



# Revisión bibliográfica LA AGRICULTURA, LA SALINIDAD Y LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES: UNA NECESIDAD, UN PROBLEMA Y UNA ALTERNATIVA

## Review

### The agriculture, salinity and arbuscular mycorrhizal fungi: a need, a problem and an alternative

**Laura R. Medina García**

**ABSTRACT.** Among the adverse conditions of farming systems, salinity is the most influential factor on the establishment of human populations. Salinity inhibits plant growth and productivity, induces osmotic imbalances relationships between soil and plants and in the metabolism of these. Stress tolerance in plants is a complex phenomenon involving many changes at the biochemical and physiological level. The mechanisms behind stress tolerance seem to be affected by the colonization of arbuscular mycorrhizal fungi, numerous studies demonstrating that inoculation with these fungi improving plant growth under salt stress, so the knowledge of the interactions between different AMF species and soil conditions leading to the establishment of better adapted populations and more effective to ensure the benefits of symbiotic association under these conditions.

**RESUMEN.** Entre las condiciones adversas de los sistemas agrícolas, la salinidad es el factor que más ha influido sobre el establecimiento de las poblaciones humanas. La misma inhibe el crecimiento de las plantas y su productividad, induce desequilibrios en las relaciones osmóticas entre el suelo y las plantas y en el metabolismo de estas. La tolerancia al estrés en la plantas es un fenómeno complejo que involucra numerosos cambios a nivel bioquímico y fisiológico. Los mecanismos detrás de la tolerancia al estrés parecen estar afectados por la colonización de los hongos micorrízicos arbusculares. Demostrando numerosos estudios que la inoculación con estos hongos mejora el crecimiento de las plantas bajo estrés salino; por lo que el conocimiento de las interacciones entre distintas especies de HMA y las condiciones edáficas lleva al establecimiento de poblaciones mejor adaptadas y más efectivas que garanticen los beneficios de la asociación simbiótica en estas condiciones.

*Key words:* biofertilizers, abiotic stress, fungi

*Palabras clave:* biofertilizantes, estrés abiótico, hongos

## INTRODUCCIÓN

En la naturaleza las plantas se encuentran expuestas a muchas condiciones de estrés que retardan su desarrollo y disminuyen sus rendimientos. Uno de los problemas agrícolas más extendidos es la acumulación de sales en la superficie del suelo (1).

La salinidad afecta completamente un tercio de las tierras bajo riego en áreas con escasez de agua, altas temperaturas, alta evapotranspiración o cuando se practica un manejo de riego deficiente por parte de los agricultores. Además, con la disminución de las fuentes de agua disponibles, usar aguas salinas para el riego es casi inevitable (2).

En general, la salinidad inhibe el crecimiento de las plantas y su productividad.

La alta salinidad induce desequilibrios en las relaciones osmóticas entre el suelo y las plantas y en el metabolismo de estas. Existen un grupo de factores que aumentan la tolerancia de las plantas a la salinidad; la incorporación o aplicación de estos puede facilitar a las plantas una mejor resistencia al estrés salino y pueden ayudar a mejorar la productividad de cultivos bajo estas condiciones (3, 4).

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba, CP 32 700.

✉ laura@inca.edu.cu

La tolerancia al estrés en la plantas es un fenómeno complejo que involucra numerosos cambios a nivel bioquímico y fisiológico; sin embargo, los mecanismos detrás de la tolerancia al estrés parecen estar afectados por la colonización de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (5).

La simbiosis micorrízica arbuscular es el resultado evidente de la interacción entre las raíces de las plantas y un hongo, así como es un excelente ejemplo de las extensas alteraciones morfológicas que las raíces experimentan con el fin de acomodarse a la presencia de un simbiote. Los HMA reciben fotosintatos de la planta, mientras que esta mejora su habilidad para la toma de nutrientes y agua a la vez que mejora la tolerancia al estrés tanto abiótico como biótico (6, 7).

Varios estudios han demostrado que la inoculación con estos hongos mejora el crecimiento de las plantas bajo estrés salino (4, 8). Esto puede ser atribuido al incremento en la adquisición de nutrientes minerales como fósforo (P), zinc (Zn), cobre (Cu) e hierro (Fe). También existen indicios de que los HMA protegen el metabolismo de las hojas de la toxicidad por sodio (Na) (9, 10).

El estrés salino afecta el crecimiento de la planta y los efectos de la salinidad en la actividad metabólica de esta pueden cambiar de acuerdo al uso de los HMA; por lo que se hace necesario realizar estudios que profundicen en la selección de cepas efectivas de HMA para mejorar el desarrollo de las plantas bajo condiciones de estrés.

## LA SALINIDAD

Entre las condiciones adversas de los sistemas agrícolas, la salinidad es el factor que más ha influido sobre el establecimiento de las poblaciones humanas y existen registros históricos de migraciones provocadas por la salinización del suelo cultivable (11).

La salinidad es un serio problema para la agricultura, fundamentalmente para las regiones áridas y semi-áridas. La superficie total de los suelos afectados en el mundo es de 831 millones de hectáreas que incluyen 397 y 434 millones de hectáreas de suelos salinos y sódicos, respectivamente (12).

