding 10.227 g of NaCl to a liter of nutritive solution. The selection of this NaCl concentration was based on previous tests and the results from Bogoutdinova et al. [5], Sanjuan-Lara et al. [14], Ávila-Amador et al. [37], Wafa'a [41], and Saeed et al. [42]. The floating raft system used with this concentration allowed the survival of seedlings for 12 days after the application of treatments used to discriminate tolerant and susceptible genotypes.

The experimental unit consisted of 5 seedlings, of which the three central ones were evaluated. A randomized complete block experimental design with three replicates was used for each NaCl concentration.

Seedling height (SH, in cm) was recorded from three EU seedlings every three days. At the end of the trial, 12 days after the application of NaCl (16 DAT), the following were quantified: root length (RL, in cm), aerial part dry matter (APDM, in g), and root dry matter (RDM, in g). Leaf area (LA, in cm²) was determined by capturing digital photographs and processing them with ImageJ software (v1.4.3.67; National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA).

The evaluated traits were subjected to an analysis of variance as a series of experiments (NaCl concentrations) in a randomized complete block design; additionally, Tukey's test ($\alpha = 0.05$) was performed, and Pearson linear correlations were obtained for each pair of variables.

Plant height (PH) was measured on four occasions (3, 6, 9, and 12 DAT); a regression analysis with the exponential model was performed for each experimental unit:

$$E[\text{PH}] = e^{-\beta X}$$

where $E[\text{PH}]$ = expectancy for plant height; X = days after transplanting; β = the parameter indicating the plant height growth rate; e = the natural logarithm base ($e = 2.718281828$).

Statistical analyses were obtained with the SAS package, version 9.1.

3. Results

3.1 Germination under Salinity Conditions

The analysis of variance (Table 1) showed significance ($\alpha \leq 0.05$) in all traits evaluated for concentration (CON), genotypes (GEN), and their interaction (GEN × CON), except for RL in CON. This indicates differential effects caused by salt stress, and by genotypic differences; in addition, some genotypes had different behaviors across NaCl concentrations. Coefficients of variation were high due to the high-level salt stress, which increased variations within treatments.

Table 1. Sources of variation (SV), degrees of freedom (DF), and mean squares (MS) of the analysis of variance of traits evaluated in 54 tomato lines under saline conditions (150 mM NaCl) during germination.

SV	DF	GP	SG	SL	RL	NP	SDM	RDM	TOTDM
GEN	56	1507.2 *	8.7 *	6.79 *	1.89 *	1031.4 *	234.9 *	9.50 *	332.2 *
CON	1	300,642.0 *	2922.0 *	1472.80 *	62.25 *	220,422.0 *	13,144.0 *	405.93 *	17,869.0 *
GENxCON	56	1525.4 *	3.9 *	2.82 *	2.34 *	1286.9 *	82.2 *	4.85 *	128.0 *
ERROR	228	298.2	0.7	0.97	0.85	636.6	16.8	1.50	26.3
TOTAL	341								
CV		28.2	22.4	27.00	65.74	42.1	34.7	50.49	35.8
MEAN		61.3	3.7	3.64	1.41	59.9	11.8	2.43	14.3

GEN: genotype; CON: concentration; GP: germination percentage; SG: speed of germination; SL: stem length; RL: root length; NP: normal plants; SDM: stem dry matter; RDM: root dry matter; TOTDM: total dry matter; CV: coefficient of variation. * Significant with a value of $\alpha \leq 0.05$.

Mean comparisons of NaCl concentrations (Table 2) indicated that the 150 mM dose decreased ($\alpha \leq 0.05$) all evaluated traits. Salt stress reduced the GP by 65.2% and the SG by 88.2%, causing the germination period to extend to 20 days in most genotypes evaluated. In contrast, in the absence of stress, germination occurred within 10 days. SL and RL reduced by 72.5% and 46.56%, respectively, and the dry weights, SDM, RDM, and TOTDM, reduced by 68.78%, 61.99%, and 67.1%, respectively.

Table 2. Mean comparisons of NaCl concentrations and percentage reductions due to the salt stress effect on traits evaluated in 57 tomato lines during germination.

CON (mM)	GP	SG	SL	RL	NP	SDM	RDM	TOTDM
0	91.0 ± 0.79 a	6.61 ± 0.15 a	5.71 ± 0.07 a	1.83 ± 0.06 a	85.3 ± 1.24 a	18.02 ± 0.59 a	3.51 ± 0.13 a	21.5 ± 0.70 a
150	31.7 ± 2.74 b	0.81 ± 0.07 b	1.56 ± 0.14 b	0.98 ± 0.10 b	34.5 ± 2.81 b	5.63 ± 0.61 b	1.34 ± 0.14 b	7.1 ± 0.77 b
HSD	3.7	0.22	0.21	0.20	5.4	0.87	0.26	1.1
Decrease %	65.2	88.2	72.50	46.56	59.5	68.78	61.99	67.1

CON: concentration; GP: germination percentage; SG: speed of germination; SL: stem length; RL: root length; NP: normal plants; SDM: stem dry matter; RDM: root dry matter; TOTDM: total dry matter; HSD = honest significant difference. Means with the same letter within columns do not differ statistically (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

Linear correlations (Table 3) indicated that the evaluated traits are strongly associated with each other in a positive way ($\alpha \leq 0.05$), because they assess seed vigor during germination, which is reduced in the presence of NaCl, hence the negative correlations with this factor, especially with SG and SL ($\alpha \leq 0.05$). These results agree with what is indicated by the comparisons of means of the NaCl concentration factor (Table 2).

Table 3. Linear correlations between pairs of traits evaluated in 57 tomato lines under salinity stress.

	CON	GP	SG	SL	R	NP	SDM	RDM
GP	−0.74 *							
SG	−0.87 *	0.82 *						
SL	−0.81 *	0.9 *	0.86 *					
RL	−0.35 *	0.66 *	0.46 *	0.63 *				
NP	−0.66 *	0.75 *	0.50 *	0.77 *	0.56 *			
SDM	−0.61 *	0.79 *	0.69 *	0.82 *	0.58 *	0.68 *		
RDM	−0.51 *	0.78 *	0.65 *	0.75 *	0.66 *	0.62 *	0.87 *	
TOTDM	−0.60 *	0.81 *	0.74 *	0.82 *	0.61 *	0.69 *	0.99 *	0.90 *

CON: concentration; GP: germination percentage; SG: speed of germination; SL: stem length; RL: root length; NP: normal plants; SDM: stem dry matter; RDM: root dry matter; TOTDM: total dry matter. * Significant at $\alpha \leq 0.05$.

Mean comparisons of the genotype x NaCl concentration interactions (GENxCON) of 19 selected genotypes are presented in Table 4, which includes 12 genotypes with outstanding performance, and 7 genotypes with the highest susceptibility (the information of the 57 genotypes is presented in Table A2).

Table 4. Mean comparisons of the genotype x NaCl concentration (GENxCON) interaction of tomato genotypes selected exposed to two NaCl concentrations (0 and 150 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype during germination stage.

GEN	CON	GP	SG	SL	RL	NP	SDM	RDM	TOTDM
TOLERANT									
CJ103-1	0	98.7 ± 1.33 a	10.4 ± 1.51 a	7.82 ± 0.27 a	2.02 ± 0.09 a	93.22 ± 1.39 a	38.2 ± 2.04 a	5.83 ± 0.81 a	44.03 ± 1.35 a
CJ103-1	150	98.7 ± 1.33 a	2.7 ± 0.15 b	5.44 ± 1 a	3.38 ± 1.21 a	73 ± 4.72 a	33.73 ± 2 a	5.9 ± 1.15 a	39.63 ± 3.12 a
%		0	74	30	−67	22	12	−1	10
CJ106	0	90.7 ± 1.33 a	5.7 ± 0.45 a	4.28 ± 0.23 a	1.09 ± 0.1 a	66.21 ± 7.59 a	8.83 ± 1.45 a	1.66 ± 0.17 a	10.5 ± 1.56 a
CJ106	150	80 ± 4.61 a	2.1 ± 0.12 b	1.78 ± 0.21 a	2.14 ± 0.78 a	40.45 ± 4.78 a	4.4 ± 0.65 a	1.73 ± 0.31 a	6.13 ± 0.55 a
%		128	63	58	−96	39	50	−4	42
CJ83	0	86.7 ± 1.33 a	7.5 ± 0.64 a	5.53 ± 0.21 a	1.57 ± 0.3 a	89.32 ± 3.95 a	24.03 ± 1.21 a	4.76 ± 0.43 a	28.8 ± 1.62 a
CJ83	150	77.3 ± 4.8 a	1.5 ± 0.19 b	2.86 ± 0.62 a	1.66 ± 0.49 a	43.87 ± 13.7 a	19.4 ± 2.49 a	3.83 ± 0.69 a	23.23 ± 1.8 a
%		11	80	48	−6	51	19	20	19
CM15-1	0	100 ± 0 a	11.1 ± 0.44 a	5.84 ± 0.49 a	1.8 ± 0.25 a	88 ± 6.11 a	31.76 ± 1.32 a	6.73 ± 1.41 a	38.5 ± 2.74 a
CM15-1	150	93.3 ± 3.52 a	2.9 ± 0.56 b	5.05 ± 0.49 a	2.33 ± 1.15 a	82.77 ± 10.9 a	26.16 ± 1.83 a	7 ± 0.86 a	33.16 ± 1.73 a
%		7	74	13	−30	6	18	−4	1
CM53	0	89.3 ± 3.52 a	7.4 ± 0.31 a	6.32 ± 0.03 a	1.27 ± 0.35 a	88.16 ± 3.71 a	24.03 ± 0.76 a	3.66 ± 1.12 a	27.7 ± 0.41 a
CM53	150	61.3 ± 28.8 a	1.9 ± 0.93 b	3.28 ± 1.64 a	1.83 ± 1.11 a	53.76 ± 30.1 a	15.33 ± 7.69 a	3.26 ± 1.65 a	18.6 ± 9.31 a
%		31	74	48	−44	39	36	11	33
LOR122	0	80.0 ± 8.0 a	5.4 ± 0.86 a	5.08 ± 0.34 a	1.67 ± 0.32 a	72.34 ± 7.19 a	6.6 ± 0.97 a	1.4 ± 0.47 a	8 ± 1.31 a
LOR122	150	42.7 ± 13.1 a	1.1 ± 0.39 b	1.94 ± 0.31 a	1.41 ± 0.08 a	54.24 ± 12.4 a	2.93 ± 0.08 a	0.76 ± 0.71 a	3.7 ± 0.8 a
%		47	80	62	16	25	56	45	54
LOR133	0	81.3 ± 5.81 a	5.3 ± 0.67 a	5.41 ± 0.24 a	2.12 ± 0.12 a	66.03 ± 3.31 a	9.2 ± 0.85 a	1.86 ± 0.54 a	11.06 ± 0.67 a
LOR133	150	28.0 ± 12.2 a	0.6 ± 0.26 b	2.96 ± 0.31 a	1.3 ± 0.33 a	88.03 ± 30.2 a	4.1 ± 1.17 a	1.1 ± 0.63 a	5.2 ± 1.8 a
%		66	89	45	39	−33	55	41	53
LOR85	0	90.7 ± 3.52 a	5.8 ± 0.66 a	5.94 ± 0.22 a	2.32 ± 0.57 a	69.02 ± 1.23 a	14.7 ± 0.55 a	3.36 ± 0.23 a	18.06 ± 0.53 a
LOR85	150	86.7 ± 5.33 a	2.2 ± 0.31 b	4.7 ± 0.58 a	2.75 ± 0.95 a	66.28 ± 2.72 a	15.13 ± 0.81 a	3.76 ± 1.18 a	18.9 ± 0.73 a
%		4	62	21	−19	4	−3	−12	−5
LOR87	0	92.0 ± 0.0 a	6.7 ± 0.5 a	6.51 ± 0.28 a	1.28 ± 0.31 a	60.86 ± 5.02 a	15.86 ± 1.26 a	3.06 ± 0.85 a	18.93 ± 2.11 a
LOR87	150	84.0 ± 6.11 a	2.1 ± 0.18 b	4.21 ± 0.12 a	3.78 ± 0.28 a	52.26 ± 1.21 a	10.23 ± 2.94 a	3.33 ± 0.61 a	13.56 ± 3.49 a
%		9	68	35	−194	14	36	−9	28
LOR89	0	90.7 ± 1.33 a	7.0 ± 0.38 a	5.86 ± 0.19 a	1.51 ± 0.31 a	74.96 ± 1.68 a	12.66 ± 1.16 a	2.03 ± 0.31 a	14.7 ± 0.86 a
LOR89	150	72.0 ± 10.6 a	1.8 ± 0.36 b	3.31 ± 0.83 a	1.52 ± 0.37 a	57.39 ± 14.7 a	9.4 ± 3.35 a	2.93 ± 1.03 a	12.33 ± 3.89 a
%		21	74	44	−0.4	23	26	−44	16
LOR90	0	88.0 ± 6.11 a	6.9 ± 0.45 a	6.63 ± 0.43 a	1.48 ± 0.19 a	78.39 ± 2.82 a	15.63 ± 1.59 a	3.03 ± 0.14 a	18.66 ± 1.49 a
LOR90	150	69.3 ± 3.52 a	1.8 ± 0.09 b	5.33 ± 0.34 a	1.18 ± 0.37 a	38.62 ± 2.59 a	12 ± 1.96 a	2.53 ± 0.49 a	14.53 ± 1.61 a
%		21	74	20	20	51	23	16	22
SS3	0	76.0 ± 5.81 a	4.4 ± 0.49 a	6.21 ± 0.29 a	1.31 ± 0.09 a	88.16 ± 9.39 a	19.23 ± 4.43 a	3.8 ± 0.28 a	23.03 ± 4.69 a
SS3	150	73.3 ± 9.23 a	1.8 ± 0.31 a	4.28 ± 0.83 a	3.26 ± 0.68 a	38.72 ± 9.12 a	15.5 ± 0.41 a	3.63 ± 0.62 a	19.13 ± 0.71 a
%		4	60	31	−150	57	19	4	17
Susceptible									
CJ102	0	100 ± 0 a	6.5 ± 0.57 a	5.84 ± 0.1 a	1.74 ± 0.16 a	97.33 ± 1.33 a	23.33 ± 0.63 a	4.13 ± 0.61 a	27.46 ± 0.82 a
CJ102	150	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b
%		100	100	100	100	100	100	100	100
CJ103-2	0	98.7 ± 1.33 a	5.7 ± 0.8 a	4.85 ± 0.29 a	1.79 ± 0.49 a	91.72 ± 6.38 a	19.83 ± 1.5 a	4.33 ± 0.43 a	24.16 ± 1.76 a
CJ103-2	150	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b
%		100	100	100	100	100	100	100	100
CM19	0	98.7 ± 1.33 a	7.5 ± 0.31 a	6.62 ± 0.16 a	4.82 ± 1.03 a	94.66 ± 5.33 a	37.6 ± 1.13 a	9.23 ± 0.69 a	46.83 ± 1.82 a
CM19	150	4.0 ± 2.31 b	0.1 ± 0.03 b	0.5 ± 0.25 b	0.57 ± 0.31 b	66.66 ± 33.3 a	1.7 ± 1.01 b	0.06 ± 0.03 b	1.76 ± 1.03 b
%		96	99	92	88	30	95	99	96
CM29	0	98.7 ± 1.33 a	7.6 ± 0.66 a	6.26 ± 0.54 a	2.04 ± 0.21 a	98.66 ± 1.33 a	30.5 ± 1.02 a	5.36 ± 0.61 a	35.86 ± 0.46 a
CM29	150	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b
%		100	100	100	100	100	100	100	100
CM43	0	100 ± 0 a	7.1 ± 0.11 a	5.91 ± 0.21 a	2.41 ± 0.18 a	98.66 ± 1.33 a	21.56 ± 0.36 a	5.1 ± 0.49 a	26.66 ± 0.84 a
CM43	150	1.3 ± 1.33 b	0.1 ± 0.02 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b
%		99	99	100	100	100	100	100	100
CM58	0	96.0 ± 4 a	4.7 ± 0.62 a	4.86 ± 0.54 a	1.45 ± 0.14 a	92.78 ± 3.95 a	22.5 ± 1.76 a	4.66 ± 1.07 a	27.16 ± 2.83 a
CM58	150	5.3 ± 3.52 b	0.1 ± 0.06 b	0.24 ± 0.24 b	0.26 ± 0.26 a	11.11 ± 11.1 a	0.33 ± 0.33 b	0.03 ± 0.03 b	0.36 ± 0.36 b
%		94	98	95	82	88	99	99	99
Habro	0	97.3 ± 1.33 a	6.0 ± 0.31 a	5.78 ± 0.31 a	3.91 ± 0.52 a	80.88 ± 3.42 a	16.43 ± 5.28 a	3.86 ± 1.21 a	20.3 ± 6.5 a
Habro	150	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b	0 ± 0 a	0 ± 0 b
%		100	100	100	100	100	100	100	100

Means with the same letter vertically and within each genotype did not differ statistically (Tukey, α 0.05). GEN: genotype; %: percentage decrease; GP: germination percentage (%); SG: speed of germination; SL: stem length (cm); RL: root length (cm); NP: number of normal plants; SDM: stem dry matter (mg); RDM: root dry matter (mg); TOTDM: total dry matter (mg); HSD: honestly significant difference.

3.2 Development of Tomato Seedlings under Saline Conditions

The analyses of variance of the seedling NaCl tolerance test (Table 5) indicated that at least one genotype (GEN) and NaCl concentrations (CON) had different behaviors ($\alpha \leq 0.05$) in all traits evaluated. The interaction of both factors (GENxCON) showed significance for the APDM, RDM, LA, and PH ($\alpha \leq 0.05$), so the genotypes have different

behaviors across NaCl concentrations. The coefficients of variation (CV) were low, at less than 21.5%, so the information generated can be considered reliable.

Table 5. Sources of variation (SV), degrees of freedom (DF), and mean squares (MS) of the analysis of variance of traits evaluated in 24 tomato lines under saline conditions (175 mM NaCl) during the seedling stage.

SV	DF	APDM	RDM	LA	RL	PH	β
CON	1	101.89 *	0.07 *	8,955,313.33 *	11,085.97 *	1263.22 *	0.3290 *
BLO(CON)	4	0.08	0.01	4127.31	20.11	0.64	0.0002
GEN	23	8.03 *	0.29 *	280,216.77 *	66.01 *	66.17 *	0.0020 *
GENxCON	23	1.35 *	0.02 *	63,215.33 *	27.52	10.22 *	0.0007
ERROR	92	0.13	0.01	3337.05	22.01	1.69	0.0003
CV		13.72	19.32	10.72	14.90	11.36	21.5100
MEAN		2.67	0.54	538.59	31.47	11.44	0.0810

SV: source of variation; DF: degrees of freedom; CON: concentration; G: genotype; BLO(CON): nested block in concentration; GENxCON: Genotype x Concentration; CV: coefficient of variation; APDM: aerial part dry matter; RDM: root dry matter; LF: leaf area; RL: root length; PH: final plant height; β : PH growth rate. * Significant with $\alpha \leq 0.05$.

Mean comparisons of the CON factor (Table 6) indicate that the 175 mM concentration reduced ($\alpha \leq 0.05$) all evaluated variables except RDM. APDM was reduced by 46%, which was attributed to a 59% reduction in LA and a 40% decrease in PH, while RDM had no significant reduction. The β coefficient, which represents the PH daily growth rate, decreased ($\alpha \leq 0.05$) by 71%, and was the trait most affected by NaCl. The trend of increasing RDM under salt stress is striking, although such differences were not significant ($\alpha \leq 0.05$) with respect to the absence of NaCl.