Los suelos con problemas de salinidad se localizan en lugares donde la evaporación es mayor que las precipitaciones (13), es por ello que las áreas climáticas más afectadas por las sales son las que se encuentran en zonas áridas, semiáridas y las estepas, zonas donde la evaporación es dominante.

Los factores que tienen mayor influencia en la formación de los suelos salinos son: topografía, actividad biológica, condiciones climáticas, procesos geomorfológicos de sedimentación, erosión, redistribución de materiales, así como cambios en la hidrología superficial y subterránea; además de las acciones humanas tales como la labranza, el riego con agua de mala calidad y el uso de productos químicos (14–17).

El riego con aguas que contienen sales tiene un efecto inevitable en el incremento de la concentración salina en la zona radical de las plantas (18); lo anterior depende de varios factores que incluyen la cantidad y calidad del agua de riego aplicada, el método de riego y un drenaje adecuado (14, 19, 20).

La actividad antrópica ha incrementado la extensión de áreas salinizadas al ampliarse las zonas de regadío con el desarrollo de grandes proyectos hidrológicos, que han provocado cambios en el balance de agua y sales de los sistemas hidrogeológicos. Según un estudio de la Universidad de las Naciones Unidas, cerca de 62 millones de hectáreas (20 %) de las tierras de regadío del mundo se ven afectados, por encima de 45 millones de hectáreas en la década de 1990 (21).

## LAS PLANTAS Y LA SALINIDAD DEL SUELO

El efecto más común de la salinidad sobre las plantas es la reducción del desarrollo, debido a una disminución del potencial osmótico del medio y en consecuencia del potencial hídrico del suelo, una toxicidad específica normalmente asociada con la absorción excesiva de  $\text{Na}^+$  y de  $\text{Cl}^-$ , un desequilibrio nutricional debido a la interferencia de los iones salinos con los nutrientes esenciales y la combinación de los efectos antes indicados. Como consecuencia de estos efectos primarios, a menudo ocurren otros estreses secundarios, como el daño oxidativo<sup>A</sup> (22).

### ABSORCIÓN DE AGUA

Uno de los efectos más evidentes del estrés salino es la reducción en la capacidad de absorción de agua, que se puede manifestar a través de los efectos del estrés hídrico como reducción de expansión foliar y pérdida de turgencia (23).

Una célula vegetal expuesta a un medio salino equilibra su potencial hídrico perdiendo agua, lo que produce la disminución del potencial osmótico y del de turgencia. Esta situación genera señales químicas (aumento del  $\text{Ca}^{2+}$  libre intracelular, síntesis de ABA, etc.) que desencadenan posteriores respuestas adaptativas<sup>A</sup>.

Los cambios macroscópicos que se observan bajo condiciones de salinidad, como reducción del área foliar y de la relación parte aérea/raíz, entre otros cambios también reflejan el ajuste necesario para recuperar el balance hídrico (24).

<sup>A</sup> *World losing 2,000 hectares of farm soil daily to salt damage* [en línea]. Phys.Org, 28 de octubre de 2014, [Consultado: 23 de marzo de 2016]. Disponible en: <<http://phys.org/news/2014-10-world-hectares-farm-soil-daily.html>>.

## ABSORCIÓN DE IONES

En un suelo salino, la elevada concentración de iones  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  o ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), produce una interferencia en la absorción de nutrientes ( $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) e impide la captación de los mismos, al tiempo que pueden alcanzar niveles citosólicos tóxicos para el metabolismo celular (25).

La raíz, como principal órgano de absorción de agua e iones, tiene gran importancia en la respuesta a corto y largo plazo al estrés salino. En este órgano se sintetiza ácido abscísico (ABA); una de las señales tempranas de estrés capaz de producir cambios fisiológicos locales (conductividad hidráulica) y a distancia (cierre estomático) (26). Las características anatómicas y morfológicas de la raíz pueden tener gran influencia en la capacidad de adaptación a la salinidad (27, 28).

## EFFECTOS NUTRICIONALES

La presencia en la solución del suelo de iones salinos, a partir de un determinado nivel crítico de concentración, origina un desplazamiento del equilibrio nutricional mineral de las plantas. Este efecto se produce de dos maneras.

- ♦ La fuerza iónica del suelo tiene un efecto directo sobre la absorción y translocación de nutrientes. Una evidencia de este efecto es que la salinidad induce una absorción y acumulación de fósforo en ciertas especies. Este es un efecto osmótico y se presenta independientemente del tipo de sal utilizado (29).
- ♦ El mecanismo más común por el que la salinidad altera la nutrición mineral de las plantas, es la interacción directa del  $\text{Cl}^-$  y el  $\text{Na}^+$  sobre la absorción y translocación de nutrientes dentro de la planta (25).

Numerosos estudios muestran que la concentración de  $\text{K}^+$  en la planta, disminuye al aumentar la

salinidad o la relación  $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$  en el suelo (14, 30–32).