Table 6. Mean comparisons for the NaCl concentration of the response in saline medium divided by the response of the control for traits evaluated in 24 tomato lines.

CON (mM)	APDM	RDM	LA	RL	PH	β
0	3.86 $\pm$ 0.25 a	0.50 $\pm$ 0.03 a	891.27 $\pm$ 47.831 a	43.88 $\pm$ 0.62 a	15.63 $\pm$ 0.70 a	0.14 $\pm$ 0.005 a
175	2.07 $\pm$ 0.08 b	0.55 $\pm$ 0.02 a	362.26 $\pm$ 14.959 b	25.26 $\pm$ 0.654 b	9.34 $\pm$ 0.21 b	0.04 $\pm$ 0.001 b
HSD	0.14	0.04	31.53	2.20	0.39	0.007
Decrease %	46.37	−10	59.35	42.43	40.24	71.42

CON: concentration; APDM: aerial part dry matter; RDM: root dry matter; LA: leaf area; RL: root length; PH: final plant height; β : PH growth rate; HSD = honest significant difference. Means with the same letter within columns do not differ statistically (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

Pearson correlations (Table 7) indicated that the evaluated variables are strongly associated with NaCl concentration, especially plant height growth rate (β), RL, and LA ($\alpha \leq 0.05$). Increases in PH corresponded with increases in APDM and LA ($\alpha \leq 0.05$). They also indicated that APDM had a strong association with LA.

Table 7. Linear correlations between pairs of traits evaluated in 24 tomato wild lines under salinity conditions.

	CON	APDM	RDM	LA	RL	PH
APDM	−0.57 *					
RDM	0.09	0.64 *				
LA	−0.74 *	0.92 *	0.44 *			
RL	−0.84 *	0.62 *	0.22 *	0.73 *		
PH	−0.64 *	0.88 *	0.49 *	0.86 *	0.66 *	
β	−0.89 *	0.52 *	−0.04	0.68 *	0.80 *	0.69 *

CON: concentration; APDM: aerial part dry matter; RDM: root dry matter; LA: leaf area; RL: root length; PH: final plant height; β : PH growth rate. * Significant with $\alpha \leq 0.05$.

Regarding the GENxCON interaction, Table 8 presents the comparison of means between the two NaCl concentrations within each of the genotypes (Table A2). CJ106, CM3, and QUIMH3-1 did not differ ($\alpha \leq 0.05$) under treatment with 0 to 175 mM NaCl in four of the six variables evaluated; that is, these genotypes can be considered the most tolerant to NaCl exposure. In contrast, Claudia, CM29, CM46, Imperial, L47B1, L47S8, LOR133, *Pimpinellifolium*, and SS3 had statistical differences in five of the six traits evaluated, making them the genotypes with the lowest tolerance. The commercial hybrids did not tolerate the saline condition, and, in general, the native lines performed better in this condition.

Table 8. Mean comparisons of GENxCON interaction of 24 selected tomato genotypes exposed to two salinity concentrations (0 and 175 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype during seedling stage.

GEN	CON	APDM	RDM	LA	RL	PH	β
Tolerant							
CJ106	0	1.66 ± 0.27 a	0.29 ± 0.09 a	386.7 ± 48.3 a	44.6 ± 3.2 a	9.83 ± 1.00 a	0.17 ± 0.031 a
CJ106	150	1.08 ± 0.03 a	0.30 ± 0.03 a	210.6 ± 8.6 a	24.6 ± 2.9 b	6.79 ± 0.30 a	0.07 ± 0.006 b
%		34.79	−5.26	45.5	44.9	30.93	58.75
QUIM3-1	0	1.77 ± 0.23 a	0.24 ± 0.03 a	650.7 ± 45.5 a	42.4 ± 3.1 a	10.33 ± 0.16 a	0.18 ± 0.011 a
QUIM3-1	150	1.22 ± 0.09 a	0.36 ± 0.04 a	238.4 ± 14.4 b	26.8 ± 0.9 a	6.50 ± 0.14 a	0.07 ± 0.006 b
%		31.36	−51.04	63.4	36.8	37.09	64.16
CM3	0	1.25 ± 0.03 a	0.21 ± 0.02 a	311.2 ± 22.9 a	39.1 ± 0.8 a	7.67 ± 0.33 a	0.13 ± 0.006 a
CM3	150	1.06 ± 0.16 a	0.26 ± 0.05 a	188.8 ± 31.2 a	19.5 ± 2.4 b	5.71 ± 0.14 a	0.05 ± 0.005 b
%		15.00	−22.62	39.3	49.9	25.55	65.37
Susceptible							
CM46	0	6.61 ± 0.86 a	0.77 ± 0.11 a	1412.9 ± 59.2 a	45.4 ± 1.6 a	23.17 ± 1.83 a	0.17 ± 0.003 a
CM46	150	3.02 ± 0.21 b	0.75 ± 0.08 a	518.7 ± 37.0 b	25.2 ± 5.2 b	12.75 ± 0.32 b	0.07 ± 0.004 b
%		54.31	2.27	63.3	44.5	44.96	60.08
IMPERIAL	0	6.50 ± 0.45 a	0.72 ± 0.18 a	a	50.2 ± 0.4 a	19.00 ± 0.20 a	0.11 ± 0.026 a
IMPERIAL	150	3.30 ± 0.07 b	0.84 ± 0.02 a	535.9 ± 8.6 b	28.3 ± 1.8 b	12.29 ± 0.25 b	0.03 ± 0.005 b
%		49.23	−16.78	61.8	43.8	35.31	69.51
L47B1	0	3.47 ± 0.61 a	0.35 ± 0.04 a	988.5 ± 78.8 a	43.4 ± 1.2 a	15.33 ± 0.33 a	0.15 ± 0.017 a
L47B1	150	1.88 ± 0.09 b	0.35 ± 0.04 a	318.6 ± 22.7 b	21.8 ± 1.9 b	8.04 ± 0.28 b	0.03 ± 0.006 b
%		45.74	0.00	67.8	49.8	47.55	78.93
L47S8	0	3.05 ± 0.06 a	0.43 ± 0.03 a	635.1 ± 40.1 a	41.2 ± 3.4 a	15.83 ± 0.50 a	0.10 ± 0.008 a
L47S8	150	1.44 ± 0.21 b	0.39 ± 0.08 a	219.8 ± 32.6 b	23.6 ± 2.5 b	9.04 ± 0.14 b	0.03 ± 0.002 b
%		52.63	8.72	65.4	42.8	42.89	67.43
LOR133	0	3.24 ± 0.25 a	0.35 ± 0.04 a	805.7 ± 4.7 a	47.1 ± 4.7 a	18.67 ± 1.33 a	0.22 ± 0.037 a
LOR133	150	1.67 ± 0.05 b	0.41 ± 0.02 a	301.1 ± 13.1 b	25.2 ± 2.5 b	7.42 ± 0.18 b	0.05 ± 0.003 b
%		48.61	−19.57	62.6	46.5	60.27	76.89
PIMP	0	6.55 ± 0 a	0.98 ± 0.02 a	1161.1 ± 5.8 a	51.1 ± 2.7 a	26.92 ± 0.08 a	0.21 ± 0.012 a
PIMP	150	2.64 ± 0.14 b	0.81 ± 0.09 a	464.2 ± 23.9 b	25.0 ± 1.6 b	13.79 ± 0.51 b	0.07 ± 0.008 b
%		59.77	16.92	60.0	51.1	48.76	65.59
SS3	0	5.63 ± 0.26 a	0.64 ± 0.04 b	1245.2 ± 91.4 a	42.1 ± 0.9 a	22.92 ± 0.08 a	0.16 ± 0.003 a
SS3	150	3.60 ± 0.17 b	1.02 ± 0.03 a	707.4 ± 45.5 b	32.9 ± 0.9 a	14.13 ± 0.48 b	0.06 ± 0.002 b
%		36.10	−61.02	43.2	21.7	38.36	61.45
CLAUDIA	0	4.78 ± 0.68 a	0.63 ± 0.17 a	1085.9 ± 87.3 a	45.6 ± 1.8 a	16.00 ± 0.33 a	0.15 ± 0.001 a
CLAUDIA	150	2.58 ± 0.12 b	0.72 ± 0.04 a	469.9 ± 21.9 b	25.4 ± 2.5 b	11.00 ± 0.58 b	0.05 ± 0.001 b
%		45.97	−13.49	56.7	44.3	31.25	65.11
CM29	0	4.49 ± 0.06 a	0.59 ± 0.02 a	1055.0 ± 5.0 a	38.8 ± 0.2 a	16.83 ± 0 a	0.16 ± 0.011 a
CM29	150	2.29 ± 0.09 b	0.52 ± 0.03 a	414.7 ± 4.5 b	19.9 ± 2.7 b	9.13 ± 0.08 b	0.04 ± 0.006 b
%		49.05	11.86	60.7	48.7	45.79	73.87
HSD		1.29	0.37	206.6	16.7	4.56	2.03

GEN: genotype; CON: concentration; %: reduction percentage; APDM: aerial part dry matter; RDM: root dry matter; LA: leaf area; RL: root length; PH: final plant height; β : PH growth rate; HSD: honest significant difference. Means with the same letter within columns do not differ statistically (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

4. Discussion

4.1 Germination Test

All evaluated characters were highly susceptible to saline concentration, since their expression decreased by more than 50%, where germination speed and stem length were the most affected, with reductions greater than 72%.

The significant decrease in germination speed and seed development during germination is due to the inhibition of water uptake caused by NaCl [9,13]. This leads to a reduction in the germination percentage and prolongs the germination period by more than 50% with 80 mM NaCl, and by almost twice as long with 190 mM NaCl [18,34,35].

In our research, GP decreased 65.2% with 150 mM NaCl; in contrast, the Rio Grande variety, when subjected to 85 mM NaCl treatment, decreased by only 6.4% compared with the control, while under treatment with 171 and 257 mM NaCl, the germination percentages on the third day were 2.0 and 0.8%, respectively [43].

There are multiple mechanisms that explain the salt tolerance of wild tomatoes, such as the regulation of Na^+ and Cl^- ion absorption and distribution, osmoregulation, and antioxidant defense [10,15]. Likewise, wild tomatoes have shown advantages over commercial varieties under salt stress conditions (3, 6, 9, and 10.2 dS m^{-1}), highlighting their importance as a genetic reservoir for tolerance to this condition [35,37,44].

Under concentrations of 112 mM NaCl (10.2 dS m^{-1}), *Solanum peruvianum* accessions were identified with greater tolerance than that of *S. pimpinellifolium* and *S. lycopersicum*, showing greater germination and plumule and root growth [35]. At 150 mM (13.7 dS m^{-1}) NaCl, significant reductions in germination percentage and biomass production occur; however, at this concentration, *Solanum chilense* and *Solanum peruvianum* showed outstanding performance [36].

One of the processes involved in salt tolerance is associated with the regulation of water potential via osmotic regulation, through the synthesis of amino acids, sugars, and other osmoregulators [45]. These results and those of our research indicate the possibility of selecting salinity-tolerant genotypes during germination, as there is variation in the responses of the genotypes to this condition, so it is necessary to identify the mechanisms and their association with visual and physiological characteristics for improvement.

One of these mechanisms is the speed of germination, which is a reliable and easy-to-verify indicator (Maguire). With concentrations of 0 and 150 mM, the time required to reach 50% germination was 2.45 days in the control, while with a concentration of 150 mM it took 8.51 days; susceptible genotypes further decreased their germination speed. Research on the subject reports germination delays of 100% due to inefficient regulatory processes [46]. Increasing the concentration (50, 100, and 150 mM) of salt delayed the seed germination of four tomato cultivars; at 150 mM, after 10 days of incubation, only one of the evaluated cultivars achieved 50% germination [38]. NaCl concentrations of 50, 100, and 200 mM NaCl reduced the speed and percentage of tomato seed germination, which may have been due to the deterioration of enzymatic activity under Na^+ and Cl^- ion toxicity [47], while with 0 and 4 dS m^{-1} , they managed to germinate at 5.3 and 8.34 days after sowing, respectively [39].

Low NaCl concentrations induce seed dormancy since, with increasing salinity concentrations, the germination speed and germination percentage decreased, but the mean germination time increased, while high concentrations inhibit germination due to the decrease in the water potential gradient between the seeds and the surrounding medium; coupled with this, the osmotic and toxic effects of NaCl reduce enzymatic activity and ABA content [48,49].

Previous studies have indicated the negative root–stem relationship in terms of increasing salt concentrations; that is, stem growth is restricted while root growth is less hindered [48], whereas in this study, the RL:SL ratio showed a positive relationship (0.63), and was high, which is attributed to high expression in the roots of transporters, such as HKT1:2, which participate in the transfer of Na^+ from the shoot to the root [50]. Thus,

growth inhibition is due to the toxicity of Cl^- and Na^+ ions and the nutritional imbalance they generate [51].

Our results (Table 7), like those of Ludwiczak et al. [52], show that the greater sensitivity to salt in aerial and/or root growth is a particular genotypic response, because the effects of salt on the morphology of the different organs of plants occur at all stages of development and negatively affect diverse organs such as the stem, root, and leaves (size, weight, and dry matter), and characteristics like the percentage and speed of germination and the root/shoot ratio [53].

4.2 Development of Tomato Seedlings under Salinity Conditions

Tukey's mean comparisons of the evaluated traits (Table 6) indicate that the 175 mM concentration reduced ($\alpha \leq 0.05$) all evaluated variables except for RDM. APDM was reduced by 46%, while RDM had no significant reduction. Considering that salt stress also implies osmotic stress, similar to that caused by drought, the low water availability could have contributed to modifying the relationship between the growth of the aerial part and that of the root, since the latter continued its development in search of water in deeper areas, while the aerial part stopped its growth [49]. However, these results suggest that ionic stress could affect plant performance due to high NaCl concentrations [51].

PH was reduced ($\alpha \leq 0.05$) in saline conditions since this type of stress causes reductions in plant height and changes in the number and size of leaves. This could be due to the toxicity of Na^+ and Cl^- ions and the nutritional imbalance induced by salinity [51]. Likewise, the root length of tomato lines was severely reduced at a concentration of 150 mM [5].

During the first hours of exposure to salts, stomatal closure and inhibition of cell expansion occur, mainly in the growth buds. Therefore, in prolonged periods of salt-induced stress, leaves decrease their growth, become stunted, and frequently turn blue-green. This is due to the increase in respiration and the activity of the chlorophyllase enzyme, which decreases chloroplast activity, photosynthesis, and chlorophyll content, triggering chlorosis symptoms (CIATs). Similarly, metabolic disorders ensue and decrease the efficiency and speed of these process, leading to premature senescence and ultimately cell death [53,54].

By reducing the availability of soil water, salinity causes a decrease in the water and osmotic potential of the plant to maintain water absorption via the root [55]; however, in the face of high concentrations or prolonged stress conditions, plant growth is compromised, causing a decrease in fresh weight and dry matter accumulation [56]. We observed a similar phenomenon in our study, as the provided saline conditions decreased the dry weight of the aerial plant tissue, affecting overall development by reducing leaf size, plant height, and leaf number.

Leaf area decreased by 33% in the Raf cultivar under a salinity level of 11 dS m^{-1} [57]. Likewise, saline water with an electrical conductivity of 4.4 dS m^{-1} used in tomato irrigation reduced leaf area by 47.55% with respect to that of the control [58].

SanJuan-Lara et al. [14] evaluated the response of 48 lines obtained via individual selection in a native tomato population at five levels of electrical conductivity (4, 6, 8, 8, 10, and 12 dS m^{-1}) in the seedling stage, finding that salinity reduced the number of leaves by 12%, stem diameter by 17%, leaf area by 38%, and plant height by 40%, some percentages being similar to those obtained in the present study.

According to the above, it is possible that tomato genotypes have various strategies to tolerate salinity depending on their morphology and growth habits [59]. Plant tolerance to salt is mediated by several biochemical pathways that favor the retention and/or acquisition of water, the protection of chloroplast functions, and the maintenance of ion homeostasis [53]. The lower tolerance of the cultivars may be due to excessive sodium accumulation in the cells, which rapidly causes ionic stress and cell death [60].

The above occur because there are phenotypic differences in the size of the fruits and vegetative organs, with leaves exhibiting the greatest differences in size and morphology. This phenotypic divergence has been shown to be an important factor determining the

ability of wild species to thrive in extreme environments [61]. During the seedling stage, tomato is more sensitive to high salt concentrations compared with when it is in the later growth stages [41].

To design an experiment that will assist in the selection of salt-tolerant genotypes, it is necessary to consider the phenological stage of the crop, since through the development of a particular genotype, the susceptibility to this condition is variable due to the expression of specific genes at each stage [52,53]. Another factor to consider is the degree of stress to be applied, which must be selected to avoid the lethality of the plants, although it must be high enough so that in a short time it can allow tolerance levels to be assessed through characters such as dry matter accumulation, chlorophyll concentration, structure length, leaf area, etc., and other traits such as the plant tissue concentration of antioxidants, chlorine, sodium, enzymes, nutrients, flavonoids, phytohormones, sugars, and proteins, among others [10,54,62,63]. Tolerance mechanism activity is highly dependent on the level of salinity. For example, Na^+ exclusion is more effective under high salinity conditions, while osmotic tolerance may be the most important tolerance mechanism under moderate salinity [53].

Additionally, managing stress levels is essential; if it is too high, the variation in the response of a genotype will increase too much, even in the same condition, resulting in estimates of experimental error with lower precision, preventing the detection of statistical differences between treatments. Similarly, it is necessary to consider that in production on saline soils or with the use of saline water, conditions that are increasingly common in agriculture, the presence of this stress will be continuous during the development of the crop. Thus, the maintenance of growth, dry matter accumulation, and yield will be primary indicators for the selection of genotypes tolerant to continuous salt stress. Despite the above, it is also necessary to quantify the damage caused by salt stress using physiological indicators to identify diverse tolerance mechanisms.

At the seedling stage, decreased stem and root length, as well as reduced wet and dry weights of the aerial part and root, occur with increasing salinity concentrations [42], resulting in a reduction in percentages of up to 40%.

In a study by Sánchez et al. [57], tomato seedlings of the Raf cultivar were exposed to a salinity level of $5.5 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$, under which they showed 2708 cm^2 of leaf area, while at $11 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$, their leaf area decreased to 1815 cm^2 .

Plants adapt to salt stress through multiple biochemical and molecular pathways, where Na^+ and K^+ transporters across the plasma membrane play an important role, especially the HKT and HAK families of transporters [64].

Salinity induces Ca^{2+} accumulation, which is a rapid signal for detecting this condition.

This occurs by means of Ca^{2+} -dependent proteins that decode Ca^{2+} input routes to the cytoplasm, such as the hypersensitive salt route (SOS) dependent on Ca^{2+} that activates antiporters Na^+/H^+ and K^+/H^+ to expel salt and improve tolerance to this condition [54].

Osmotic adjustment is used to reduce osmotic stress, as a means by which to aid the plants in absorbing water and maintaining turgor in cells by increasing the solute concentration, which plays a protective role in stabilizing the structure of biological macromolecules. Osmotic regulators mainly include inorganic ions and organic substances such as sugar, complex sugars, proline, glycinebetaine, polyamines, and late embryogenesis abundant (LEA) proteins [65–67].