La reducción en la absorción de  $\text{K}^+$  en la planta por el  $\text{Na}^+$  es un proceso competitivo. Aunque las plantas tienen una selectividad alta de  $\text{K}^+$  con respecto a  $\text{Na}^+$ , cantidades excesivas de  $\text{K}^+$  pueden tener un efecto negativo sobre las plantas (33). Quizás por ello, a pesar de los numerosos estudios que indican la disminución en la absorción y translocación de  $\text{K}^+$  en las plantas cultivadas en sustratos donde predomina el  $\text{Na}^+$ , hay pocos datos que demuestren que la adición de  $\text{K}^+$  en dichas condiciones mejore el desarrollo de las plantas (34, 35).

Además de este clásico desequilibrio iónico, una disminución de la concentración de  $\text{NO}_3^-$  en la planta en condiciones salinas ha sido ampliamente documentada en distintas condiciones experimentales y con diferentes especies vegetales como trigo (*Triticum* spp L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.) y tomate (*Solanum lycopersicum* Mill) (36–41). Sin embargo, a pesar de la drástica reducción de la concentración de  $\text{NO}_3^-$  en la hoja como respuesta a la salinidad, aumentan (o al menos no disminuyen) diversas fracciones nitrogenadas como el contenido en prolina, betaínas y aminoácidos o proteínas solubles totales (42).

Por otra parte, se ha comprobado que el  $\text{NaCl}$  puede también inducir toxicidad de fósforo en algunas especies como maíz (*Zea mays* L.) (43, 44), sésamo (*Sesamum indicum* L.) (45), ciertas variedades de soja (*Glycine max* L.) (46) y lupino (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) (47).

En condiciones salinas también pueden surgir problemas con la disponibilidad de micronutrientes, aunque la influencia de la salinidad sobre las concentraciones de los mismos en las plantas depende tanto de la planta como del micronutriente considerado (48, 49).

## LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y LA SALINIDAD

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son simbioses de las raíces de las plantas que pueden ser considerados la piedra angular del mutualismo en los ecosistemas terrestres (50).

La simbiosis micorrízica representa una relación muy antigua. Hifas y arbusculos han sido informados en fósiles provenientes del período Devónico temprano y estudios moleculares sugieren la presencia de Glomales alrededor de 350-460 millones de años atrás, evolucionando conjuntamente con las plantas que iban conquistando la Tierra (51).

Las micorrizas arbusculares han sido ampliamente descritas como favorecedoras del crecimiento vegetal (52). La colonización micorrízica produce cambios físicos, bioquímicos y fisiológicos en las raíces que conducen a un mejor estado general de la planta y contribuyen a aliviar las situaciones de estrés de carácter abiótico (metales pesados, salinidad) y bióticos (ataques de patógenos, cambios microbianos en la rizosfera) (53).

Los HMA tienen la habilidad de proteger a las plantas del estrés provocado por la salinidad, pero los mecanismos que ocurren no están muy claros. Debido en parte a que existen pocos estudios referentes a los efectos de los HMA sobre el crecimiento de las plantas bajo condiciones de salinidad y los efectos de esta sobre la colonización micorrízica. No obstante, los pocos datos disponibles indican que estos hongos tienen el potencial de aumentar los beneficios derivados de los cultivos tolerantes a las sales cuando se seleccionan y combinan adecuadamente (54).

Es conocida la existencia de HMA en ambientes salinos, donde

pueden mejorar precozmente el crecimiento de plantas tolerantes a la salinidad (55, 56).

Se considera que en suelos salinos los HMA mejoran el suministro de nutrientes minerales a las plantas, especialmente el suministro de fósforo que tiende a ser precipitado por iones como  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{Zn}^{2+}$  (5, 57–59). Adicionalmente a la mejora nutricional, los HMA benefician procesos fisiológicos como la capacidad de absorción de agua por las plantas, incrementan la conductividad hidráulica de las raíces y favorecen la adaptación del balance osmótico y la composición de carbohidratos (60, 61). De esta manera, estos hongos atenúan los efectos adversos del exceso de sal acumulada en las raíces (9).

El rol de las micorrizas en condiciones salinas está aún inconcluso. Unos pocos estudios han demostrado sus efectos en el ajuste osmótico (61, 62), pero todos han sido dirigidos a la baja salinidad; por lo que sería interesante conducir nuevos experimentos bajo diferentes situaciones de salinidad que esclarezcan el papel de los HMA bajo esta condición.

La discusión sobre la ecología de los HMA en un medio ambiente salino puede ser confuso por la necesidad de distinguir entre los efectos bióticos y los abióticos en la distribución y la relativa abundancia del hongo (63). No se observa colonización micorrízica cuando el sodio del suelo es superior a  $3\ 131\ \text{mg g}^{-1}$ ; pero se han encontrado plantas con las raíces colonizadas y esporas de hongos micorrízicos arbusculares, en hábitats donde encontramos suelos salinos con una conductividad eléctrica por encima de  $185\ \text{dS m}^{-1}$  (56).

Varios estudios informan la identificación de especies de HMA presentes en suelos salinos. La identificación positiva de estos hongos hasta especies es un proceso difícil y de alta

especialización y puede ser imposible cuando el material colectado es de esos suelos (56).