Saline stress induces the production of reactive oxygen species (ROS) in apoplasts, chloroplasts, mitochondria, and peroxisomes of the plant [62]. The MAPK3 gene can increase tolerance to salts via the RBOH1-dependent anti-oxidant system [68]. Melatonin also decreases the production of ROS by balancing the distribution of electron flow in photosynthesis and promoting the activity of enzymes involved in the ascorbate-glutathione cycle [69]. Superoxide dismutase is the most efficient enzyme of ROS eliminating, converting O_2 into H_2O_2 and subsequently into H_2O . Flavonoids and phytohormones (ABAs) also play an important role as antioxidants [63].

Epigenetic modifications are molecular mechanisms that regulate gene expression under salt stress, conferring adaptations to unfavorable conditions. In tomato, eleven

DNA methyltransferase genes have been identified (MET, MET1, CMT2, CMT3, CMT4, DRM5, DRM6, DRM7, DRM8, DNMT2, and METL). These genes are regulated by salt stress, suggesting that they are involved in the adaptive response to this stress [9]. In the PI365967 accession of *S. pimpinellifolium*, 86 genes involved in salicylic acid signaling, the SOS pathway, transcriptional regulation, and ROS removal have been identified, suggesting the role of multiple strategies for tolerance to salt in wild species [11].

5. Conclusions

Salinity produces negative effects on germination and the early developmental stages of tomato seedlings. Furthermore, the results of this study suggest that the effects of salinity differ depending on the cultivar, where genetics and the developmental stage, mainly, play an important role in tolerance and/or susceptibility to salinity.

During germination, the saline condition decreased the germination percentage (65.2%), speed of germination (88.2%), stem length (72.5%), root length (46.56%), normal plants number (59.5%), stem dry matter (68.78%), root dry matter (61.99%), and total dry matter (67.1%).

At the seedling stage, 175 mM NaCl decreased the aerial part dry matter (46.37%), leaf area (59.35%), root length (42.43%), final plant height (40.24%), and growth rate (71.42%).

In total, 15 tolerant genotypes were identified at both developmental stages, while one genotype (CJ106) showed tolerance at both stages studied. These genotypes showed the best response in terms of the variables evaluated.

The plant morphology and physiological responses expressed by the native tolerant genotypes are associated with tolerant mechanisms, such as osmotic adjustments, genetic resistance, the production of antioxidants, and the expression of specific genes that avoid the modification of metabolic processes due to diverse saline stress conditions.

Author Contributions: Conceptualization, A.G.L.-M., J.E.R.-P. and J.O.M.-G.; methodology, A.G.L.-M., J.E.R.-P., J.O.M.-G. and R.L.-O.; validation, A.G.L.-M. and J.O.M.-G.; formal analysis, A.G.L.-M., J.E.R.-P. and J.S.-C.; investigation, A.G.L.-M., J.E.R.-P., J.O.M.-G., J.S.-C. and R.L.-O.; resources, J.E.R.-P. and J.S.-C.; writing—original draft preparation, A.G.L.-M., J.E.R.-P. and J.O.M.-G.; writing—review and editing, R.L.-O. and J.S.-C.; supervision, J.E.R.-P., J.S.-C., J.O.M.-G. and R.L.-O.; funding acquisition, J.E.R.-P. and J.S.-C. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research received funding from Universidad Autónoma Chapingo through project D.G.I.P. 23005-ECI2-C66.

Data Availability Statement: The data presented in this study are available on request from the corresponding author.

Acknowledgments: For their assistance in the conduction of the experiments, thanks go to Jorge Luis Sánchez Galicia and Ricardo Gaspar Hernández.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflicts of interest.

Appendix A

Table A 1. Origins of evaluated lines, derived from wild tomato populations of Mexico.

Genotype	Location	Municipality	State	Program
Catemaco	Mercado	Catemaco	Veracruz	UACH
Chapopote	Unknown			UACH
CJ102	Martínez de la Torre	Martínez de la Torre	Veracruz	UACH
CJ103-1	Unknown			UACH
CJ103-2	Unknown			UACH
CJ106	Huitzuco	Huitzuco	Guerrero	UACH
CJ81	Ecatlán	Jonotla	Puebla	UACH
CJ83	Totonaca	Totonaca	Veracruz	UACH
CM10	Ecatlán	Zozocolco de Hidalgo	Veracruz	UACH

Table A1. Cont.

Genotype	Location	Municipality	State	Program
CM11	La Esperanza	San Martín Chalchicuautla	San Luis Potosí	UACH
CM15-1	Unknown			UACH
CM15-2	Unknown			UACH
CM19	San Blas Atempa	San Blas Atempa	Oaxaca	UACH
CM2	El Solar San Juan	Chichiquila	Puebla	UACH
CM22	San José Monte Verde	Santa María Nativitas	Oaxaca	UACH
CM29	Santiago Cuixtla	Santos Reyes Nopala	Oaxaca	UACH
CM3	El Solar San Juan	Chichiquila	Puebla	UACH
CM31	Ecatlán	Zozocolco de Hidalgo	Veracruz	UACH
CM32	Santiago Cuixtla	Santos Reyes Nopala	Oaxaca	UACH
CM36	Oventic	Larráizar	Chiapas	UACH
CM37	Shuchila	Ocosingo	Chiapas	UACH
CM39	Cerano	Cerano	Guanajuato	UACH
CM40	Cerano	Cerano	Guanajuato	UACH
CM42	Coetzalan	Coetzalan	Veracruz	UACH
CM43	Cuerámaro	Cuerámaro	Guanajuato	UACH
CM44	Cerano	Cerano	Guanajuato	UACH
CM45	Juquila	Juquila	Oaxaca	UACH
CM46	Santo Domingo Alboradas	Tlacolula	Oaxaca	UACH
CM5	San Francisco Chamizal	Misantla	Veracruz	UACH
CM53	Palenque	Palenque	Chiapas	UACH
CM55	Huichapan	Huichapan	Hidalgo	UACH
CM58	Unknown		Chiapas	UACH
CM59	Unknown		Chiapas	UACH
CM63	Unknown			UACH
<i>S. habrocaites</i>	Unknown			UACH
Huasave	Gusave	Guasave	Sinaloa	UACH
LOR107	Altepexi	Altepexi	Puebla	CP
LOR111	Zinacantepec	Zinacantepec	Puebla	CP
LOR115	Unknown			CP
LOR122	Huachinango	Huachinango	Puebla	CP
LOR133	Sta. María Temaxcalapa	Santa María Temaxcalapa	Oaxaca	CP
LOR134	Unknown			CP
LOR85	Altepexi	Altepexi	Puebla	CP
LOR87	Altepexi	Altepexi	Puebla	CP
LOR89	Chimalhuacán	Chimalhuacán	México	CP
LOR90	Altepexi	Altepexi	Puebla	CP
<i>S. pimpinellifolium</i>	Unknown			UACH
QUIMH1-1	Quimixtla	Tlanchinol	Hidalgo	UACH
QUIMH3-1	Quimixtla	Tlanchinol	Hidalgo	UACH
QUIMH3-2	Quimixtla	Tlanchinol	Hidalgo	UACH
SILVNV09	Unknown			UACH
SS3	Necaxa	Necaxa	Puebla	UACH
SS4	Palenque	Palenque	Chiapas	UACH
SS5	Unknown			UACH
Tonatico	Tonatico	Tonatico	México	UACH

Table A2. Mean comparisons of the GENxC interaction of 24 selected tomato genotypes exposed to two salinity concentrations (0 and 175 mM). Comparisons are between concentrations within each genotype.

GEN	CON	APDM	RDM	LA	RL	PH	β
CHAPOPOTE	0	2.17 ± 0.15 a	0.28 ± 0.02 a	490.96 ± 12.63 a	49.65 ± 3.84 a	10.91 ± 2.25 a	0.17 ± 0.015 a
CHAPOPOTE	175	1.25 ± 0.03 a	0.43 ± 0.04 a	255.6 ± 4.67 b	32.71 ± 4.49 b	6.12 ± 0.14 b	0.04 ± 0.005 b
%		42.05	−56.25	47.93	34.10	43.89	72.35
CJ106	0	1.66 ± 0.27 a	0.28 ± 0.09 a	386.71 ± 48.27 a	44.61 ± 3.17 a	9.83 ± 1 a	0.17 ± 0.032 a
CJ106	175	1.08 ± 0.03 a	0.3 ± 0.03 a	210.59 ± 8.61 a	24.56 ± 2.97 b	6.79 ± 0.3 a	0.07 ± 0.006 b
%		34.78	−5.26	45.54	44.93	30.92	58.75

Table A2. Cont.

GEN	CON	APDM	RDM	LA	RL	PH	β
CJ83-1	0	4.97 ± 0.32 a	0.63 ± 0.03 a	1048.18 ± 53.62 a	45.02 ± 5.75 a	16.75 ± 0.75 a	0.13 ± 0.003 a
CJ83-1	175	3.11 ± 0.13 b	1.03 ± 0.06 a	542.95 ± 30.93 b	33.36 ± 2.81 a	11.79 ± 0.35 b	0.05 ± 0.006 b
%		37.27	−62.20	48.20	25.88	29.60	62.16
CLAUDIA	0	4.77 ± 0.68 a	0.63 ± 0.17 a	1085.98 ± 87.28 a	45.57 ± 1.78 a	16.00 ± 0.33 a	0.14 ± 0.0001 a
CLAUDIA	175	2.58 ± 0.12 b	0.71 ± 0.04 a	469.99 ± 21.91 b	25.37 ± 2.47 b	11.00 ± 0.58 b	0.05 ± 0.001 b
%		45.96	−13.49	56.72	44.32	31.25	65.11
CM15-1	0	6.56 ± 0.11 a	1.08 ± 0.08 a	1303.66 ± 45.26 a	40.91 ± 2.21 a	19.16 ± 1.33 a	0.13 ± 0.004 a
CM15-1	175	3.08 ± 0.11 b	0.91 ± 0.06 a	527.8 ± 17.84 b	30.08 ± 2.92 a	13.12 ± 0.77 b	0.05 ± 0.012 b
%		52.93	15.66	59.51	26.46	31.52	59.31
CM29	0	4.48 ± 0.06 a	0.59 ± 0.02 a	1055.07 ± 5.02 a	38.76 ± 0.15 a	16.83 ± 0 a	0.15 ± 0.011 a
CM29	175	2.28 ± 0.09 b	0.52 ± 0.03 a	414.65 ± 4.51 b	19.93 ± 2.66 b	9.12 ± 0.08 b	0.04 ± 0.006 b
%		49.05	11.86	60.69	48.56	45.79	73.87
CM3	0	1.25 ± 0.03 a	0.21 ± 0.02 a	311.24 ± 22.86 a	39.04 ± 0.79 a	7.66 ± 0.33 a	0.13 ± 0.006 a
CM3	175	1.06 ± 0.16 a	0.25 ± 0.05 a	188.81 ± 31.2 a	19.53 ± 2.37 b	5.71 ± 0.14 a	0.04 ± 0.005 b
%		15.00	−22.61	39.33	49.97	25.55	65.36
CM46	0	6.61 ± 0.86 a	0.77 ± 0.11 a	1412.89 ± 59.2 a	45.41 ± 1.54 a	23.16 ± 1.83 a	0.17 ± 0.003 a
CM46	175	3.02 ± 0.21 b	0.75 ± 0.08 a	518.67 ± 37.0 b	25.18 ± 5.2 b	12.75 ± 0.32 b	0.06 ± 0.004 b
%		54.31	2.27	63.29	44.54	44.94	60.07
IMPERIAL	0	6.49 ± 0.45 a	0.71 ± 0.18 a	1402.12 ± 18.2 a	50.23 ± 0.36 a	19 ± 2 a	0.11 ± 0.026 a
IMPERIAL	175	3.29 ± 0.07 b	0.83 ± 0.02 a	535.86 ± 8.62 b	28.24 ± 1.79 b	12.29 ± 0.25 b	0.03 ± 0.005 b
%		49.23	−16.78	61.78	43.76	35.31	69.51
L3	0	2.32 ± 0.14 a	0.26 ± 0.07 a	881.97 ± 37.12 a	38.76 ± 1.02 a	17.25 ± 1.41 a	0.16 ± 0.009 a
L3	175	1.21 ± 0.09 a	0.22 ± 0.02 a	202.64 ± 15.08 b	20.03 ± 1.36 b	8.29 ± 0.36 b	0.04 ± 0.005 b
%		47.62	15.09	77.02	48.32	51.93	73.61
L47B1	0	3.46 ± 0.61 a	0.35 ± 0.04 a	988.49 ± 78.84 a	43.41 ± 1.19 a	15.33 ± 0.33 a	0.15 ± 0.017 a
L47B1	175	1.88 ± 0.09 b	0.35 ± 0.04 a	318.59 ± 22.76 b	21.81 ± 1.94 b	8.04 ± 0.28 b	0.03 ± 0.006 b
%		45.74	0.00	67.77	49.75	47.55	78.93
L47S8	0	3.04 ± 0.06 a	0.43 ± 0.03 a	635.1 ± 40.1 a	41.16 ± 3.43 a	15.83 ± 0.5 a	0.1 ± 0.008 a
L47S8	175	1.44 ± 0.21 b	0.39 ± 0.08 a	219.81 ± 32.56 b	23.55 ± 2.52 b	9.04 ± 0.14 b	0.03 ± 0.002 b
%		52.62	8.72	65.38	42.77	42.89	67.43
L52	0	4.11 ± 0.31 a	0.5 ± 0.06 a	877.4 ± 26.86 a	43.66 ± 1.69 a	11 ± 0.66 a	0.13 ± 0.023 a
L52	175	1.9475 ± 0.11 b	0.41 ± 0.03 a	306.54 ± 14.54 b	18.66 ± 0.91 b	6.95 ± 0.31 a	0.04 ± 0.004 b
%		52.67	18.50	65.06	57.25	36.74	67.52
L69	0	1.72 ± 0.57 a	0.18 ± 0.11 a	541.11 ± 12.52 a	39.73 ± 4.64 a	11.83 ± 1 a	0.15 ± 0.051 a
L69	175	1.14 ± 0.08 a	0.19 ± 0.03 a	181.79 ± 11.26 b	16.21 ± 1.19 b	6.08 ± 0.09 b	0.03 ± 0.009 b
		33.91	−5.55	66.40	59.21	48.59	75.92
LOR133	0	3.24 ± 0.25 a	0.34 ± 0.04 a	805.7 ± 4.72 a	47.08 ± 4.65 a	18.66 ± 1.33 a	0.21 ± 0.037 a
LOR133	175	1.66 ± 0.05 b	0.41 ± 0.02 a	301.07 ± 13.08 b	25.19 ± 2.52 b	7.41 ± 0.18 b	0.05 ± 0.003 b
		48.61	−19.56	62.63	46.48	60.26	76.88
LOR134	0	2.55 ± 0.06 a	0.3 ± 0.01 a	620.91 ± 20.24 a	45.209 ± 0.38 a	13.91 ± 1.41 a	0.16 ± 0.001 a
LOR134	175	1.6 ± 0.04 a	0.53 ± 0.03 a	311.79 ± 11.46 b	31.788 ± 3.15 a	6.91 ± 0.17 b	0.03 ± 0.005 b
		37.25	−35.89	49.78	29.68	50.29	75.81
LOR85	0	5.24 ± 1.24 a	0.7 ± 0.15 a	1433.8 ± 146.77 a	42.3 ± 0.16 a	16.58 ± 4.91 a	0.12 ± 0.047 a
LOR85	175	2.89 ± 0.16 b	0.702 ± 0.06 a	496.49 ± 27.96 b	27.31 ± 3.31 a	11.83 ± 0.15 b	0.04 ± 0.001 b
		44.89	−0.35	65.37	35.42	28.64	60.36
LOR89	0	3.06 ± 0.31 a	0.3 ± 0.1 a	808.77 ± 83.08 a	43.47 ± 0.77 a	12.08 ± 0.91 a	0.12 ± 0.023 a
LOR89	175	2.22 ± 0.05 a	0.59 ± 0.03 a	411.7 ± 12.24 b	25.47 ± 1.77 b	8.91 ± 0.29 a	0.05 ± 0.007 b
		27.56	−64.58	49.09	41.41	26.20	59.19
PIMP	0	6.55 ± 0 a	0.9 ± 0.02 a	1161.11 ± 5.85 a	51.08 ± 2.74 a	26.91 ± 0.08 a	0.21 ± 0.01 a
PIMP	175	2.63 ± 0.14 b	0.81 ± 0.09 a	464.18 ± 23.86 b	24.99 ± 1.58 b	13.79 ± 0.51 b	0.07 ± 0.008 b
		59.77	16.92	60.02	51.07	48.76	65.58
QUIMH3-1	0	1.77 ± 0.23 a	0.24 ± 0.03 a	650.72 ± 145.58 a	42.38 ± 3.05 a	10.33 ± 0.16 a	0.18 ± 0.013 a
QUIMH3-1	175	1.21 ± 0.09 a	0.36 ± 0.04 a	238.39 ± 14.39 b	26.78 ± 0.85 a	6.5 ± 0.14 a	0.06 ± 0.006 b
		31.35	−51.04	63.36	36.81	37.09	64.16
SILNVO9	0	3.13 ± 0.31 a	0.4 ± 0.05 a	583.52 ± 6.92 a	43.86 ± 1.98 a	11.75 ± 0.08 a	0.1 ± 0.004 a
SILNVO9	175	1.41 ± 0.06 b	0.31 ± 0.02 a	206.12 ± 7.35 b	19.76 ± 0.89 b	8.21 ± 0.18 a	0.02 ± 0.007 b
		55.18	26.78	64.67	54.93	30.14	78.33
SS3	0	5.63 ± 0.26 a	0.63 ± 0.04 b	1245.29 ± 91.43 a	42.11 ± 0.92 a	22.91 ± 0.08 a	0.15 ± 0.003 a
SS3	175	3.59 ± 0.17 b	1.02 ± 0.03 a	707.41 ± 45.51 b	32.99 ± 0.93 a	14.12 ± 0.48 b	0.06 ± 0.002 b
		36.10	−61.02	43.19	21.66	38.36	61.45
SS4	0	4.07 ± 0.11 a	0.7 ± 0.02 a	871.17 ± 3.79 a	47.58 ± 1.51 a	13.83 ± 0.16 a	0.11 ± 0.013 a
SS4	175	2.29 ± 0.06 b	0.75 ± 0.03 a	366.45 ± 15.42 b	25.16 ± 1.58 b	9.37 ± 0.2 a	0.04 ± 0.004 b
		43.61	0.66	57.93	47.11	32.22	60.33
TOPONGA	0	3.84 ± 0.01 a	0.46 ± 0.005 a	788.65 ± 87.42 a	42.11 ± 0.67 a	17.58 ± 2.41 a	0.13 ± 0.006 a
TOPONGA	175	1.98 ± 0.09 b	0.56 ± 0.04 a	296.3 ± 14.34 b	27.72 ± 1.71 a	10.16 ± 0.27 b	0.02 ± 0.004 b
		48.50	−21.51	62.42	34.17	42.17	77.84

GEN: genotype; CON: concentration; %: reduction percentage; APDM: aerial part dry matter; RDM: root dry matter; LA: leaf area; RL: root length; PH: final plant height; β : PH growth rate; HSD: honest significant difference. Means with the same letter within columns do not differ statistically (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

References

1. FAO. Global Map of Salt Affected Soils Version 1.0. 2021. Available online: <https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/global-map-of-salt-affected-soils/en/> (accessed on 24 April 2024).
2. Johansen, K.; Morton, M.J.L.; Malbeteau, Y.M.; Aragon, B.; Al-Mashharawi, S.K.; Ziliani, M.G.; Angel, Y.; Fiene, G.M.; Negrão, S.S.C.; Mousa, M.A.A.; et al. Unmanned Aerial Vehicle-Based Phenotyping Using Morphometric and Spectral Analysis Can Quantify Responses of Wild Tomato Plants to Salinity Stress. *Front. Plant Sci.* **2019**, *10*, 370. [CrossRef]
3. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. Mapa Agrícola de Afectación por Salinidad en México. 2021. Available online: <https://www.gob.mx/agricultura/acciones-y-programas/mapa-agricola-de-afectacion-por-salinidad-en-mexico> (accessed on 24 April 2024).
4. Li, H.; Zhu, Y.; Hu, Y.; Han, W.; Gong, H. Beneficial effects of silicon in alleviating salinity stress of tomato seedlings grown under sand culture. *Acta Physiol. Plant.* **2015**, *37*, 71. [CrossRef]
5. Bogoutdinova, L.R.; Baranova, E.N.; Kononenko, N.V.; Chaban, I.A.; Konovalova, L.N.; Gulevich, A.A.; Lazareva, E.M.; Khaliluev, M.R. Characteristics of Root Cells during In Vitro Rhizogenesis under Action of NaCl in Two Tomato Genotypes Differing in Salt Tolerance. *Int. J. Plant Biol.* **2023**, *14*, 104–119. [CrossRef]
6. Horie, T.; Karahara, I.; Katsuhara, M. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice* **2012**, *5*, 11. [CrossRef]
7. Safdar, H.; Amin, A.; Shafiq, Y.; Ali, A.; Yasin, R.; Shoukat, A.; Sarwar, M.I. A review: Impact of salinity on plant growth. *Nat. Sci.* **2019**, *17*, 34. [CrossRef]
8. Frukh, A.; Siddiqi, T.O.; Khan, M.I.R.; Ahmad, A. Modulation in growth, biochemical attributes and proteome profile of rice cultivars under salt stress. *Plant Physiol. Biochem.* **2020**, *146*, 55–70. [CrossRef] [PubMed]
9. Guo, M.; Wang, X.S.; Guo, H.D.; Bai, S.Y.; Khan, A.; Wang, X.M.; Gao, Y.M.; Li, J.S. Tomato salt tolerance mechanisms and their potential applications for fighting salinity: A review. *Front. Plant Sci.* **2022**, *13*, 949541. [CrossRef]
10. Parra-Terraza, S.; Angulo-Castro, A.; Sánchez-Peña, P.; Valdez-Torres, J.B.; Rubio-Carrasco, W. Effect of Cl[−] and Na⁺ ratios nutrient solutions on tomato (*Solanum lycopersicum* L.) yield in a hydroponic system. *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* **2021**, *28*, 67–78. [CrossRef]
11. Sun, W.; Xu, X.; Zhu, H.; Liu, A.; Liu, L.; Li, J.; Hua, X. Comparative transcriptomic profiling of a salt-tolerant wild tomato species and a salt-sensitive tomato cultivar. *Plant Cell Physiol.* **2010**, *51*, 997–1006. [CrossRef]
12. Peleg, Z.; Apse, M.P.; Blumwald, E. Engineering Salinity and Water-Stress Tolerance in Crop Plants: Getting Closer to the Field. *Adv. Bot. Res.* **2021**, *57*, 407–443. [CrossRef]
13. Ruiz-Espinoza, F.H.; Villalpando-Gutiérrez, R.L.; Murillo-Amador, B.; Beltrán-Morales, F.A.; Hernández-Montiel, L.G. Respuesta diferencial a la salinidad de genotipos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en primeras etapas fenológicas. *Terra Latinoam.* **2014**, *32*, 311–323.
14. Sanjuan-Lara, F.; Ramírez-Vallejo, P.; Sánchez-García, P.; Sandoval-Villa, M.; Livera-Muñoz, M.; Carrillo-Rodríguez, J.C.; Perales-Segovia, C. Tolerancia de líneas nativas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a la salinidad con NaCl. *Interciencia* **2015**, *40*, 704–709.
15. Cuartero, J.; Yeo, A.R.; Flowers, T.J. Selection of donors for salt-tolerance in tomato using physiological traits. *New Phytol.* **1992**, *121*, 63–69. [CrossRef]
16. Martínez, J.P.; Antúnez, A.; Araya, H.; Pertuzé, R.; Fuentes, L.; Lizana, X.C.; Lutts, S. Salt stress differently affects growth, water status and antioxidant enzyme activities in *Solanum lycopersicum* and its wild relative *Solanum chilense*. *Aust. J. Bot.* **2014**, *62*, 359–368. [CrossRef]
17. Marín-Montes, I.M.; Rodríguez-Pérez, J.E.; Sahagún-Castellanos, J.; Hernández-Ibáñez, L.; Velasco-García, A.M. Morphological and molecular variation in 55 native tomato collections from Mexico. *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* **2016**, *22*, 117–131. [CrossRef]
18. Cuartero, J.; Fernández-Muñoz, R. Tomato and salinity. *Sci. Hortic.* **1999**, *78*, 83–125. [CrossRef]
19. Foolad, M.R.; Lin, G.Y. Genetic potential for salt tolerance during germination in *Lycopersicon* species. *HortScience* **1997**, *32*, 296–300. [CrossRef]
20. Pérez-Alfocea, F.; Balibrea, M.E.; Santa-Cruz, A.; Están, M.T. Agronomical and physiological characterization of salinity tolerance in a commercial tomato hybrid. *Plant Soil.* **1996**, *180*, 251–257. [CrossRef]
21. Chetelat, R.T.; Rick, C.M. *Tomato Genetics Resource Center Department of Vegetable Crops*; University of California: Davis, CA, USA, 2004; Available online: <http://tgrc.ucdavis.edu/> (accessed on 24 April 2024).
22. Rick, C.M.; Chetelat, R.T. Utilization of related wild species for tomato improvement. *Acta Hort.* **1995**, *412*, 21–38. [CrossRef]
23. Zegarra, R. Biodiversidad y taxonomía de la flora desértica sur peruana: Familia solanáceae. *Idesia* **2005**, *22*, 64–69. [CrossRef]
24. Chetelat, R.T.; Pertuzé, R.A.; Faúndez, L.; Graham, E.B.; Jones, C.M. Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama desert region of Northern Chile. *Euphytica* **2009**, *167*, 77–93. [CrossRef]
25. Hoyt, E. *Conservando los Parientes Silvestres de las Plantas Cultivadas*; Addison-Wesley Iberoamericana: Wilmington, DC, USA, 1992; 52p.
26. Pailles, Y.; Awlia, M.; Julkowska, M.M.; Passone, L.; Zemmouri, K.; Negrão, S.; Tester, M. Diverse traits contribute to salinity tolerance of wild tomato seedlings from the Galapagos Islands. *Plant Physiol.* **2019**, *182*, 534–546. [CrossRef] [PubMed]

27. Razali, R.; Bougouffa, S.; Morton, M.J.; Lightfoot, D.J.; Alam, I.; Essack, M.; Arold, S.T.; Kamau, A.A.; Schmöckel, S.M.; Pailles, Y.; et al. The genome sequence of the wild tomato *Solanum pimpinellifolium* provides insights into salinity tolerance. *Front. Plant Sci.* **2018**, *9*, 1402. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
28. Rodríguez-Guzmán, E.; Vargas-Canela, D.; de Sánchez-González, J.J.; Lépez-Idelfonso, R.; Rodríguez-Contreras, A.; Ruiz-Corral, J.A.; Puente-Ovalle, P.; Miranda-Medrano, R. Etnobotánica de *Solanum* var cerasiforme en el occidente de México. *Nat. Desarro.* **2009**, *7*, 45–57.
29. Ramírez-Ojeda, G.; Rodríguez-Pérez, J.E.; Rodríguez-Guzmán, E.; Sahagún-Castellanos, J.; Chávez-Servia, J.L.; Peralta, I.E.; Barrera-Guzmán, L.Á. Distribution and Climatic Adaptation of Wild Tomato Populations (*Solanum lycopersicum* L.) in Mexico. *Plants* **2022**, *11*, 2007. [\[CrossRef\]](#)
30. Ramírez-Ojeda, G.; Peralta, I.E.; Rodríguez-Guzmán, E.; Chávez-Servia, J.L.; Sahagún-Castellanos, J.; Rodríguez-Pérez, J.E. Climatic Diversity and Ecological Descriptors of Wild Tomato Species (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) and Close Related Species (*Solanum* sect. *Juglandifolia* y sect. *Lycopersicoides*) in Latin America. *Plants* **2021**, *10*, 855. [\[PubMed\]](#)
31. Yang, G.; Liu, J.; Zhao, C.; Li, Z.; Huang, Y.; Yu, H.; Xu, B.; Yang, X.; Zhu, D.; Zhang, X.; et al. Unmanned aerial vehicle remote sensing for field-based crop phenotyping: Current status and perspectives. *Front. Plant Sci.* **2017**, *8*, 1111. [\[CrossRef\]](#)
32. Khan, T.A.; Saleem, M.; Fariduddin, Q. Melatonin influences stomatal behavior, root morphology, cell viability, photosynthetic responses, fruit yield, and fruit quality of tomato plants exposed to salt stress. *J. Plant Growth Regul.* **2023**, *42*, 2408–2432. [\[CrossRef\]](#)
33. El-Habbasha, K.M.; Shaheen, A.M.; Rizk, F.A. Germination of some tomato cultivars as affected by salinity stress condition. *Egypt. J. Hortic.* **1996**, *23*, 179–190.
34. Singer, S.M. Germination responses of some tomato genotypes as affected by salinity and temperature stress. *Egypt. J. Hortic.* **1994**, *21*, 47–64.
35. Srinivas, T.R. Salinity tolerance of tomato germplasm during germination. *Seed Sci. Technol.* **2001**, *29*, 673–677.
36. Goykovic-Cortés, V.; Nina-Alanoca, P.; Calle-Llave, M. Efecto de la salinidad sobre la germinación y crecimiento vegetativo de plantas de tomate silvestres y cultivadas. *Interciencia* **2014**, *39*, 511–517.
37. Ávila-Amador, C.; Argente-Martínez, L.; Peñuelas-Rubio, O.; López-Sánchez, R.C.; González-Aguilera, J. Variabilidad de respuesta de 8 cultivares de tomate al estrés salino durante los primeros estadios de desarrollo. *Ciência Em Foco* **2023**, *11*, 52–64. [\[CrossRef\]](#)
38. Sholi, N.J.Y. Effect of salt stress on seed germination, plant growth, photosynthesis and ion accumulation of four tomato cultivars. *Am. J. Plant Physiol.* **2012**, *7*, 269–275. [\[CrossRef\]](#)
39. Adilu, G.S.; Gebre, Y.G. Effect of salinity on seed germination of some tomato (*Lycopersicon esculentum* mill.) varieties. *J. Arid. Agric.* **2021**, *7*, 76–82. [\[CrossRef\]](#)
40. Maguire, J.D. Speed of germination, aid in selection and evaluation of seedling emergence vigor. *Crop Sci.* **1962**, *2*, 176–177. [\[CrossRef\]](#)
41. Wafa'a, A. Comparative effects of drought and salt stress on germination and seedling growth of *Pennisetum divisum* (Gmel.). *Henr. Am. J. Appl. Sci.* **2010**, *7*, 640–646.
42. Saeed, A.; Shahid, M.Q.; Anjum, S.A.; Khan, A.A.; Shakeel, A.; Saleem, M.F.; Saeed, N. Genetic analysis of NaCl tolerance in tomato. *Genet. Mol. Res.* **2010**, *10*, 1754–1776. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
43. González-Grande, P.; Suárez, N.; Marín, O. Effect of salinity and seed salt priming on the physiology of adult plants of *Solanum lycopersicum* cv. 'Río Grande'. *Braz. J. Bot.* **2020**, *43*, 775–787. [\[CrossRef\]](#)
44. Faisal-Alharby, H. Using some growth stimuli, a comparative study of salt tolerance in two tomatoes cultivars and a related wild line with special reference to superoxide dismutases and related micronutrients. *Saudi J. Biol. Sci.* **2021**, *28*, 6133–6144. [\[CrossRef\]](#)
45. Moles, T.M.; Guglielminetti, L.; Reyes, T.H. Differential effects of sodium chloride on germination and post-germination stages of two tomato genotypes. *Sci. Hortic.* **2019**, *257*, 108730. [\[CrossRef\]](#)
46. Argente-Martínez, L.; Garatuza-Payan, J.; Yepez, E.A.; Arredondo, T.; De los Santos-Villalobos, S. Water regime and osmotic adjustment under warming conditions on wheat in the Yaqui Valley, Mexico. *PeerJ* **2019**, *7*, e7029. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
47. Abdel-Farid, I.B.; Marghany, M.R.; Rowezek, M.M.; Sheded, M.G. Effect of salinity stress on growth and metabolomic profiling of *Cucumis sativus* and *Solanum lycopersicum*. *Plants* **2020**, *9*, 1626. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
48. Singh, J.; Sastry, E.V.; Singh, V. Effect of salinity on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) during seed germination stage. *Physiol. Mol. Biol. Plants* **2012**, *18*, 45–50. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
49. Florido-Bacallao, M.; Bao-Fundora, L. Tolerancia a estrés por déficit hídrico en tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Cultiv. Trop.* **2014**, *35*, 70–88.
50. Ludwiczak, A.; Osiak, M.; Cárdenas-Pérez, S.; Lubińska-Mielińska, S.; Piernik, A. Osmotic stress or ionic composition: Which affects the early growth of crop species more? *Agronomy* **2021**, *11*, 435. [\[CrossRef\]](#)
51. Almeida, P.; de Boer, G.J.; de Boer, A.H. Differences in shoot Na⁺ accumulation between two tomato species are due to differences in ion affinity of HKT1;2. *J. Plant Physiol.* **2014**, *171*, 438–447. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
52. Assimakopoulou, A.; Nifakos, K.; Salmas, I.; Kalogeropoulos, P. Growth, ion uptake, and yield responses of three indigenous small-sized greek tomato (*Lycopersicon esculentum*) cultivars and four hybrids of cherry tomato under NaCl salinity stress. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **2015**, *46*, 2357–2377. [\[CrossRef\]](#)

53. Rosca, M.; Mihalache, G.; Stoleru, V. Tomato responses to salinity stress: From morphological traits to genetic changes. *Front. Plant Sci.* **2023**, *14*, 1118383. [\[CrossRef\]](#)
54. Isayenkov, S.V.; Maathuis, F.J. Plant salinity stress: Many unanswered questions remain. *Front. Plant Sci.* **2019**, *10*, 80. [\[CrossRef\]](#)
55. Sheldon, A.R.; Dalal, R.C.; Kirchhof, G.; Kopittke, P.M.; Menzies, N.W. The effect of salinity on plant-available water. *Plant Soil.* **2017**, *418*, 477–491. [\[CrossRef\]](#)
56. Derkaoui, M.K.; Sahnoune, M.; Belkhodja, M. Effect of Salinity on Some Physiological Parameters in Tomato. *Int. J. Res. Appl. Sci. Eng. Technol.* **2022**, *10*, 1161–1169. [\[CrossRef\]](#)
57. Sánchez, A.; Membrives, J.; Valenzuela, J.L.; Guzmán, M. Effects of saline stress and $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ interaction on biomass and mineral contents of tomato. *Acta Hort.* **2012**, *932*, 345–350. [\[CrossRef\]](#)
58. De Pascale, S.; Orsini, F.; Caputo, R.; Palermo, M.A.; Barbieri, G.; Maggio, A. Seasonal and multiannual effects of salinization on tomato yield and fruit quality. *Funct. Plant Biol.* **2012**, *39*, 689. [\[CrossRef\]](#)
59. Casierra-Posada, F.; Arias-Aguirre, J.A.; Pachón, C.A. Efecto de la salinidad por NaCl en híbridos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller). *Orinoquia* **2013**, *17*, 23–29. [\[CrossRef\]](#)
60. Shrivastava, P.; Kumar, R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi J. Biol. Sci.* **2015**, *22*, 123–131. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
61. Muir, C.D.; Hangarter, R.P.; Moyle, L.C.; Davis, P.A. Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae). *Plant Cell Environ.* **2014**, *37*, 1415–1426. [\[CrossRef\]](#)
62. Chen, T.; Shabala, S.; Niu, Y.; Chen, Z.H.; Shabala, L.; Meinke, H.; Venkataraman, G.; Pareek, A.; Xu, J.; Zhou, M. Molecular mechanisms of salinity tolerance in rice. *Crop J.* **2021**, *9*, 506–520. [\[CrossRef\]](#)
63. Yang, Y.; Guo, Y. Unraveling salt stress signaling in plants. *J. Integr. Plant Biol.* **2018**, *60*, 796–804. [\[CrossRef\]](#)
64. Kronzucker, H.J.; Britto, D.T. Sodium transport in plants: A critical review. *New Phytol.* **2011**, *189*, 54–81. [\[CrossRef\]](#)
65. Zhao, S.; Zhang, Q.; Liu, M.; Zhou, H.; Ma, C.; Wang, P. Regulation of plant responses to salt stress. *Int. J. Mol. Sci.* **2021**, *22*, 4609. [\[CrossRef\]](#)
66. Lv, X.; Chen, S.; Wang, Y. Advances in understanding the physiological and molecular responses of sugar beet to salt stress. *Front. Plant Sci.* **2019**, *10*, 1431. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
67. Liu, J.; Fu, C.; Li, G.; Khan, M.N.; Wu, H. ROS homeostasis and plant salt tolerance: Plant nanobiotechnology updates. *Sustainability* **2021**, *13*, 3552. [\[CrossRef\]](#)
68. Shu, P.; Li, Y.; Li, Z.; Sheng, J.; Shen, L. *SIMAPK3* enhances tolerance to salt stress in tomato plants by scavenging ROS accumulation and up-regulating the expression of ethylene signaling related genes. *Environ. Exp. Bot.* **2022**, *193*, 104698. [\[CrossRef\]](#)
69. Yin, Z.; Lu, J.; Meng, S.; Liu, Y.; Mostafa, I.; Qi, M.; Li, T. Exogenous melatonin improves salt tolerance in tomato by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate–glutathione cycle. *J. Plant Interact.* **2019**, *14*, 453–463. [\[CrossRef\]](#)

Disclaimer/Publisher’s Note: The statements, opinions and data contained in all publications are solely those of the individual author(s) and contributor(s) and not of MDPI and/or the editor(s). MDPI and/or the editor(s) disclaim responsibility for any injury to people or property resulting from any ideas, methods, instructions or products referred to in the content.

TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVO DE MÉXICO EN PLANTA ADULTA

Ariadna Goreti López-Méndez¹ (0000-0002-7735-6748)

Juan Enrique Rodríguez-Pérez¹ (0000-0002-5841-0083) (Autor de
correspondencia)

Oscar Mascorro-Gallardo¹ (0000-0001-9713-4758)

Jaime Sahagún-Castellanos¹ (0000-0003-0965-9672)

¹Instituto de Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Km 38.5 Carretera México-Texcoco, Chapingo, Edo. de México, CP 56230, México.