La atención de los efectos de la salinidad en la formación de micorriza arbuscular tienen que incluir; por tanto, los efectos de la salinidad en el crecimiento de la planta hospedante.

La reducción de los niveles de la colonización radical por los HMA con el incremento de la salinidad de los suelos, se puede deber a los cambios fisiológicos por los efectos directos a su simbiosis; o por un efecto indirecto sobre el hongo por la influencia de otros parámetros del suelo, como el pH, la textura, la materia orgánica, la aireación, el contenido de arcilla, las características físicas y químicas del suelo y los factores bióticos (64).

## USO DE LOS HMA COMO UNA ALTERNATIVA PARA LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA EN CONDICIONES SALINAS

Aunque existen evidencias de que la simbiosis micorrízica afecta y regula varios de los mecanismos implicados en la tolerancia de las plantas a la salinidad, muchos de los aspectos fisiológicos y las bases moleculares de esta regulación son desconocidos. Lo que sí está ampliamente demostrado es la importancia ecológica de la asociación micorrízica para la supervivencia y el crecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés salino y; por tanto, su importancia para la agricultura bajo esta condición.

En un estudio de la inoculación con HMA en plantas de chile (*Capsicum frutescens* L.) se observó un aumento del crecimiento y rendimiento de las plantas reduciendo el Na de las hojas, aumentando la estabilidad de la membrana y las concentraciones de nutrientes inorgánicos esenciales (65).

Los HMA mejoraron los efectos perjudiciales de la salinidad sobre el crecimiento y la nutrición de plantas de pimiento (*Capsicum annuum* L.) al encontrarse concentraciones más bajas de Na en los tejidos foliares y aliviar el impacto de la salinidad sobre la estabilidad de la membrana; además de retardar el síndrome de la senescencia en dichas plantas (66).

Plantas de vid (*Vitis vinifera* L.) inoculadas registraron aumentos significativos de volumen y longitud de la raíz, número de hojas por planta, área foliar y peso seco, así como los niveles de clorofila en comparación con las plantas no micorrizadas bajo condiciones de salinidad (67).

En plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* Mill) injertadas para lograr mayor resistencia a la salinidad, el uso de portainjertos inoculados con HMA incremento el rendimiento total y comercial además de mejorar parámetros de calidad como el aumento de los contenidos de vitamina C y la disminución de la acidez (68).

Plántulas de naranjo trifoliado (*Poncirus trifoliata* L.) micorrizadas exhibieron sistemas de defensa antioxidante más eficientes que proporcionaban una mejor defensa contra los daños provocados por la salinidad, además los contenidos de malondialdeído y peróxido de hidrógeno en las hojas de las plantas micorrizadas fueron notablemente inferiores (69).

Dos especies de leguminosas arbóreas *Myrica esculenta* (Buch.) y *Syzygium cumini* (L.) en las que se probaron los efectos de diferentes niveles de salinidad sobre el crecimiento, la nodulación y la fijación de nitrógeno demostraron que la inoculación conjunta de rizobium con HMA exhibía los mejores resultados en todos los casos (70).

Un estudio de invernadero se llevó a cabo para determinar los efectos del aumento de las concentraciones de sal (NaCl)



sobre plantas micorrizadas y no micorrizadas de la especie leguminosa *Strophostyle shelvola* (L.). Los datos mostraron evidencia del contenido significativamente mayor de clorofila, peso seco y el número de nódulos de las raíces de micorrizas que en las plantas no micorrizadas. Las altas concentraciones de sal tenían un efecto negativo en el crecimiento pero estos fueron parcialmente mitigados por la presencia de HMA (71).

Estos y otros numerosos estudios informan los beneficios de la inoculación con HMA para la agricultura en zonas afectadas por altos contenidos de sales, y la importancia del estudio de la ecología de estos hongos en suelos salinos con el fin de identificar las cepas más eficientes para la agricultura bajo estas condiciones.