TOLERANCIA A CLORURO DE SODIO DE LÍNEAS DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) NATIVO DE MÉXICO EN PLANTA ADULTA
RESUMEN

El tomate es considerado el segundo producto hortícola más importante y su intensiva domesticación ha provocado la delección de genes importantes en la tolerancia a diversos factores como la tolerancia a salinidad, es por ello, que el uso de recursos genéticos de especies silvestres es importante para el mejoramiento genético de dicha especie. Los objetivos de la presente investigación fueron identificar líneas derivadas de poblaciones de tomate nativo de México con tolerancia a salinidad durante el desarrollo de planta adulta e identificar caracteres fenotípicos de la tolerancia a sales para su probable uso en el mejoramiento genético. Los genotipos utilizados fueron 4 líneas (CJ83-1, CM15-1, PIMP y SS3) derivadas de poblaciones de tomate silvestre, las cuales se evaluaron durante 83 días en un sistema de contenedores con una conductividad eléctrica (CE) de 2.5 (testigo) y 13 dS·m⁻¹. La condición salina disminuyó significativamente ($\alpha \leq 0.05$) el número de frutos (31.2 %), peso de frutos (62.3 %), número de racimos (12 %), área foliar (22.2 %), peso seco de raíz (4.4 %), peso seco de hoja (25 %), peso seco de tallo (27 %), peso seco total (18.7 %) y consumo acumulado de solución nutritiva (33.1 %). Se identificó al genotipo PIMP (*Solanum pimpinellifolium*) como tolerante, el cual servirá en el mejoramiento genético de variedades comerciales. Los daños causados por la toxicidad de iones y la deficiencia de agua presentes en esta etapa de desarrollo fueron menores gracias a las características fenotípicas como tamaño de hojas y frutos pequeños.

Palabras clave: CE, NaCl, tomate silvestre, tolerancia, susceptibilidad, planta adulta.

INTRODUCCIÓN

Del total de la superficie arable del mundo (16'646,000 km²), se estima que 85 % ya está afectado por salinidad en la capa superior del suelo (0-30 cm) y 62 % lo está en el subsuelo (30-100 cm). Los países que presentan las superficies de cultivo más afectadas por la sal son China, Argentina, India, Rusia y México que en conjunto representan 1'779,500 km², aproximadamente 15 % de la superficie de la tierra cultivable (Negacz et al., 2022).

La salinidad de los suelos es el resultado de la salinización primaria o natural, la cual puede ser inducida por la erosión de minerales causada por lluvias, deposiciones de sales oceánicas transportadas por el viento e infiltraciones de aguas subterráneas salinas (Hassani et al., 2021). En tanto que la salinización secundaria se debe principalmente a las prácticas agrícolas deficientes como: riego insuficiente o con agua salina, uso de aguas residuales, industriales o mineras, uso inadecuado de fertilizantes y prácticas deficientes de labranza (Buvaneshwari et al., 2020; El-Agha et al., 2020; Eswar et al., 2021).

La salinidad tiene impacto negativo sobre el crecimiento y productividad en las plantas cultivadas cuando la conductividad eléctrica de la solución es superior a 4 dS·m⁻¹ (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, 2015). Las plantas se dividen en dos grupos según el nivel de resistencia de la especie a la sal: glicófitas y halófitas; las glicófitas son sensibles a la sal como *Solanum lycopersicum* (Gharbi et al., 2017; Venkataraman et al., 2021). Sin embargo, existen especies cercanas al tomate como *S. galapaguense* que han mostrado mayor tolerancia y variación natural ante condiciones de estrés salino en más de 20 caracteres bioquímicos, fisiológicos y morfológicos, identificar los genes involucrados en dicha tolerancia podría ser útil en el mejoramiento genético de *S. lycopersicum* (Hoyt, 1992; Pailles et al., 2020).

Los efectos del estrés salino en las plantas glicófitas son numerosos; por ejemplo, inhibición del crecimiento y del vigor, deterioro de las funciones metabólicas, disminución del rendimiento y la producción de semillas, aumento de la relación

Na^+/K^+ , retraso de la floración, alteraciones en la morfología de flores y frutos y alteraciones en la composición de los frutos entre otros muchos mecanismos fisiológicos (Ghanem et al., 2009; Munns et al., 2020; Villalta et al., 2008; Valenzuela et al., 2022). Generalmente se considera que las partes reproductivas de la planta son más sensibles que las vegetativas a la salinidad, incluso si se trata de una respuesta dependiente de la especie (Gerona et al., 2019). Los principales daños del estrés salino durante la etapa de producción de la planta son disminución de inflorescencias y flores, viabilidad, germinación y crecimiento del tubo polínico en los granos de polen, producción de óvulos, receptividad del estigma, aumento del aborto de óvulos y modificación de la morfología de los óvulos (Ghanem et al., 2009; Martínez et al., 2012).

La toxicidad de la sal se manifiesta en dos modalidades: la osmótica y la iónica. La fase osmótica inicia rápidamente después de que la planta es expuesta a la sal y causa estrés hídrico debido a que los iones en solución disminuyen el potencial hídrico del suelo, lo que disminuye la absorción de agua por las raíces mientras que la toxicidad como fase iónica se debe a la presencia de iones Na^+ y Cl^- en el interior de las células vegetales, los cuales son responsables de la perturbación del equilibrio de los iones citosólicos y de la actividad enzimática (Ma et al., 2022; Mansour & Hassan, 2022; Munns & Tester, 2008), así como por la acción antagónica con los nutrientes Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Fe^{2+} , Zn^{2+} y Mo^{2+} (Almeida et al., 2015; Assaha et al., 2017; Egea et al., 2022; Rosca et al., 2023).

La tolerancia a la sal se expresa por la capacidad de la planta para asegurar el ajuste osmótico, tolerar altas concentraciones de iones tóxicos y mantener, a pesar de esas limitaciones, la capacidad de preservar funciones metabólicas importantes (Munns et al., 2016; Munns & Tester, 2008). Especies diferentes manifiestan variación en la sensibilidad y tolerancia ante la salinidad; además, estas reacciones también dependen de la etapa fenológica en la que ocurre el estrés (Ludwiczak et al., 2021). La tolerancia a sales es una respuesta que, dentro de la misma especie, interacciona de acuerdo con los genotipos, la etapa de

ocurrencia del estrés y el grado de salinidad (Dasgan et al., 2002; Gerona et al., 2019).

El tomate es considerado el segundo producto hortícola del mundo, con producción de más de 250 millones de toneladas en 6'163,463 hectáreas en todo el mundo, con rendimiento promedio de 40.84 t/ha con aumento constante de la producción desde los años sesenta (Base de datos estadísticos corporativos de la Organización para la Agricultura y la Alimentación, 2022). Lo anterior debido a los sistemas de producción intensivos, cada vez más frecuentes en este cultivo.

El cuello de botella causado por la domesticación y mejoramiento de este cultivo ha devenido la pérdida de caracteres de resistencia al estrés abiótico como salino, hídrico y térmico (Rawat et al., 2022; Rothan et al., 2019; Van Deynze et al., 2007; Wang et al., 2020). Por ello, es necesario recurrir a los recursos genéticos nativos en busca de genes de tolerancia a sales, ya sea como donares de genes o bien como portainjertos en la producción comercial.

Las poblaciones silvestres y nativas de tomate presentan gran diversidad morfológica, ecológica y genética, comprendida en 13 especies emparentadas: *S. lycopersicum*, *S. arcanum*, *S. cheesmaniae*, *S. chilense*, *S. chmielewskii*, *S. corneliomulleri*, *S. galapagense*, *S. habrochaites*, *S. huaylasense*, *S. neorickii*, *S. pennellii*, *S. peruvianum* y *S. pimpinellifolium* (Knapp & Peralta, 2016, Peralta et al., 2008; The 100 Tomato Genome Sequencing Consortium et al., 2014; Ramírez-Ojeda et al., 2022). Se considera a Perú como lugar de origen y diversificación del tomate. El proceso de diversificación del tomate ocurrió de dos maneras: la primera de ellas desde la especie silvestre *S. pimpinellifolium* L. hasta una especie parcialmente domesticada *S. lycopersicum* L. var. *cerasiforme* en Sudamérica y la otra desde la especie *S. lycopersicum* L. var. *cerasiforme* a la especie completamente domesticada *S. lycopersicum* L. var. *lycopersicum* que ocurrió en Mesoamérica (Ramírez-Ojeda et al., 2021; Ramírez-Ojeda et al., 2022).

Su gran área de distribución y confrontación ante ambientes adversos ha devenido en la presencia de numerosos rasgos de resistencia a enfermedades, calidad de

fruto, tolerancia al estrés abiótico e incluso el rendimiento de fruto (Bonarota et al., 2022; Ghani et al., 2020; Hibbins & Hahn, 2021; Kabaş & Celik, 2021; Ramírez-Ojeda et al., 2022; Zhang et al., 2018). Por esta razón comprender y estudiar los mecanismos de tolerancia al estrés salino en parientes nativos de tomate es importante para la mejora del cultivo comercial de dicha especie y representan un recurso genético valioso (Han et al., 2020; Rosca et al., 2023).

Se han detectado QTLs asociados a la tolerancia a sal durante la etapa reproductiva en poblaciones de líneas de tomate F7 resultantes de la cruce entre *S. lycopersicum* L. var. *cerasiforme* (genotipo sensible a la sal) y líneas tolerantes a sal de *S. pimpinellifolium* y *S. cheesmaniae*, en condiciones salinas la población F7 aumentó el porcentaje de cuajado de frutos por racimo, el número de frutos por planta y el peso total de frutos por planta, dichos resultados sugieren el uso de líneas tolerantes silvestres y nativas para aumentar el rendimiento de frutos de tomate bajo condiciones salinas (Villalta et al., 2007).

El objetivo de la presente investigación fue identificar líneas derivadas de poblaciones de tomate nativo de México con tolerancia a salinidad durante el desarrollo de planta adulta; así mismo, identificar caracteres fenotípicos de la tolerancia a sales para su probable uso en el mejoramiento genético.

MATERIALES Y MÉTODO

El experimento se estableció en el invernadero del Programa de Mejoramiento Genético de Tomate (PMGT) de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH) ubicado en LN 19°29'23" y LW 98°52'26" y 2264 msnm.

Los genotipos evaluados fueron cuatro líneas (CJ83-1, CM15-1, PIMP y SS3) derivadas de poblaciones de tomate nativo del PMGT mediante selección individual y mantenidas por autofecundación. Dichos genotipos fueron seleccionados de acuerdo con evaluaciones previas durante germinación y plántula, las líneas CJ83-1 y CM15-1 mostraron la mayor tolerancia a NaCl y las líneas PIMP y SS3 fueron susceptibles a dicha condición (López-Méndez et al., 2024).

El experimento se realizó en un invernadero tipo “full vent” de nivel tecnológico medio, con cubierta de polietileno calibre 600 con transmisión de luz de 80 %, y ventilación frontal, lateral y superior protegida por malla antiáfidos. Las temperaturas mínima, máxima y media registradas fueron 6.2 °C, 34.3 °C y 21.3 °C, respectivamente. La humedad relativa osciló entre 17.2 y 80.0 %, con promedio de 61.9 %. La radiación osciló entre 23.6 y 500.8 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, con promedio de 114.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$.

Los genotipos se sembraron en charolas de poliestireno de 200 cavidades con sustrato de espuma agrícola (peat foam foami, marca Oasis®). El transplante se realizó 14 días después de la siembra en contenedores con capacidad de 19 L de solución nutritiva pintadas de color negro, selladas para evitar evaporación y la oxigenación se mantuvo con bombas de acuarios. La solución nutritiva utilizada fue 0.589 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0.101 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de KNO_3 , 0.123 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de KH_2PO_4 , 0.171 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de MgSO_4 , 0.033 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de librel mix (Haifa®) (boro 0.5 %; cobre 0.3 %; hierro 7.5 %; manganeso 4 %; molibdeno 0.2 % y zinc 0.5 %), 0.012 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de FeSO_4 , 0.007 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de borax y 0.022 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ de H_2SO_4 .



Figura 1. Sistema de producción en contenedores con capacidad de 19 L de solución nutritiva pintadas de color negro, selladas para evitar evaporación y oxigenación mediante bombas de acuarios.

La conductividad eléctrica inicial de la solución nutritiva fue de 2.5 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$; la cual se mantuvo así en el tratamiento testigo durante todo el experimento. Los tratamientos con estrés salino iniciaron a los 10 días después del trasplante (DDT)

que consistió en incrementar la CE a razón de $1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ semanalmente mediante la aplicación de NaCl hasta lograr la conductividad de $13 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$. Esta condición se mantuvo hasta el final del experimento (83 días DDT).

La unidad experimental consistió en dos plantas establecidas en contenedores con capacidad de 19 L de solución nutritiva (Figura 1). Se usó un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones para la condición salina y tres repeticiones en la condición sin sal.

Durante el experimento se registró el consumo diario de solución nutritiva (CDS, en L) y el consumo acumulado de solución nutritiva (CAS, en L); peso seco de hoja de la planta (PSH, en g), para lo cual se colectaron todas las hojas producidas de la planta durante el ciclo para ser secadas. Así mismo, se registró unidades SPAD (US) asociado con el contenido de clorofila a los 14, 28, 42, 56 y 70 DDT, número total de frutos (NF), peso fresco total de frutos (PF, g) hasta el racimo número 6 y número total de racimos (NR). Al finalizar la prueba, 83 DDT, se cuantificó peso seco de tallo (PST, en g), peso seco de raíz (PSR, en g) y peso seco total (PSTOT, en g) a partir de la suma $\text{PST} + \text{PSR} + \text{PSH}$.

A partir de las hojas presentes entre el cuarto y quinto racimo se evaluó el peso seco de hoja de la muestra (secadas en estufa a 50°C durante 7 días) y el área foliar de la muestra mediante la captura de fotografías digitales y procesamiento con el software ImageJ (v1.4.3.67; National Institutes of Health).

El área foliar total (AF, en cm^2) de la planta se calculó a partir de la relación entre el área foliar de la muestra, el peso seco de hojas de la planta (PSH) y el peso seco de hojas de la muestra con la fórmula:

$$AF = \frac{\text{área foliar de la muestra} \times \text{peso seco de hoja de la planta}}{\text{peso seco de hoja de la muestra}}$$

La eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva (EUS) se determinó con la fórmula:

$$EUS = \frac{\text{Peso seco total de dos plantas}}{\text{Consumo acumulado de solución nutritiva de dos plantas}}$$

A las variables registradas se aplicó análisis de varianza con un modelo de serie de experimentos (CE) bajo el diseño experimental de bloques completos al azar; adicionalmente, se realizaron comparaciones de medias de Tukey ($p \leq 0.05$) y se obtuvieron las correlaciones lineales de Pearson para cada par de variables en los dos niveles de CE se empleó el paquete SAS® Forecast® Studio®.

RESULTADOS

Los análisis de varianza de la prueba de tolerancia a NaCl en planta adulta (Cuadro 1) indicaron significancia ($\alpha \leq 0.05$) en las fuentes de variación genotipo (GEN) y conductividad eléctrica (CE) en todos los caracteres evaluados a excepción de US. La interacción de ambos factores (GENxCE), mostró significancia en NF, PF, NR, AF, PSH, PST y PSTOT ($\alpha \leq 0.05$), por lo que los genotipos tienen comportamiento diferente a través de las conductividades eléctricas. Los coeficientes de variación (CV) a excepción de NF fueron bajos, menores de 23 %, por lo que la información generada puede considerarse confiable.

Las comparaciones de medias de CE (Cuadro 2), indicaron que el NaCl redujo ($\alpha \leq 0.05$) todos los caracteres evaluados con respecto a la condición sin sal, a excepción de US y EUS; donde el PF disminuyó ($\alpha \leq 0.05$) 62 %, seguido de NR, PSR y PSTOT, los cuales disminuyeron en menos de 20 %. Llama la atención el incremento de EUS ($\alpha \leq 0.05$) de 22 % con respecto al testigo.

Con respecto a la interacción GENxCE, en el Cuadro 3 se presenta la comparación de medias dentro de cada genotipo de las dos conductividades eléctricas de la solución nutritiva. Los genotipos PIMP y CM15-1 no difieren ($\alpha \leq 0.05$) al pasar del testigo al tratamiento con NaCl en siete y seis caracteres,

respectivamente, de los once evaluados. PIMP en NF tuvo diferencia significativa al pasar de la condición salina a la testigo, pero no difirió al pasar de una condición a otra en el PF, mientras que los pesos secos a excepción del PST, no difirieron de una CE a otra, si no que tuvieron un incremento. En contraste, CJ83-1 y SS3 tuvieron disminuciones estadísticas en seis de los 11 caracteres evaluados.

Cuadro 1. Análisis de varianza de once caracteres evaluados en cuatro líneas de tomate nativo en CE de 2.5 y 13 dS·m⁻¹ durante planta adulta.

FV	GL	US	NF	PF (x10 ³)	NR	AF (x10 ³)	PSR	PSH	PST	PSTOT	CAS	EUS
CE	1	3.1	24557*	6877*	9.1 *	37358 *	104	2985 *	3152 *	32.7 *	54590 *	0.275 *
BLO(CE)	5	8.5	4165	26	1.5	5527	217	235 *	78 *	2.7	96	0.021 *
GEN	3	36*	187749*	1385*	29 *	36691 *	707 *	2659 *	1173 *	17.1 *	2215 *	0.040 *
GENxCE	3	0.5	18553*	399*	3.1 *	28938 *	271	1322 *	218 *	8.7 *	1105	0.016
ERROR	15	5.7	4169	56	0.9	3395	160	72	16	447	563	0.007
TOTAL	27											
CV		3.8	41	23.0	11	20.1	15.0	11.9	6.2	9.6	10.8	8.474
MEAN		62	157	1032	8.8	9.1	84.4	71.1	64.2	219	218.6	1.022

FV: fuente de variación, GL: grados de libertad, CE: conductividad eléctrica, GEN: genotipo, BLO(CE): bloque anidado en conductividad eléctrica, GENxCE: genotipo x conductividad eléctrica, CV: coeficiente de variación, US: unidades SPAD, NF: número total de frutos, PF: peso fresco total de frutos, NR: número total de racimos, AF: área foliar total, PSR: peso seco de raíz, PSH: peso seco de hoja, PST: peso seco de tallo, PSTOT: peso seco total, CAS: consumo acumulado de solución nutritiva, EUS: eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva. * Significativo con $\alpha \leq 0.05$.

Cuadro 2. Comparaciones de media y porcentaje de reducción de relaciones en conductividad eléctrica con respecto al testigo de caracteres evaluados en cuatro líneas de tomate.

CE (dS·m ⁻¹)	US	NF	PF (g)	NR	AF (cm ²)	PSR (g)	PSH (g)	PST (g)	PSTOT (g)	CAS	EUS
2.5	62.2a	191.0a	1604.0a	9.5a	10473a	86a	83a	76a	246a	269a	0.9b
13	62.8a	131.0a	603.0b	8.3a	8139.1b	82a	62b	55b	200b	180b	1.1a
DMSH	2.8	63.3	161.2	1.2	2307.9	14	15	8	34	9	0.1
%	-0.9	31.2	62.4	12	22.2	4	25	27	18	33	-22.0

CE: conductividad eléctrica, %: porcentaje de reducción, US: unidades SPAD, NF: número total de frutos, PF: peso fresco total de frutos, NR: número total de racimos, AF: área foliar total, PSR: peso seco de raíz, PSH: peso seco de hoja, PST: peso seco de tallo, PSTOT: peso seco total, CAS: consumo acumulado de solución nutritiva, EUS: eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva. DMSH: Diferencia Mínima Significativa Honesta. Medias con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

Las correlaciones de Pearson (Cuadro 4) entre pares de caracteres para la condición sin sal ($2.5 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$) con valores absolutos de 0.7 indicaron que estuvieron fuertemente asociados entre sí en forma positiva PF con el área foliar, los pesos secos de la planta y el consumo de agua, mientras que incrementos en AF correspondieron con incrementos en los pesos secos, el consumo acumulado de solución nutritiva (CAS) y la eficiencia de uso de solución nutritiva (EUS). Los pesos secos (PSH, PSR y PSTOT) estuvieron fuertemente asociados con CAS y EUS en forma positiva. Decrementos en NF correspondieron con decrementos en la mayoría de los caracteres evaluados a excepción de NR, PSR y CAS ($\alpha \leq 0.05$).