## CONCLUSIONES

Los resultados de cuantiosos experimentos confirman que los HMA contribuyen a aliviar los efectos perjudiciales de la salinidad mediante la mejora de la toma de agua y la absorción de nutrientes, especialmente P a través de las raíces de plantas colonizadas. Además, pueden mejorar la disminución de la eficiencia fotosintética, el intercambio de gases, las alteraciones en la membrana mediante el empleo de diversos mecanismos. Por lo que el manejo adecuado de los hongos micorrízicos arbusculares tiene el potencial para permitir y mejorar la agricultura en zonas afectadas por la salinidad, utilizando un proceso que emplean las plantas de forma natural desde que colonizaron el planeta.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Kausar, A.; Ashraf, M. Y.; Ali, I.; Niaz, M. y Abbass, Q. "Evaluation of sorghum varieties/lines for salt tolerance using physiological indices as screening tool". *Pakistan Journal of Botany*, vol. 44, no. 1, 2012, pp. 47–52, ISSN 0556-3321, 2070-3368.
2. Alrahman, N. M. A.; Shibli, R. A.; Ereifej, K. y Hindiyeh, M. Y. "Influence of Salinity on Growth and Physiology of *in Vitro* Grown Cucumber (*Cucumis Sativus* L.)". *Jordan Journal of Agricultural Sciences*, vol. 1, no. 1, 19 de agosto de 2010, pp. 93–106, ISSN 1815-8625.
3. Ashraf, M. y Foolad, M. R. "Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 59, no. 2, marzo de 2007, pp. 206-216, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.
4. Al-Karaki, G. N. "Response of Wheat and Barley during Germination to Seed Osmopriming at Different Water Potential". *Journal of Agronomy and Crop Science*, vol. 181, no. 4, 1 de noviembre de 1998, pp. 229-235, ISSN 1439-037X, DOI 10.1111/j.1439-037X.1998.tb00422.x.
5. Al-Karaki, G. N. "Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress". *Mycorrhiza*, vol. 10, no. 2, agosto de 2000, pp. 51-54, ISSN 0940-6360, 1432-1890, DOI 10.1007/s005720000055.
6. Aggarwal, A.; Kadian, N.; Neetu, K.; Tanwar, A. y Gupta, K. K. "Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of salinity stress". *Journal of Applied and Natural Science*, vol. 4, no. 1, 2012, pp. 144–155, ISSN 0974-9411.
7. Rabie, G. H. y Almadini, A. M. "Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress". *African Journal of Biotechnology*, vol. 4, no. 3, 2005, p. 210, ISSN 1684-5315.
8. Tian, C. Y.; Feng, G.; Li, X. L. y Zhang, F. S. "Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants". *Applied Soil Ecology*, vol. 26, no. 2, junio de 2004, pp. 143-148, ISSN 0929-1393, DOI 10.1016/j.apsoil.2003.10.010.
9. Giri, B. y Mukerji, K. G. "Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake". *Mycorrhiza*, vol. 14, no. 5, 23 de octubre de 2003, pp. 307-312, ISSN 0940-6360, 1432-1890, DOI 10.1007/s00572-003-0274-1.
10. Yano, M. A. M.; Saggin, O. J. y Costa, M. L. "Tolerance of mycorrhized banana (*Musa* sp. cv. Pacovan) plantlets to saline stress". *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 95, no. 1, abril de 2003, pp. 343-348, ISSN 0167-8809, DOI 10.1016/S0167-8809(02)00044-0.
11. James, D. W.; Hanks, R. J. y Jurinak, J. J. *Modern irrigated soils* [en línea]. edit. John Wiley & Sons, 1982, 235 p., ISBN 978-0-471-06351-3, [Consultado: 23 de marzo de 2016], Disponible en: <<http://www.cabdirect.org/abstracts/19820308987.html>>.
12. Hasanuzzaman, M.; Nahar, K.; Alam, M. M.; Bhowmik, P. C.; Hossain, M. A.; Rahman, M. M.; Prasad, M. N. V.; Ozturk, M. y Fujita, M. "Potential Use of Halophytes to Remediate Saline Soils". *BioMed Research International*, vol. 2014, 6 de julio de 2014, ISSN 2314-6133, DOI 10.1155/2014/589341, [Consultado: 23 de marzo de 2016], Disponible en: <<http://www.hindawi.com/journals/bmri/2014/589341/abs/>>.
13. Wicke, B.; Smeets, E.; Dornburg, V.; Vashev, B.; Gaiser, T.; Turkenburg, W. y Faaij, A. "The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils". *Energy & Environmental Science*, vol. 4, no. 8, 2 de agosto de 2011, pp. 2669-2681, ISSN 1754-5706, DOI 10.1039/C1EE01029H.

14. Janzen, H. H. y Chang, C. "Cation Nutrition of Barley as Influenced by Soil Solution Composition in a Saline Soil". *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 67, no. 3, 1 de agosto de 1987, pp. 619-629, ISSN 0008-4271, DOI 10.4141/cjss87-058.
15. Pessarakli, M. *Handbook of Plant and Crop Stress*. 3.<sup>a</sup> ed., edit. CRC Press, 16 de noviembre de 2010, 1248 p., ISBN 978-1-4398-1399-7.
16. Suárez, D. "Soil salinization and management options for sustainable crop production". En: Pessarakli M., *Handbook of Plant and Crop Stress*, edit. CRC Press, 16 de noviembre de 2010, pp. 169-203, ISBN 978-1-4398-1399-7.
17. Nagaz, K.; Masmoudi, M. M. y Mechli, N. B. "Impacts of irrigation regimes with saline water on carrot productivity and soil salinity". *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, vol. 11, no. 1, enero de 2012, pp. 19-27, ISSN 1658-077X, DOI 10.1016/j.jssas.2011.06.001.
18. Tedeschi, A. y Dell'Aquila, R. "Effects of irrigation with saline waters, at different concentrations, on soil physical and chemical characteristics". *Agricultural Water Management*, vol. 77, no. 1-3, 22 de agosto de 2005, pp. 308-322, ISSN 0378-3774, DOI 10.1016/j.agwat.2004.09.036.
19. Prendergast, J. B. "A model of crop yield response to irrigation water salinity: theory, testing and application". *Irrigation Science*, vol. 13, no. 4, marzo de 1993, pp. 157-164, ISSN 0342-7188, 1432-1319, DOI 10.1007/BF00190030.
20. Noborio, K. y McInnes, K. J. "Thermal Conductivity of Salt-Affected Soils". *Soil Science Society of America Journal*, vol. 57, no. 2, 1993, pp. 329-334, ISSN 0361-5995, DOI 10.2136/sssaj1993.03615995005700020007x.
21. Lax, A.; Diaz, E.; Castillo, V. y Albaladejo, J. "Reclamation of physical and chemical properties of a salinized soil by organic amendment". *Arid Soil Research and Rehabilitation*, vol. 8, no. 1, 1 de enero de 1994, pp. 9-17, ISSN 0890-3069, DOI 10.1080/15324989309381374.
22. Hasegawa, P. M.; Bressan, and R. A.; Zhu, J.-K. y Bohnert, H. J. "Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity". *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol. 51, no. 1, 2000, pp. 463-499, ISSN 1040-2519, DOI 10.1146/annurev.arplant.51.1.463.
23. Zhu, J. K. "Genetic Analysis of Plant Salt Tolerance Using Arabidopsis". *Plant Physiology*, vol. 124, no. 3, 11 de enero de 2000, pp. 941-948, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.124.3.941.
24. Bray, E. "Responses to abiotic stresses". En: eds. Buchanan B. B., Gruissem W., y Jones R. L., *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, edit. Wiley, Chichester, West Sussex, Hoboken, NJ, 2000, pp. 1158-1203, ISBN 978-0-943088-39-6.
25. Chinnusamy, V.; Jagendorf, A. y Zhu, J. K. "Understanding and Improving Salt Tolerance in Plants". *Crop Science*, vol. 45, no. 2, 2005, p. 437, ISSN 1435-0653, DOI 10.2135/cropsci2005.0437.
26. Marschner, H. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. edit. Academic Press, 8 de agosto de 2011, 668 p., ISBN 978-0-12-384906-9.
27. Reinhardt, D. H. y Rost, T. L. "Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 35, no. 4, octubre de 1995, pp. 563-574, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/0098-8472(95)00015-1.
28. Hartung, W.; Sauter, A. y Hose, E. "Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to?". *Journal of Experimental Botany*, vol. 53, no. 366, 1 de enero de 2002, pp. 27-32, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jexbot/53.366.27.
29. Maggio, A.; Hasegawa, P. M.; Bressan, R. A.; Consiglio, M. F. y Joly, R. J. "Review: Unravelling the functional relationship between root anatomy and stress tolerance". *Australian Journal of Plant Physiology*, vol. 28, no. 10, 1 de enero de 2001, pp. 999-1004, ISSN 0310-7841.
30. Kronzucker, H. J.; Szczerba, M. W.; Moazami, G. M. y Britto, D. T. "The cytosolic Na<sup>+</sup> : K<sup>+</sup> ratio does not explain salinity-induced growth impairment in barley: a dual-tracer study using <sup>42</sup>K<sup>+</sup> and <sup>24</sup>Na<sup>+</sup>". *Plant, Cell & Environment*, vol. 29, no. 12, 1 de diciembre de 2006, pp. 2228-2237, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.2006.01597.x.
31. Bernstein, N. "Effects of salinity on root growth". En: eds. Eshel A. y Beeckman T., *Plant Roots: The Hidden Half*, edit. CRC Press, Boca Raton, FL, 17 de abril de 2013, pp. 375-391, ISBN 978-1-4398-4648-3.
32. Saida, C.; Houria, B. y Mébarek, B. "Interactive effects of salinity and potassium on physio-morphological traits of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.; var: heintz)". *Agriculture and Biology Journal of North America*, vol. 5, no. 3, 2014, pp. 135-143, ISSN 2151-7517, 2151-7525, DOI 10.5251/abjna.2014.5.3.135.143.
33. Subbarao, G. V.; Johansen, C.; Jana, M. K. y Kumar Rao, J. V. D. K. "Effects of the Sodium/Calcium Ratio in Modifying Salinity Response of Pigeonpea (*Cajanus cajan*)". *Journal of Plant Physiology*, vol. 136, no. 4, julio de 1990, pp. 439-443, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/S0176-1617.
34. Tzortzakis, N. G. "Potassium and calcium enrichment alleviate salinity-induced stress in hydroponically grown endives". *Horticultural Science*, vol. 37, no. 4, 2010, pp. 155-162, ISSN 0862-867X.
35. Muhammed, S.; Akbar, M. y Neue, H. U. "Effect of Na/Ca and Na/K ratios in saline culture solution on the growth and mineral nutrition of rice (*Oryza sativa* L.)". *Plant and Soil*, vol. 104, no. 1, marzo de 1987, pp. 57-62, ISSN 0032-079X, 1573-5036, DOI 10.1007/BF02370625.
36. Helal, M.; Koch, K. y Mengel, K. "Effect of Salinity and Potassium on the Uptake of Nitrogen and on Nitrogen Metabolism in Young Barley Plants". *Physiologia Plantarum*, vol. 35, no. 4, 1 de diciembre de 1975, pp. 310-313, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/j.1399-3054.1975.tb03911.x.