Las correlaciones lineales (Cuadro 4) entre pares de caracteres fueron menores en la condición salina ($13 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$). NR tuvo alta asociación con NF, así como CAS con PSTOT; y EUS con el peso seco de hojas. Incrementos en AF correspondieron con incrementos en los pesos secos de raíz, hoja y total ($\alpha \leq 0.05$).

Cuadro 3. Comparaciones de medias de la interacción GENxCE de cuatro genotipos de tomate expuestos a dos conductividades eléctricas. Las comparaciones se realizan entre conductividades dentro de cada genotipo.

GEN	CE (dS·m ⁻¹)	US	NF	PF (g)	NR	AF (cm ²)	PSR (g)	PSH (g)	PST (g)	PSTOT (g)	CAS	EUS
CJ83-1	2.5	63.9a	93.5a	2226A	8.1a	14267a	79.8a	117a	94.7a	291a	290a	1.0a
CJ83-1	13	64.2a	67.5a	741B	6.6a	6029b	64.0a	57.3b	59.7b	181b	170b	1.1a
%		-0.5	27.8	66	18.8	57	19.7	51.1	36.9	37	41.5	-6.1
CM15-1	2.5	62.4a	84.8a	1602A	8.5a	10152a	90.2a	87.1a	78.4a	255a	272a	0.9b
CM15-1	13	63.1a	85.5a	621b	8.7a	8356a	91.1a	68.9b	68.3b	228a	192b	1.1a
%		-1.1	-0.8	61	-2.9	17	-0.8	20.8	12.9	10	29	-24
PIMP	2.5	63.3a	517a	644a	13.3a	5623a	75.9a	41.2a	55.0a	172a	228a	0.7b
PIMP	13	64.8a	302b	296a	10.5b	6715a	87.5a	46.1a	40.5b	174a	168a	1.0a
%		-2.4	41.5	53	21.2	-19	-15.3	-11.7	26.3	-1	26	-37
SS3	2.5	59.1a	70.6a	1947a	8.0a	11849a	100a	86.7a	77.8a	265a	285a	0.9b
SS3	13	59.3a	71.3a	754b	7.5a	11454a	88.6b	76.5b	51.7b	216a	190b	1.1a
%		-0.3	-1.0	61	6.2	3	12.1	11.7	33.5	18	33	-23

GEN: genotipo, CE: conductividad eléctrica, %: porcentaje de reducción, US: unidades SPAD, NF: número total de frutos, PF: peso fresco total de frutos, NR: número total de racimos, AF: área foliar total, PSR: peso seco de raíz, PSH: peso seco de hoja, PST: peso seco de tallo, PSTOT: peso seco total, CAS: consumo acumulado de solución nutritiva, EUS: eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva. DMSH: Diferencia Mínima Significativa Honesta. Medias con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

Cuadro 4. Correlaciones lineales entre pares de caracteres evaluados en cuatro líneas silvestres de tomate en condiciones de salinidad (arriba de la diagonal) y testigo (debajo de la diagonal).

	US	NF	PF	NR	AF	PSR	PSH	PST	PSTOT	CAS	EUS
US		0.43	-0.05	0.28	-0.63**	-0.22	-0.65**	-0.02	-0.43	-0.10	-0.61*
NF	0.21		-0.49	0.73**	-0.29	0.11	-0.59*	-0.63**	-0.45	-0.21	-0.49
PF	-0.18	-0.80**		-0.57*	0.46	0.03	0.49	0.56	0.44	0.62*	-0.02
NR	0.26	0.85**	-0.86**		-0.13	0.42	-0.28	-0.48	-0.09	0.03	-0.19
AF	-0.16	-0.80**	0.89**	-0.82		0.71**	0.78**	0.14	0.78**	0.69**	0.48
PSR	-0.61*	-0.40	0.20	-0.40	0.37		0.51*	-0.03	0.74**	0.66**	0.42
PSH	-0.16	-0.81**	0.88**	-0.84	0.96**	0.27		0.44	0.90**	0.61*	0.73**
PST	-0.21	-0.75**	0.82**	-0.82	0.93**	0.33	0.98**		0.54*	0.44	0.33
PSTOT	-0.33	-0.81**	0.81**	-0.85	0.94**	0.55	0.95**	0.97**		0.78**	0.68**
CAS	-0.30	-0.68*	0.90**	-0.72	0.81**	0.42	0.77**	0.72**	0.78**		0.08
EUS	-0.26	-0.71*	0.53	-0.73	0.77**	0.50	0.82**	0.87**	0.88**	0.40	

US: unidades SPAD, NF: número total de frutos, PF: peso fresco total de frutos, NR: número total de racimos, AF: área foliar total, PSR: peso seco de raíz, PSH: peso seco de hoja, PST: peso seco de tallo, PSTOT: peso seco total, CAS: consumo acumulado de solución nutritiva, EUS: eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva. * Significativo con $\alpha \leq 0.05$, ** Significativo con $\alpha \leq 0.01$.

DISCUSIÓN

Las plantas al ser sometidas a CE altas disminuyeron significativamente el crecimiento y desarrollo general de la planta, la acumulación de materia seca (18 %), la absorción de agua (33 %) y el peso de fruto (62.4 %) (Cuadro 2), misma situación que ha ocurrido en especies de tomate silvestre (Martínez et al., 2020), tomate cultivado (Ghanem et al., 2009; Amjad et al., 2019) y arroz (Razzaq et al., 2020). Lo anterior se atribuyó al alto contenido de iones tóxicos de Na^+ y Cl^- (Munns et al., 2020; Rosca et al., 2023; Valenzuela et al., 2022).

La aplicación de NaCl a la solución nutritiva en la presente investigación con CE de $13 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ disminuyó severamente el peso de fruto (62.4 %) y el número de frutos (31.2 %) ($\alpha \leq 0.05$). Se ha observado que CE superiores a $7.6 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ reducen el rendimiento de fruto del tomate hasta 50 % (Division of Agriculture and Natural Resources, 2022), resultados similares han obtenido reducciones en el peso de fruto entre 26.03 y 55.56 % en tres genotipos de tomate cherry sometidas a 150 mM (Liu et al., 2014). En el caso de estudios en suelos salinos con CE de 2.5 a $7.5 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$, provocan en el cultivo de tomate reducciones del orden de 19.68 % en peso de fruto, 20.74 % en número de frutos y 23.07 % en rendimiento total (De Pascale et al., 2012; Islam et al., 2018). Con respecto al peso fresco de fruto nuestros resultados indicaron reducciones superiores a 50 %, porcentaje de reducción mayor a las de otras investigaciones debido a que en ellas los niveles de CE ensayos fueron de menor magnitud (De Pascale et al., 2012; Islam et al., 2018; Liu et al., 2014).

Dichas disminuciones ($\alpha \leq 0.05$) observadas fueron debidas a decrementos en la producción de frutos (31.2 %); situación atribuida a la disminución de inflorescencias y flores, aborto de flores y disminución en la fertilidad de los órganos reproductivos de la flor causado por la acumulación de Na^+ y la disminución en la producción de azúcares como lo mencionaron Ghanem et al. (2009), Gharbi et al. (2018), Martínez et al. (2012) y Romero-Aranda et al. (2021).

En nuestro estudio el contenido de clorofila no se modificó al pasar de testigo a la condición salina, a pesar de ello, se observó una tendencia (no significativa) de aumentar ligeramente la concentración de clorofila (SPAD) en la condición

salina de 0.9 % con respecto al testigo, existen estudios que demuestran incrementos en el contenido de magnesio en hojas de tomate a 50 mM de NaCl (Costan et al., 2020), esto es debido a la mayor afinidad de absorción por el ion Mg^{+} que por Na^{+} o Cl^{-} en las plantas tolerantes lo que resulta en incrementos en el contenido de clorofila (Al-Ghumaiz et al., 2017). Situación diferente reporta Derkaoui et al. (2022) donde la síntesis y el contenido de clorofila en las hojas de plantas de tomate fueron afectadas negativamente con reducciones entre 14 y 23 % a 70 mM de NaCl y entre 52 y 68 % a 200 mM de NaCl en cuatro variedades de tomate, esto sucede debido a trastornos metabólicos que resultan en la disminución de la actividad de los cloroplastos y la fotosíntesis, el aumento de la actividad de la enzima clorofilasa, la respiración y deficiencia de iones de magnesio (Taheri et al., 2020).

Nuestros resultados indicaron que someter las líneas nativas de tomate a CE de $13 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ redujeron el área foliar 22 % con respecto al testigo; otras investigaciones han indicado reducciones del orden de 67 % con $11 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ en el cultivar Raf (Sánchez et al., 2012), de 47.55 % con $4.4 \text{ dS}\cdot\text{m}^{-1}$ en una variedad de *Solanum lycopersicum* (De Pascale et al., 2012), de 43.91 % en el cultivar PKM1 con 200 mM NaCl. Dichas reducciones son estrategias morfológicas para limitar la pérdida de agua por transpiración, sin embargo, también podría ser el resultado de la toxicidad de los iones Na^{+} y Cl^{-} acumulados en las células que retardan el crecimiento celular de las hojas jóvenes (Negrão et al., 2017).

Las reducciones ($\alpha \leq 0.05$) de los pesos secos de la planta en nuestra investigación fueron entre 4 y 27 %, situación atribuida al efecto dañino de la sal sobre el tamaño de las hojas, tamaño y volumen de raíces, altura de la planta y número de hojas (Derkaoui et al., 2022), dichas reducciones son debidas a la disminución en la disponibilidad de agua del exterior y en respuesta la planta disminuye el potencial hídrico y el potencial osmótico para favorecer la absorción de agua por la raíz, sin embargo, esto no es suficiente para hacer frente al estrés, lo que compromete el crecimiento de las plantas causando disminución en el peso fresco de las plantas y, por tanto, el peso seco (Sheldon et al., 2017).

Resultados diferentes presenta Assimakopoulou et al. (2015) al evaluar la respuesta de tres cultivares y cuatro híbridos de tomate cherry a 0 y 150 mM de NaCl obtuvieron disminuciones de hasta 65.37 % en el cultivar más susceptible en el peso seco total de la planta, mientras que para los híbridos de cherry se redujo entre 52.52 y 56.52 % en comparación con el testigo. Estos resultados muestran reducciones de más del 50 %, lo que demuestra mayor susceptibilidad en las variedades cultivadas, la respuesta de las especies nativas de tomate en comparación con cultivares domesticados se debe a que existen diferencias fenotípicas (tamaño y morfología) de las hojas y demás órganos de la planta (Albaladejo et al., 2017; Chitwood et al., 2013; Muir et al., 2014), lo que les permite tener menor reducción en el área foliar y pesos secos, y por tanto mejor respuesta adaptativa ante las condiciones salinas.

La eficiencia agronómica en el uso de solución nutritiva (EUS) no fue afectada al pasar de la condición testigo a la condición salina, es decir incrementaron su eficiencia de agua, lo cual puede ser atribuido a la retención y/o adquisición de agua, la protección de las funciones de los cloroplastos y el mantenimiento del equilibrio de iones que involucran mecanismos bioquímicos, además bajo estrés osmótico, la expansión celular en las puntas de las raíces y las hojas jóvenes se reduce inmediatamente y se induce el cierre de los estomas, lo que permite menor pérdida de agua (Ludwiczak et al., 2021).

El comportamiento del genotipo PIMP (*Solanum pimpinellifolium*) en esta etapa de desarrollo presenta ventajas ante la presencia de sales, lo cual fue manifestado en la mayoría de los caracteres evaluados, como el peso de fruto, el área foliar y el peso seco de hojas, esto se atribuyó al tamaño pequeño de sus frutos (1 cm de diámetro) y hojas (4-12 x 1.5-8 cm de largo y ancho), lo que lo hace requerir de menor transporte de agua y nutrientes, resultados similares obtuvieron Han et al. (2020) quienes compararon la respuesta bajo estrés salino (NaCl 150 mM) de *Solanum pimpinellifolium* 'L03708' y el tomate cultivado *Solanum lycopersicum* 'M82' y encontraron que el peso seco de raíces y brotes, el área foliar y la superficie de raíces de 'M82' disminuyeron, mientras que los de 'L03708' no cambiaron significativamente.

Diversos autores han explicado los mecanismos involucrados en la respuesta sobresaliente de la especie silvestre *Solanum pimpinellifolium* ante las condiciones salinas, destacando los múltiples mecanismos bioquímicos involucrados como la regulación de la absorción y distribución de iones de sal, la osmorregulación y la defensa antioxidante eficiente (Han et al., 2020), la mayor acumulación de Na^+ , que podría servir como protección osmótica (Cuartero et al., 1992; Sun et al., 2010), las diferencias fenotípicas en cuanto al tamaño de los frutos y los órganos vegetativos como las hojas que exhiben diferencia en tamaño y morfología (Muir et al., 2014).

Las exigencias de variedades acorde a estos sistemas obligan al desarrollo de cultivares con características específicas por ejemplo de resistencia a enfermedades, vida de anaquel, uso eficiente de fertilizantes, calidad postcosecha, etc. Y ante el incremento del uso de suelos y agua salinas, en un futuro cercano será indispensable contar con genotipos tolerantes a esta condición. Por ello nuestro estudio de genotipos nativos de tomate en planta adulta en contraste con la mayoría de los estudios previos en la especie domesticada *Solanum lycopersicum* permite comparar cómo se comportan las especies nativas en etapas de desarrollo avanzado.

CONCLUSIÓN

Se identificó al genotipo PIMP (*Solanum pimpinellifolium*) como tolerante, el cual servirá en el mejoramiento genético de variedades comerciales. Los daños causados por la toxicidad de iones y la deficiencia de agua presentes en esta etapa de desarrollo fueron menores gracias a las características fenotípicas de las plantas como tamaño de hojas, frutos pequeños y tallos delgados.

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Luis Sánchez Galicia y al Quim. Ricardo Gaspar Hernández, por el apoyo ofrecido durante la instalación, conducción experimental y registro de datos.

LITERATURA CITADA

- Albaladejo, I., Meco, V., Plasencia, F., Flores, F.B., Bolarin, M.C., & Egea, I. (2017). Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: From leaf anatomical adaptations to molecular responses. *Environmental and Experimental Botany*, 135, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.12.003>
- Al-Ghumaiz, N.S., Abd-Elmoniem, E.M., & Motawei, M.I. (2017). Salt tolerance and K/Na ratio of some introduced forage grass species under salinity stress in irrigated areas. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 48, 1494–1502. <https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1374398>
- Almeida, J., Asís, R., Molineri, V.N., Sestari, I., Lira, B.S., Carrari, F., Peres, L.E.P., & Rossi, M. (2015). Fruits from ripening impaired, chlorophyll degraded and jasmonate insensitive tomato mutants have altered tocopherol content and composition. *Phytochemistry*, 111, 72–83. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.11.007>
- Amjad, M., Ameen, N., Murtaza, B., Imran, M., Shahid, M., Abbas, G., Naeema, M.A, & Jacobsen, S-E. (2019). Comparative physiological and biochemical evaluation of salt and nickel tolerance mechanisms in two contrasting tomato genotypes. *Physiologia Plantarum*, 168(1), 27-37. <https://doi.org/10.1111/ppl.12930>
- Assaha, D.V.M., Ueda, A., Saneoka, H., Rashid, Al-Yahyai., & Mahmoud, W. (2017). The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. *Frontiers in Physiology*, 8, 509-. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00509>
- Assimakopoulou, A., Nifakos, K., Salmas, I., & Kalogeropoulos, P. (2015). Growth, ion uptake, and yield responses of three indigenous small-sized greek tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars and four hybrids of cherry tomato under NaCl salinity stress. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 46, 2357–2377. <https://doi.org/10.1080/00103624.2015.1081924>
- Base de datos estadísticos corporativos de la Organización para la Agricultura y la Alimentación. (2022). *Tomato yields and cultivated area of tomato in the world*. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Bonarota, M-S., Kosma, D.K., & Barrios-Masias, F.H. (2022). Salt tolerance mechanisms in the *Lycopersicon* clade and their trade-offs. *AoB PLANTS*, 14(1), Article plab072. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab072>
- Buvaneshwari, S., Riotte, J., Sekhar, M., Sharma, A.K., Helliwell, R., Kumar, M.,

- Braun, J., & Ruiz, L. (2020). Potash fertilizer promotes incipient salinization in groundwater irrigated semi-arid agriculture. *Scientific Reports*, 10(3691). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60365-z>
- Chetelat, R.T., Pertuzé, R.A., Faúndez, L., Elaine, B., & Jones, C. (2009). Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. *Euphytica*, 167, 77–93. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9863-6>
- Chitwood, D.H., Kumar, R., Headland, L.R., Ranjan, A., Covington, M.F., Ichihashi, Y., Fulop, D., Jiménez-Gómez, J.M., Peng, J., Maloof, J.N., & Sinha, N.R. (2013). A quantitative genetic basis for leaf morphology in a set of precisely defined tomato introgression lines. *Plant Cell*, 25, 2465–2481. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.112391>
- Costan, A., Stamatakis, A., Chrysargyris, A., Petropoulos, S. A., & Tzortzakis, N. (2020). Interactive effects of salinity and silicon application on *Solanum lycopersicum* growth, physiology and shelf-life of fruit produced hydroponically. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 100, 732–743. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10076>
- Cuartero, J., Yeo, A.R., & Flowers, T.J. (1992). Selection of donors for salt-tolerance in tomato using physiological traits. *New Phytologist*, 121, 63-69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01093.x>
- Dasgan, H.Y., Aktas, H., Abak, K., & Cakmak, I. (2002). Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. *Plant Science*, 163(4), 695–703. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00091-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00091-2)
- De Pascale, S., Orsini, F., Caputo, R., Palermo, M.A., Barbieri, G., & Maggio, A. (2012). Seasonal and multiannual effects of salinisation on tomato yield and fruit quality. *Functional Plant Biology*, 39(8), 689-698. <https://doi.org/10.1071/FP12152>
- Derkaoui, M.K., Sahnoune, M., & Belkhodja, M. (2022). Effect of salinity on some physiological parameters in tomato. *International Journal for Research in Applied Science & Engineering Technology (IJRASET)*, 10(2), 1161-1169. <https://doi.org/10.22214/ijraset.2022.40445>
- Division of Agriculture and Natural Resources. (2022). *Crop salinity tolerance and yield function*. University of California, salinity management. https://ucanr.edu/sites/Salinity/Salinity_Management/Effect_of_soil_salinity_on_crop_growth/Crop_salinity_tolerance_and_yield_function/

- Egea, I., Estrada, Y., Flores, F. B., & Bolarin, M.C. (2022). Improving production and fruit quality of tomato under abiotic stress: Genes for the future of tomato breeding for a sustainable agriculture. *Environmental and Experimental Botany*, 204(105086). <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105086>
- El-Agha, D.E., Molle, F., Rap, E., Bialy, M., & El-Hassan, W.H. (2020). Drainage water salinity and quality across nested scales in the Nile Delta of Egypt. *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 32239–32250. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07154-y>
- Eswar, D., Karuppusamy, R., Chellamuthu, S. (2021). Drivers of soil salinity and their correlation with climate change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 50, 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2020.10.015>
- Frary, A., Göl, D., Keleş, D., Ökmen, B., Pınar, H., Şığva, H. Ö., Yemenicioğlu, A., & Doğanlar, S. (2010). Salt tolerance in *Solanum pennellii* antioxidant response and related QTL. *BMC Plant Biology*, 10, Article 58. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-58>
- Gerona, M.E.B., Deocampo, M.P., Egdane, J.A., Abdelbagi, M., Ismail, M., & Dionisio-Sese, L. (2019). Physiological responses of contrasting rice genotypes to salt stress at reproductive stage. *Rice Science*, 26, 207–219. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2019.05.001>
- Ghanem, M.E., van Elteren, J., Albacete, A., Quinet, A.M., Martínez-Andújar, C., Kinet, J.-M., Pérez-Alfocea, F., & Lutts, S. (2009). Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biology*, 36(2), 125–136. <https://doi.org/10.1071/FP08256>
- Ghani, M.A., Abbas, M.M., Amjad, M., Ziaf, K., Ali, B., Shaheen, T., Awan, F.S., & Khan, A.N. (2020). Production and characterization of tomato derived from interspecific hybridization between cultivated tomato and its wild relatives. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 95, 506–520. <https://doi.org/10.1080/14620316.2019.1689182>
- Gharbi, E., Lutts, S., Dailly, H., & Quinet, M. (2018). Comparison between the impacts of two different modes of salicylic acid application on tomato (*Solanum lycopersicum*) responses to salinity. *Plant Signaling & Behavior*, 13(5), Article e1469361. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1469361>
- Gharbi, E., Martínez, J.-P., Benahmed, H., Hichri, I., Dobrev, P., Motyka, V., Quinet, M., & Lutts, S. (2017). Phytohormone profiling in relation to osmotic adjustment in NaCl-treated plants of the halophyte tomato wild relative species *Solanum chilense* comparatively to the cultivated glycophyte

- Solanum lycopersicum*. *Plant Science*, 258, 77–89. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.02.006>
- Han, W., Jia, J., Hu, Y., Liu, J., Guo, J., Shi, Y., Huo, H., & Gong, H. (2020). Maintenance of root water uptake contributes to salt-tolerance of a wild tomato species under salt stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 67(2), 205–217. <https://doi.org/10.1080/03650340.2020.1720911>
- Hassani, A., Azapagic, A., & Shokri, N. (2021). Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century. *Nature Communications*, 12, Article 6663. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26907-3>
- Hibbins, M.S., & Hahn, M.W. (2021). The effects of introgression across thousands of quantitative traits revealed by gene expression in wild tomatoes. *PLOS Genetics*, 17(11), 1-20. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009892>
- Hoyt, E. (1992). *Conservando los parientes silvestres de las plantas cultivadas*. Addison-Wesley Iberoamericana. https://www.researchgate.net/publication/323538563_Conservando_los_Parientes_Silvestres_de_las_Plantas_Cultivadas
- Islam, M.Z., Mele, M.A., Choi, K-Y., & Kang, H.M. (2018). Nutrient and salinity concentrations effects on quality and storability of cherry tomato fruits grown by hydroponic system. *Bragantia*, 77, 385–393. <https://doi.org/1678-4499.2017185>
- Kabaş, A., & Celik, I. (2021). Development of biotic stress resistant F1 interspecific hybrid rootstock derived from *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites*. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 20, 107–118. <https://doi.org/10.24326/asphc.2021.5.10>
- Knapp, S., & Peralta, I.E. (2016). The tomato (*Solanum lycopersicum* L., *Solanaceae*) and its botanical relatives. In: M. Causse, J. Giovannoni, M. Bouzayen, M. Zouine (Eds.). *The tomato genome* (pp. 7–21). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-53389-5_2
- Li, J., Liu, L., Bai, Y., Zhang, P., Finkers, R., Du, Y., Visser, r., & van Heusden, A.W. (2011). Seedling salt tolerance in tomato. *Euphytica*, 178, 403–414. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0321-x>
- Liu, F.Y., Li, K.T., & Yang, W.J. (2014). Differential responses to short-term salinity stress of heat-tolerant cherry tomato cultivars grown at high temperatures. *Hortic. Environmental Biotechnology*, 55, 79–90. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0127-1>

- López-Méndez, A.G., Rodríguez-Pérez, J.E., Mascorro-Gallardo, J.O., Sahagún-Castellanos, J., & Lobato-Ortiz, R. (2024). Sodium chloride tolerance during germination and seedling stages of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) lines native to Mexico. *Horticulturae*, 10, 466. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10050466>
- Ludwiczak, A., Osiak, M., Cárdenas-Pérez, S., Lubińska-Mielińska, S., & Piernik, A. (2021). Osmotic stress or ionic composition: Which affects the early growth of crop species more? *Agronomy*, 11, 435. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030435>
- Ma, X., Su, Z., & Ma, H. (2020). Molecular genetic analyses of abiotic stress responses during plant reproductive development. *Journal of Experimental Botany*, 71, 2870–2885. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa089>
- Mansour, M.M.F., & Hassan, F.A.S. (2022). How salt stress-responsive proteins regulate plant adaptation to saline conditions. *Plant Molecular Biology*, 108(3), 175-224. <https://doi.org/10.1007/s11103-021-01232-x>
- Martínez, J.P., Fuentes, R., Farías, K., Lizana, C., Alfaro, J.F., Fuentes, L., Calabrese, N., Bigot, S., Quinet, M., & Lutts, S. (2020). Effects of salt stress on fruit antioxidant capacity of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Agronomy*, 10, 1–17. <https://doi.org/10.3390/agronomy10101481>
- Martínez, J-P., Antúnez, A., Pertuzé, R., Acosta, M., Palma, X., Fuentes, L., Ayala A., Araya, H., & Lutts, S. (2012). Effects of saline water on water status, yield and fruit quality of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Experimental Agriculture*, 48, 573–586. <https://doi.org/10.1017/S001447971200066X>
- Muir, C.D., Hangarter, R.P., Moyle, L.C., & Davis, P.A. (2014). Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; *Solanaceae*). *Plant, Cell & Environment*, 37, 1415–1426. <https://doi.org/10.1111/pce.12245>
- Munns, R., Day, D.A., Fricke, W., Michelle, W., Borjana, A., Bronwyn, J., Bose, J., Byrt, S.C., Chen, Z-H., Foster, K.J., Gilliam, M., Henderson, S.W., Jenkins, C., Kronzucker, H.J., Miklavcic, S.J., Plett, D., Roy, S.J., Shabala, S., Shelden, M.C., Soole, K.L., Taylor, N.L., Tester, M., Wege, S., Wegner, L.H., & Tyerman, S. (2020). Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225, 1072–1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>
- Munns, R., James, R.A., Gilliam, M., Flowers, T.J., & Colmer, T.D. (2016). Tissue tolerance: an essential but elusive trait for salt-tolerant crops. *Functional Plant Biology*, 43(1103). <https://doi.org/10.1071/FP16187>.

- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Negacz, K., Malek, Ž., de Vos, A., & Vellinga, P. (2022). Saline soils worldwide: Identifying the most promising areas for saline agriculture. *Journal of Arid Environments*, 203, Article 104775. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104775>
- Negrão, S., Schmockel, S.M., & Tester M. (2017). Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119, 1–11. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw191>
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (2015). *World reference base for soil resources: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. <https://openknowledge.fao.org/home>
- Pailles, Y., Awlia, M., Julkowska, M., Passone, L., Zemmouri, K., Negrão, S., Schmockel, S.M., & Tester, M. (2020). Diverse traits contribute to salinity tolerance of wild tomato seedlings from the Galapagos Islands. *Plant Physiology*, 182, 534–546. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00700>
- Peralta, I.E., Spooner, D.M., & Knapp, S. (2008). Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; *Solanaceae*). *Systematic Botany Monographs*, 84, 1–186. <https://doi.org/10.2307/25027972>
- Ramírez-Ojeda, G., Peralta, I.E., Rodríguez-Guzmán, E., Chávez-Servia, J.L., Sahagún-Castellanos, J., & Rodríguez-Pérez, J.E. (2021). Climatic diversity and ecological descriptors of wild tomato species (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) and close related species (*Solanum* sect. *Juglandifolia* y sect. *Lycopersoides*) in Latin America. *Plants*, 10, 855. <https://doi.org/10.3390/plants10050855>
- Ramírez-Ojeda, G., Rodríguez-Pérez, J.E., Rodríguez-Guzmán, E., Sahagún-Castellanos, J., Chávez-Servia, J.L., Peralta, I.E., & Barrera-Guzmán, L.A. (2022). Distribution and climatic adaptation of wild tomato populations (*Solanum lycopersicum* L.) in Mexico. *Plants*, 11(1595), 1-13. <https://doi.org/10.3390/plants11152007>
- Rawat, N., Wungrampha, S., Singla-Pareek, S.L., Yu, M., & Shabala, S. (2022). Rewilding staple crops for the lost halophytism: Toward sustainability and profitability of agricultural production systems. *Molecular Plant*, 15, 45–64. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.12.003>

- Razzaq, A., Ali, A., Safdar, L.B., Rui, Y., Shakeel, A., Shaukat, A., Ashraf, M., Gong, W., & Yuan, Y. (2020). Salt stress induces physiochemical alterations in rice grain composition and quality. *Journal of Food Science*, 85, 14–20. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.14983>
- Romero-Aranda, M.R., Espinosa, J., González-Fernández, P., Jaime-Fernández, E., Traverso, J.A., Asins, M.J., & Belver, A. (2021). Role of Na⁺ transporters HKT1;1 and HKT1;2 in tomato salt tolerance. I. Function loss of *cheesmaniae* alleles in roots and aerial parts. *Plant Physiology and Biochemistry*, 168, 282–293. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.10.018>
- Roşca, M., Mihalache, G., & Stoleru, V. (2023). Tomato responses to salinity stress: From morphological traits to genetic changes. *Frontiers in Plant Science*, 14, Article 1118383. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1118383>
- Rothan, C., Diouf, I., & Causse, M. (2019). Trait discovery and editing in tomato. *The Plant Journal*, 97, 73–90. <https://doi.org/10.1111/tpj.14152>
- Sánchez, A., Membrives, J., Valenzuela, J. L., & Guzmán, M. (2012). Effects of saline stress and Ca²⁺/K⁺ interaction on biomass and mineral contents of tomato. *Acta Horticulturae*, (932), 345–350. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.932.50>
- Sheldon, A.R., Dalal, R.C., Kirchhof, G., Kopittke, P.M., & Menzies, N.W. (2017). The effect of salinity on plant-available water. *Plant Soil*, 418, 477–491. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3309-7>
- Sun, W., Xu, X., Zhu, H., Liu, A., Liu, L., Li, J., & Hua, X. (2010). Comparative transcriptomic profiling of a salt-tolerant wild tomato species and a salt-sensitive tomato cultivar. *Plant Cell Physiology*, 51, 997–1006. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq056>
- Taheri, S., Sar, S.S., Masoudian, N., Ebadi, M., & Roudi, B. (2020). Molecular and biochemical protective roles of sodium nitroprusside in tomato (*Lycopersicon esculentum* mill.) under salt stress. *Iranian Journal of Plant Physiology*, 11, 3465–3472. <https://doi.org/10.30495/ijpp.2020.677270>
- The 100 Tomato Genome Sequencing Consortium, Aflitos S, Schijlen E, et al. (2014). Exploring genetic variation in the tomato (*Solanum* section *Lycopersicon*) clade by whole-genome sequencing. *The Plant Journal*, 80, 136–148. <https://doi.org/10.1111/tpj.12616>
- Valenzuela, F.J., Reineke, D., Leventini, D., Chen, C., Barrett-Lennard, E.G., Colmer, T.D., Dodd, I.C., Shabala, S., Brown, P., & Bazihizina, N. (2022). Plant responses to heterogeneous salinity: agronomic relevance and research priorities. *Annals of Botany*, 129, 499–518.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcac022>

- Van Deynze, A., Stoffel, K., Buell, C.R., Alexander, Kozik., Liu, j., van der Knaap, E., & Francis, D. (2007). Diversity in conserved genes in tomato. *BMC Genomics*, 8, Article 465. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-8-465>
- Venkataraman, G., Shabala, S., Véry, A-A., Hariharan, G.N., Somasundaram, S., Pulipati, S., Sellamuthu, G., Hari Krishnan, M., Kumari, K., Shabala, L., Zhou, M., & Chen, Z-H. (2021). To exclude or to accumulate? Revealing the role of the sodium HKT1;5 transporters in plant adaptive responses to varying soil salinity. *Plant Physiology and Biochemistry*, 169, 333–342. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.11.030>
- Villalta, I., Reina-Sánchez, A., Bolarín, M.C., Cuartero, J., Belver, A., Venema, K., Carbonell, E.A & Asins, M.J. (2008). Genetic analysis of Na⁺ and K⁺ concentrations in leaf and stem as physiological components of salt tolerance in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 116, 869–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0720-8>
- Wang, Z., Hong, Y., Zhu, G., Yumei, Li., Niu, Q., Yao, J., Hua, K., Bai, J., Zhu, Y., Shi, H., Huang, S., & Zhu, G-K. (2020). Loss of salt tolerance during tomato domestication conferred by variation in a Na⁺/K⁺ transporter. *The EMBO Journal*, 39, article e103256. <https://doi.org/10.15252/embj.2019103256>
- Zaki, H.E.M., & Yokoi, S. (2016). A comparative *in vitro* study of salt tolerance in cultivated tomato and related wild species. *Plant Biotechnology*, 33, 361–372. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.16.1006a>
- Zhang, S., Yu, H., Wang, K., Zheng, Z., Liu, L., Xu, M., Jiao, Z., Li, R., Liu, X., Li, J., & Cui, X. (2018). Detection of major loci associated with the variation of 18 important agronomic traits between *Solanum pimpinellifolium* and cultivated tomatoes. *The Plant Journal*, 95, 312–323. <https://doi.org/10.1111/tpj.13952>

DISCUSIÓN GENERAL

En la etapa de germinación el análisis de varianza (Cuadro 1) mostró diferencias entre los tratamientos, y las comparaciones de medias (cuadro 2) indicaron altos porcentajes de reducción ($\alpha \leq 0.05$) sobre todos los caracteres evaluados siendo la velocidad de germinación y la longitud del tallo los más afectados, lo cual es atribuido a un desequilibrio iónico y toxicidad por parte del NaCl y la inhibición en la absorción de agua causada por el estrés osmótico y sequía (Amjad et al., 2019; Assimakopoulou et al., 2015; Derkaoui et al., 2022; Florido-Bacallao & Bao-Fundora, 2014; Gharbi et al., 2018; Guo et al., 2022; Maeda et al., 2020; Martínez et al., 2020; Munns et al., 2020; Razzaq et al., 2020; Taheri et al., 2020; Romero-Aranda et al., 2021; Rosca et al., 2023; Valenzuela et al., 2022). Li et al. (2020) consideran el porcentaje de germinación, el índice de germinación y la velocidad de germinación de las semillas como la base para determinar la tolerancia de las plantas a la sal durante esta etapa.

Las plántulas al ser sometidas a concentraciones altas de NaCl (175 mM) disminuyeron significativamente el crecimiento, la longitud del tallo y la raíz, el peso seco de la parte aérea y la raíz, área foliar y contenido de clorofila misma situación que han reportado Bogoutdinova et al. (2023), Saeed et al. (2010), Sánchez et al. (2012) y Sanjuan-Lara et al. (2015).

Los cuadros de comparaciones de media en etapa adulta mostraron reducciones ($\alpha \leq 0.05$) menores a 31 %, debido al efecto dañino de la sal sobre el desarrollo general de la planta como reducción en el tamaño de las hojas, disminución de la altura de la planta y disminución en el número de hojas, resultados similares que Derkaoui et al. (2022) han indicado en su investigación. PF fue el carácter más afectado por la salinidad esto es debido a la disminución en el número y peso de fruto derivado de decrementos en la producción de inflorescencias y flores, aborto de flores y disminución en la fertilidad de los órganos reproductivos de la flor causado por la acumulación de Na^+ (Ghanem et al., 2009; Martínez et al., 2012; Romero-Aranda et al., 2021).

Diferencias genotípicas y fenotípicas indican que *S. pimpinellifolium* en contraste con las líneas nativas de *S. lycopersicum* presento menores efectos

causados por el estrés salino en la etapa de planta adulta como el tamaño de los frutos y órganos vegetativos, siendo las hojas las que presentan las mayores diferencias en tamaño y morfología, se ha demostrado que esta divergencia fenotípica es un factor importante que determina la capacidad para prosperar en ambientes extremos (Zhao et al., 2021); además de diversas estrategias para tolerar la salinidad como reducir el área foliar de las hojas para limitar la pérdida de agua por transpiración (Negrão et al., 2017), los hábitos de crecimiento y las familias de genes que estén involucrados en la tolerancia, así como los múltiples mecanismos bioquímicos como mayor acumulación de Na^+ , que podría servir como protección osmótica (Ali et al., 2021; Casierra-Posada et al., 2013; Cuartero et al., 1992; Han et al., 2020; Muir et al., 2014), también el mayor grosor y la pubescencia de las hojas podría explicar su capacidad para evitar la pérdida de agua en condiciones de estrés salino, ya que el aumento del grosor de la hoja se asocia con la succulencia, lo que puede prevenir la deshidratación celular al amortiguar la corriente transpiracional (Ogburn & Edwards, 2010).

En germinación y plántula las comparaciones de media de Tukey mostraron altos porcentajes de reducción en los caracteres evaluados en comparación con la etapa de planta adulta, esto indica la mayor sensibilidad de ambas etapas ante condiciones de estrés salino (Wafa'a et al., 2010), lo cual se debe a la acumulación excesiva de sodio en las células lo que provoca desórdenes fisiológicos y genéticos involucrados en la respuesta ante la sal (Rosca et al., 2023), mientras que en la etapa de planta adulta existe mayor respuesta favorable ante el estrés salino lo cual se atribuyó a las características morfológicas de las hojas, tallo y raíz en esta etapa, como lo mencionaron Ogburn y Edwards (2010) y Zhao et al. (2021).

Se ha demostrado que la mayor sensibilidad a la sal en los diferentes órganos de la planta es una respuesta genotípica particular, debido a que los efectos de la sal sobre la morfología de los órganos ocurren en todas las etapas de desarrollo y afecta negativamente el tamaño, crecimiento, peso fresco, peso seco y el desarrollo reproductivo (Ludwiczak et al., 2021; Rosca et al., 2023). Mientras que, la respuesta a la salinidad depende principalmente del genotipo

del tomate (Zaki & Yokoi, 2016) y de las familias de genes que estén involucrados en la tolerancia a sales (Ali et al., 2021).

CONCLUSIÓN GENERAL

Los resultados de este estudio sugieren que los efectos de la salinidad como el daño causado por la toxicidad y la deficiencia de agua difieren dependiendo del cultivar, morfología de las plantas, respuestas fisiológicas, genotipo, órgano afectado y etapa de desarrollo; siendo la etapa de germinación y plántula las más susceptibles al estrés salino, mientras que la tolerancia está asociada a diversos mecanismos como ajuste osmótico, producción de antioxidantes, equilibrio iónico y expresión de genes específicos, involucrados en procesos metabólicos.

Los genotipos tolerantes evaluados y caracterizados permitirá: identificar genotipos tolerantes a la sal con uso potencial en la agricultura y asegurar su protección como recurso genético, restaurar ecosistemas degradados por la salinidad mediante la reintroducción de dichas especies tolerantes y mejorar variedades comerciales y especies susceptibles.