37. Kafkafi, U.; Valoras, N. y Letey, J. "Chloride interaction with nitrate and phosphate nutrition in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.)". *Journal of Plant Nutrition*, vol. 5, no. 12, 1 de enero de 1982, pp. 1369-1385, ISSN 0190-4167, DOI 10.1080/01904168209363070.
38. Aslam, M.; Huffaker, R. C. y Rains, D. W. "Early Effects of Salinity on Nitrate Assimilation in Barley Seedlings". *Plant Physiology*, vol. 76, no. 2, 10 de enero de 1984, pp. 321-325, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.76.2.321.
39. Chow, W.; Ball, M. y Anderson, J. "Growth and Photosynthetic Responses of Spinach to Salinity: Implications of K<sup>+</sup> Nutrition for Salt Tolerance". *Australian Journal of Plant Physiology*, vol. 17, no. 5, 1 de enero de 1990, pp. 563-578, ISSN 0310-7841.
40. Massa, D.; Mattson, N. S. y Lieth, H. J. "Effects of saline root environment (NaCl) on nitrate and potassium uptake kinetics for rose plants: a Michaelis-Menten modelling approach". *Plant and Soil*, vol. 318, no. 1-2, 12 de noviembre de 2008, pp. 101-115, ISSN 0032-079X, 1573-5036, DOI 10.1007/s11104-008-9821-z.
41. Ali, Y.; Aslam, Z.; Ashraf, M. Y. y Tahir, G. R. "Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment". *International Journal of Environmental Science & Technology*, vol. 1, no. 3, 14 de septiembre de 2013, pp. 221-225, ISSN 1735-1472, 1735-2630, DOI 10.1007/BF03325836.
42. Feigin, A.; Rylski, I.; Meiri, A. y Shalhevet, J. "Nitrogen: Response of melon and tomato plants to chloride-nitrate ratio in saline nutrient solutions". *Journal of Plant Nutrition*, vol. 10, no. 9-16, 1 de junio de 1987, pp. 1787-1794, ISSN 0190-4167, DOI 10.1080/01904168709363719.
43. Bernstein, L. "Effects of salinity and sodicity on plant growth". *Annual Review of Phytopathology*, vol. 13, no. 1, 1975, pp. 295-312, ISSN 0066-4286.
44. Gorham, J.; Budrewicz, E.; McDonnell, E. y Jones, R. G. W. "Salt Tolerance in the *Triticeae*: Salinity-induced Changes in the Leaf Solute Composition of Some Perennial Triticeae". *Journal of Experimental Botany*, vol. 37, no. 8, 8 de enero de 1986, pp. 1114-1128, ISSN 0022-0957, 1460-2431, DOI 10.1093/jxb/37.8.1114.
45. Nieman, R. H. y Clark, R. A. "Interactive Effects of Salinity and Phosphorus Nutrition of the Concentrations of Phosphate and Phosphate Esters in Mature Photosynthesizing Corn Leaves". *Plant Physiology*, vol. 57, no. 2, 2 de enero de 1976, pp. 157-161, ISSN 1532-2548, DOI 10.1104/pp.57.2.157.
46. Cerda, A.; Bingham, F. T. y Hoffman, G. J. "Interactive Effect of Salinity and Phosphorus on Sesame". *Soil Science Society of America Journal*, vol. 41, no. 5, 1977, pp. 915-918, ISSN 0361-5995, DOI 10.2136/sssaj1977.0361599504100050021x.
47. Grattan, S. R. y Maas, E. V. "Interactive Effects of Salinity and Substrate Phosphate on Soybean". *Agronomy Journal*, vol. 76, no. 4, 8/01 de 1984, pp. 668-676, ISSN 0002-1962, DOI 10.2134/agronj1984.00021962007600040038x.
48. Treeby, M. T. y van Steveninck, R. F. M. "The influence of salinity on phosphate uptake and distribution in lupin roots". *Physiologia Plantarum*, vol. 72, no. 3, 1 de marzo de 1988, pp. 617-622, ISSN 1399-3054, DOI 10.1111/j.1399-3054.1988.tb09172.x.
49. El-Motaium, R.; Hu, H. y Brown, P. H. "The Relative Tolerance of Six *Prunus* Rootstocks to Boron and Salinity". *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol. 119, no. 6, 11 de enero de 1994, pp. 1169-1175, ISSN 0003-1062, 2327-9788.
50. Wimmer, M. A.; Muehling, K. H.; Läuchli, A.; Brown, P. H. y Goldbach, H. E. "Interaction of salinity and boron toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.)" [en línea]. En: eds. Horst W. J., Schenk M. K., Bürkert A., Claassen N., Flessa H., Frommer W. B., Goldbach H., Olfs H.-W., Römheld V., Sattelmacher B., Schmidhalter U., Schubert S., Wirén N. v, y Wittenmayer L., *Plant Nutrition*, edit. Springer Netherlands, 2001, pp. 426-427, ISBN 978-0-7923-7105-2, [Consultado: 23 de marzo de 2016], Disponible en: <[http://link.springer.com/chapter/10.1007/0-306-47624-X\\_206](http://link.springer.com/chapter/10.1007/0-306-47624-X_206)>.
51. Öpik, M.; Moora, M.; Zobel, M.; Saks, Ü.; Wheatley, R.; Wright, F. y Daniell, T. "High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest". *New Phytologist*, vol. 179, no. 3, 1 de agosto de 2008, pp. 867-876, ISSN 1469-8137, DOI 10.1111/j.1469-8137.2008.02515.x.
52. Mohammadi, G. E.; Rezaee, D. Y.; Prasad, R. y Varma, A. "Mycorrhizal Fungi: What We Know and What Should We Know?" [en línea]. En: ed. Varma A., *Mycorrhiza*, edit. Springer Berlin Heidelberg, 2008, pp. 3-27, ISBN 978-3-540-78824-9, [Consultado: 23 de marzo de 2016], Disponible en: <[http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-78826-3\\_1](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-78826-3_1)>.
53. Smith, S. E. y Read, D. J. "Mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry". En: *Mycorrhizal Symbiosis*, edit. Academic Press, 2008, pp. 144-187, ISBN 978-0-08-055934-6.
54. Azcón, A. C. y Barea, J. M. "Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: significance and potentials". *Scientia Horticulturae*, vol. 68, no. 1-4, 3 de marzo de 1997, pp. 1-24, ISSN 0304-4238, DOI 10.1016/S0304-4238(96)00954-5.
55. Juniper, S. y Abbott, L. "Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity". *Mycorrhiza*, vol. 4, no. 2, diciembre de 1993, pp. 45-57, ISSN 0940-6360, 1432-1890, DOI 10.1007/BF00204058.