LITERATURA GENERAL CITADA

- Abdelgawad, K.F., El-Mogy, M.M., Mohamed, M.I.A., Garchery, C., & Stevens, R.G. (2019). Increasing ascorbic acid content and salinity tolerance of cherry tomato plants by suppressed expression of the ascorbate oxidase gene. *Agronomy*, 9, 51. <https://doi.org/10.3390/agronomy9020051>
- Albaladejo, I., Meco, V., Plasencia, F., Flores, F.B., Bolarin, M.C., & Egea, I. (2017). Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: From leaf anatomical adaptations to molecular responses. *Environmental and Experimental Botany*, 135, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.12.003>
- Alfocea, F.P., Estan, M.T., Caro, M., & Bolarín, M.C. (1993). Response of tomato cultivars to salinity. *Plant Soil*, 150, 203–211. <https://doi.org/10.1007/BF00013017>
- Ali, A.A.M., Romdhane, W.B., Tarroum, M., Al-Dakhil, M., Al-Doss, A., Alsadon, A. A., & Hassairi, A. (2021). Analysis of salinity tolerance in tomato introgression lines based on morpho-physiological and molecular traits. *Plants*, 10, Article 2594. <https://doi.org/10.3390/plants10122594>

- Amjad, M., Ameen, N., Murtaza, B., Imran, M., Shahid, M., Abbas, G., Naeema, M.A., & Jacobsen, S-E. (2019). Comparative physiological and biochemical evaluation of salt and nickel tolerance mechanisms in two contrasting tomato genotypes. *Physiologia Plantarum*, 168(1), 27-37. <https://doi.org/10.1111/ppl.12930>
- Assimakopoulou, A., Nifakos, K., Salmas, I., & Kalogeropoulos, P. (2015). Growth, ion uptake, and yield responses of three indigenous small-sized greek tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) cultivars and four hybrids of cherry tomato under NaCl salinity stress. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 46, 2357–2377. <https://doi.org/10.1080/00103624.2015.1081924>
- Base de datos estadísticos corporativos de la Organización para la Agricultura y la Alimentación. (2022). *Tomato yields and cultivated area of tomato in the world*. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Bogoutdinova, L.R., Baranova, E.N., Kononenko, N.V., Chaban, I.A., Konovalova, L.N., Gulevich, A.A., Lazareva, E.M., & Khaliluev, M.R. (2023). Characteristics of root cells during *in vitro* rhizogenesis under action of NaCl in two tomato genotypes differing in salt tolerance. *International Journal of Plant Biology*, 14, 104–119. <https://doi.org/10.3390/ijpb14010010>
- Bonarota, M-S., Kosma, D.K., & Barrios-Masias, F.H. (2022). Salt tolerance mechanisms in the *Lycopersicon* clade and their trade-offs. *AoB PLANTS*, 14(1), Article plab072. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab072>
- Casierra-Posada, F., Arias-Aguirre, J.A., & Pachón-Orinoquia C.A. (2013). Efecto de la salinidad por NaCl en híbridos de tomate (*Lycopersicon esculentum* M.). *Orinoquia*, 17, 23-29.
- Chetelat, R.T., Pertuzé, R.A., Faúndez, L., Elaine, B., & Jones, C. (2009). Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. *Euphytica*, 167, 77–93. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9863-6>
- Cuartero, J., Yeo, A.R., & Flowers, T.J. (1992). Selection of donors for salt-tolerance in tomato using physiological traits. *New Phytologist*, 121, 63-69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01093.x>
- Dasgan, H.Y., Aktas, H., Abak, K., & Cakmak, I. (2002). Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. *Plant Science*, 163(4), 695–703. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00091-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00091-2)

- Derkaoui, M.K., Sahnoune, M., & Belkhodja, M. (2022). Effect of salinity on some physiological parameters in tomato. *International Journal for Research in Applied Science & Engineering Technology (IJRASET)*, 10(2), 1161-1169. <https://doi.org/10.22214/ijraset.2022.40445>
- Egea, I., Estrada, Y., Flores, F. B., & Bolarin, M.C. (2022). Improving production and fruit quality of tomato under abiotic stress: Genes for the future of tomato breeding for a sustainable agriculture. *Environmental and Experimental Botany*, 204(105086). <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105086>
- Estañ, M.T., Martinez-Rodriguez, M.M., Perez-Alfocea, F., Flowers, T.J., Bolarin, M.C. (2005). Grafting raises the salt tolerance of tomato through limiting the transport of sodium and chloride to the shoot. *Journal of Experimental Botany*, 56(412), 703–712. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri027>
- Florido-Bacallao, M. & Bao-Fundora, L. (2014). Tolerancia a estrés por déficit hídrico en tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Cultivos Tropicales*, 35(3), 70-88.
- Gerona, M.E.B., Deocampo, M.P., Egdane, J.A., Abdelbagi, M., Ismail, M., & Dionisio-Sese, L. (2019). Physiological responses of contrasting rice genotypes to salt stress at reproductive stage. *Rice Science*, 26, 207–219. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2019.05.001>
- Ghanem, M.E., van Elteren, J., Albacete, A., Quinet, A.M., Martínez-Andújar, C., Kinet, J.-M., Pérez-Alfocea, F., & Lutts, S. (2009). Impact of salinity on early reproductive physiology of tomato (*Solanum lycopersicum*) in relation to a heterogeneous distribution of toxic ions in flower organs. *Functional Plant Biology*, 36(2), 125-136. <https://doi.org/10.1071/FP08256>
- Ghani, M.A., Abbas, M.M., Amjad, M., Ziaf, K., Ali, B., Shaheen, T., Awan, F.S., & Khan, A.N. (2020). Production and characterization of tomato derived from interspecific hybridization between cultivated tomato and its wild relatives. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 95, 506–520. <https://doi.org/10.1080/14620316.2019.1689182>
- Gharbi, E., Lutts, S., Dailly, H., & Quinet, M. (2018). Comparison between the impacts of two different modes of salicylic acid application on tomato (*Solanum lycopersicum*) responses to salinity. *Plant Signaling & Behavior*, 13(5). <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1469361>
- Guo, M., Wang, X.S., Guo, H.D., Bai, S.Y., Khan, A., Wang, X.M., Gao, Y.M., Li, J.S. (2022). Tomato salt tolerance mechanisms and their potential applications for fighting salinity: A review. *Frontiers in Plant Science*, 13(949541), 1-26. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.949541>

- Han, W., Jia, J., Hu, Y., Liu, J., Guo, J., Shi, Y., Huo, H., & Gong, H. (2020). Maintenance of root water uptake contributes to salt-tolerance of a wild tomato species under salt stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 67(2), 205–217. <https://doi.org/10.1080/03650340.2020.1720911>
- Hibbins, M.S., & Hahn, M.W. (2021). The effects of introgression across thousands of quantitative traits revealed by gene expression in wild tomatoes. *PLOS Genetics*, 17(11), 1-20. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009892>
- Kabaş, A., & Celik, I. (2021). Development of biotic stress resistant F1 interspecific hybrid rootstock derived from *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites*. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 20, 107–118. <https://doi.org/10.24326/asphc.2021.5.10>
- Khan, T.A., Saleem, M., & Fariduddin, Q. (2022). Melatonin influences stomatal behavior, root morphology, cell viability, photosynthetic responses, fruit yield, and fruit quality of tomato plants exposed to salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(4), 1-25. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10713-2>
- Knapp, S., & Peralta, I.E. (2016). The tomato (*Solanum lycopersicum* L., *Solanaceae*) and its botanical relatives. In: M. Causse, J. Giovannoni, M. Bouzayen, M. Zouine (Eds.). *The tomato genome* (pp. 7–21). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-53389-5_2
- Kukurba, K.R. & Montgomery, S.B. (2015). RNA sequencing and analysis. *Cold Spring Harbor Protocols*, 11, 951-969. <https://doi.org/10.1101/pdb.top084970>
- Li, H., Zhu, Y., Hu, Y., Han, W., & Gong, H. (2015). Beneficial effects of silicon in alleviating salinity stress of tomato seedlings grown under sand culture. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(4). <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1818-7>
- Li, W., Zhang, H., Zeng, Y., Xiang, L., Lei Z., Huang, Q., Li, T., Shen, F., Cheng, Q. (2020). A Salt Tolerance Evaluation Method for Sunflower (*Helianthus annuus* L.) at the Seed Germination Stage. *Scientific Reports*, 10, 10626. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67210-3>
- Liu, F.Y., Li, K.T., & Yang, W.J. (2014). Differential responses to short-term salinity stress of heat-tolerant cherry tomato cultivars grown at high temperatures. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 55, 79–90. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0127-1>
- Ludwiczak, A., Osiak, M., Cárdenas-Pérez, S., Lubińska-Mielińska, S., & Piernik, A. (2021). Osmotic stress or ionic composition: Which affects the early growth of crop species more? *Agronomy*, 11, 435.

<https://doi.org/10.3390/agronomy11030435>

- Ma, X., Su, Z., & Ma, H. (2020). Molecular genetic analyses of abiotic stress responses during plant reproductive development. *Journal of Experimental Botany*, 71, 2870–2885. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa089>
- Maeda, K., Johkan, M., Tsukagoshi, S., & Maruo, T. (2020). Effect of salinity on photosynthesis and distribution of photosynthates in the Japanese tomato 'CF momotaro york' and the Dutch tomato 'Endeavour' with low node-order pinching and a highdensity planting system. *The Horticulture Journal*, 89, 454–459. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-167>
- Mansour, M.M.F., & Hassan, F.A.S. (2022). How salt stress-responsive proteins regulate plant adaptation to saline conditions. *Plant Molecular Biology*, 108(3), 175-224. <https://doi.org/10.1007/s11103-021-01232-x>
- Marín-Montes, I.M., Rodríguez-Pérez, J.E., Sahagún-Castellanos, J., Hernández-Ibáñez, L., & Velasco-García, A.M. (2016). Morphological and molecular variation in 55 native tomato collections from Mexico. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 22(2), 117-131. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.03.008>
- Martínez, J.P., Antúnez, A., Araya, H., Pertuzé, R., Fuentes, L., Lizana, X. C., Lutts, S. (2014). Salt stress differently affects growth, water status and antioxidant enzyme activities in *Solanum lycopersicum* and its wild relative *Solanum chilense*. *Australian Journal of Botany*, 62, 359–368. <https://doi.org/10.1071/BT14102>
- Martínez, J-P., Antúnez, A., Pertuzé, R., Acosta, M., Palma, X., Fuentes, L., Ayala A., Araya, H., & Lutts, S. (2012). Effects of saline water on water status, yield and fruit quality of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Experimental Agriculture*, 48, 573–586. <https://doi.org/10.1017/S001447971200066X>
- Martínez, J.P., Fuentes, R., Farías, K., Lizana, C., Alfaro, J.F., Fuentes, L., Calabrese, N., Bigot, S., Quinet, M., & Lutts, S. (2020). Effects of salt stress on fruit antioxidant capacity of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes. *Agronomy*, 10, 1–17. <https://doi.org/10.3390/agronomy10101481>
- Muir, C.D., Hangarter, R.P., Moyle, L.C., & Davis, P.A. (2014). Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; *Solanaceae*). *Plant, Cell & Environment*, 37, 1415–1426. <https://doi.org/10.1111/pce.12245>
- Munns, R., Day, D.A., Fricke, W., Michelle, W., Borjana, A., Bronwyn, J., Bose,

- J., Byrt, S.C., Chen, Z-H., Foster, K.J., Gilliam, M., Henderson, S.W., Jenkins, C., Kronzucker, H.J., Miklavcic, S.J., Plett, D., Roy, S.J., Shabala, S., Shelden, M.C., Soole, K.L., Taylor, N.L., Tester, M., Wege, S., Wegner, L.H., & Tyerman, S. (2020). Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225, 1072–1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Negacz, K., Malek, Ž., de Vos, A., & Vellinga, P. (2022). Saline soils worldwide: Identifying the most promising areas for saline agriculture. *Journal of Arid Environments*, 203(104775). <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104775>
- Negrão, S., Schmockel, S.M., & Tester M. (2017). Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119, 1–11. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw191>
- Ogburn, R.M., & Edwards, E.J. (2010). The ecological water-use strategies of succulent plants. In: Kader, J.C., Delseny, M. (Eds.), *Advances in Botanical Research* (pp. 180–253), Elsevier.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. (2021). *Global Map of Salt Affected Soils Version 1.0*. <https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/global-map-of-salt-affected-soils/en/>
- Pailles, Y., Awlia, M., Julkowska, M., Passone, L., Zemmouri, K., Negrão, S., Schmöckel, S.M., & Tester, M. (2020). Diverse traits contribute to salinity tolerance of wild tomato seedlings from the Galapagos Islands. *Plant Physiology*, 182, 534–546. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00700>
- Peleg, Z., Apse, M.P., & Blumwald, E. (2021). Engineering salinity and water-stress tolerance in crop plants: getting closer to the field. *Advances in Botanical Research*, 57, 407–443. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00012-6>
- Peralta, I.E., Spooner, D.M., & Knapp, S. (2008). Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; *Solanaceae*). *Systematic Botany Monographs*, 84, 1–186. <https://doi.org/10.2307/25027972>
- Ramírez-Ojeda, G., Rodríguez-Pérez, J.E., Rodríguez-Guzmán, E., Sahagún-Castellanos, J., Chávez-Servia, J.L., Peralta, I.E., & Barrera-Guzmán, L.A. (2022). Distribution and climatic adaptation of wild tomato populations (*Solanum lycopersicum* L.) in Mexico. *Plants (Basel)*, 11(1595), 1–13.

<https://doi.org/10.3390/plants11152007>

- Rawat, N., Wungrampha, S., Singla-Pareek, S.L., Yu, M., & Shabala, S. (2022). Rewilding staple crops for the lost halophytism: Toward sustainability and profitability of agricultural production systems. *Molecular Plant*, 15, 45–64. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.12.003>
- Razzaq, A., Ali, A., Safdar, L.B., Rui, Y., Shakeel, A., Shaukat, A., Ashraf, M., Gong, W., & Yuan, Y. (2020). Salt stress induces physiochemical alterations in rice grain composition and quality. *Journal of Food Science*, 85, 14–20. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.14983>
- Rodríguez-Guzmán, E., Vargas-Canela, D., de Sánchez-González, J.J., Lépiz-Idelfonso, R., Rodríguez-Contreras, A., Ruiz-Corral, J.A., Puente-Ovalle, P., & Miranda-Medrano, R. (2009). Etnobotánica de *Solanum* var *cerasiforme* en el occidente de México. *Naturaleza y Desarrollo*, 7(2), 45–57.
- Romero-Aranda, M.R., Espinosa, J., González-Fernández, P., Jaime-Fernández, E., Traverso, J.A., Asins, M.J., & Belver, A. (2021). Role of Na⁺ transporters HKT1;1 and HKT1;2 in tomato salt tolerance. I. Function loss of *cheesmaniae* alleles in roots and aerial parts. *Plant Physiology and Biochemistry*, 168, 282–293. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.10.018>
- Roşca, M., Mihalache, G., & Stoleru, V. (2023). Tomato responses to salinity stress: From morphological traits to genetic changes. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1118383>
- Rothan, C., Diouf, I., & Causse, M. (2019). Trait discovery and editing in tomato. *The Plant Journal*, 97, 73–90. <https://doi.org/10.1111/tpj.14152>
- Ruiz-Espinoza, F.H., Villalpando-Gutiérrez, R.L., Murillo-Amador, B., Beltrán-Morales, F.A., & Hernández-Montiel, L.G. (2014). Respuesta diferencial a la salinidad de genotipos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en primeras etapas fenológicas. *Terra latinoamericana*, 32(4), 311-323.
- Saeed, A., Shahid, M.Q., Anjum, S.A., Khan, A.A., Shakeel, A., Saleem, M.F., & Saeed, N. (2010). Genetic analysis of NaCl tolerance in tomato. *Genetics and Molecular Research*, 10, 1754–1776. <https://doi.org/10.4238/vol10-3gmr1198>
- Sánchez, A., Membrives, J., Valenzuela, J. L., & Guzmán, M. (2012). Effects of saline stress and Ca²⁺/K⁺ interaction on biomass and mineral contents of tomato. *Acta Horticulturae*, 932, 345–350. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.932.50>
- Sanjuan-Lara, F., Ramírez-Vallejo, P., Sánchez-García, P., Sandoval-Villa, M.,

- Livera-Muñoz. M., Carrillo-Rodríguez, J.C., & Perales-Segovia, C. (2015). Tolerancia de líneas nativas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a la salinidad con NaCl. *Interciencia*, 40(10), 704-709.
- Sant'Ana, D.V.P., & Lefsrud, M. (2018). Tomato proteomics: Tomato as a model for crop proteomics. *Scientia Horticulturae*, 239, 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.05.041>
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2021). *Mapa Agrícola de afectación por salinidad en México*. <https://www.gob.mx/agricultura/acciones-y-programas/mapa-agricola-de-afectacion-por-salinidad-en-mexico>
- Sun, W., Xu, X., Zhu, H., Liu, A., Liu, L., Li, J., & Hua, X. (2010). Comparative transcriptomic profiling of a salt-tolerant wild tomato species and a salt-sensitive tomato cultivar. *Plant Cell Physiology*, 51, 997–1006. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq056>
- Taheri, S., Sar, S.S., Masoudian, N., Ebadi, M., & Roudi, B. (2020). Molecular and biochemical protective roles of sodium nitroprusside in tomato (*Lycopersicon esculentum* mill.) under salt stress. *Iranian Journal of Plant Physiology*, 11, 3465–3472. <https://doi.org/10.30495/ijpp.2020.677270>
- The 100 Tomato Genome Sequencing Consortium, Aflitos S, Schijlen E, et al. (2014). Exploring genetic variation in the tomato (*Solanum* section *Lycopersicon*) clade by whole-genome sequencing. *The Plant Journal*, 80, 136–148. <https://doi.org/10.1111/tpj.12616>
- Valenzuela, F.J., Reineke, D., Leventini, D., Chen, C., Barrett-Lennard, E.G., Colmer, T.D., Dodd, I.C., Shabala, S., Brown, P., & Bazihizina, N. (2022). Plant responses to heterogeneous salinity: agronomic relevance and research priorities. *Annals of Botany*, 129, 499–518. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac022>
- Van Deynze, A., Stoffel, K., Buell, C.R., Kozik, A., Liu, J., van der Knaap, E., & Francis, D. (2007). Diversity in conserved genes in tomato. *BMC Genomics*, 8, 465. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-8-465>
- Wafa'a, A. (2010). Comparative effects of drought and salt stress on germination and seedling growth of *Pennisetum divisum* (Gmel.) *American Journal of Applied Sciences*, 7(5), 640–646.
- Zaki, H.E.M., & Yokoi, S. (2016). A comparative *in vitro* study of salt tolerance in cultivated tomato and related wild species. *Plant Biotechnology*, 33, 361–372. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.16.1006a>
- Zhang, S., Yu, H., Wang, K., Zheng, Z., Liu, L., Xu, M., Jiao, Z., Li, R., Liu, X.,

- Li, J., & Cuil, X. (2018). Detection of major loci associated with the variation of 18 important agronomic traits between *Solanum pimpinellifolium* and cultivated tomatoes. *The Plant Journal*, 95, 312–323. <https://doi.org/10.1111/tpj.13952>
- Zhao, S., Zhang, Q., Liu, M., Zhou, H., Ma, C., & Wang, P. (2021). Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, Article 4609. <https://doi.org/10.3390/ijms22094609>