56. Cho, K.; Toler, H.; Lee, J.; Ownley, B.; Stutz, J. C.; Moore, J. L. y Augé, R. M. "Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses". *Journal of Plant Physiology*, vol. 163, no. 5, 3 de marzo de 2006, pp. 517-528, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/j.jplph.2005.05.003.
57. Al-Karaki, G. N. y Clark, R. B. "Growth, mineral acquisition, and water use by mycorrhizal wheat grown under water stress". *Journal of Plant Nutrition*, vol. 21, no. 2, 1 de febrero de 1998, pp. 263-276, ISSN 0190-4167, DOI 10.1080/01904169809365401.
58. Al-Karaki, G. N.; Hammad, R. y Rusan, M. "Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress". *Mycorrhiza*, vol. 11, no. 1, mayo de 2001, pp. 43-47, ISSN 0940-6360, 1432-1890, DOI 10.1007/s005720100098.
59. Aliasgharzadeh, N.; Rastin, S. N.; Towfighi, H. y Alizadeh, A. "Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of the Tabriz Plain of Iran in relation to some physical and chemical properties of soil". *Mycorrhiza*, vol. 11, no. 3, 2 de marzo de 2001, pp. 119-122, ISSN 0940-6360, 1432-1890, DOI 10.1007/s005720100113.
60. Porras, S. A.; Soriano, M. M. L.; Porras, P. A. y Azcón, R. "Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions". *Journal of Plant Physiology*, vol. 166, no. 13, 1 de septiembre de 2009, pp. 1350-1359, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/j.jplph.2009.02.010.
61. Rosendahl, C. N. y Rosendahl, S. "Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) on the response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to salt stress". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 31, no. 3, julio de 1991, pp. 313-318, ISSN 0098-8472, DOI 10.1016/0098-8472(91)90055-S.
62. Sharifi, M.; Ghorbanli, M. y Ebrahimzadeh, H. "Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi". *Journal of Plant Physiology*, vol. 164, no. 9, 5 de septiembre de 2007, pp. 1144-1151, ISSN 0176-1617, DOI 10.1016/j.jplph.2006.06.016.
63. Giri, B. y Mukerji, K. G. "Improved growth and productivity of *Sesbania grandiflora* Pers. under salinity stress through mycorrhizal technology". *Journal of Phytological Research*, vol. 12, no. 1-2, 1999, pp. 35-38, ISSN 0970-5767.
64. Neumann, P. M.; Azaizeh, H. y Leon, D. "Hardening of root cell walls: a growth inhibitory response to salinity stress". *Plant, Cell & Environment*, vol. 17, no. 3, 1 de marzo de 1994, pp. 303-309, ISSN 1365-3040, DOI 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00296.x.
65. Duvert, P.; Perrin, R. y Planchette, C. "Soil receptiveness to VA mycorrhizal association: Concept and method". *Plant and Soil*, vol. 124, no. 1, mayo de 1990, pp. 1-6, ISSN 0032-079X, 1573-5036, DOI 10.1007/BF00010924.
66. Selvakumar, G. y Thamizhiniyan, P. "The effect of the arbuscular mycorrhizal (AM) fungus *Glomus intraradices* on the growth and yield of chilli (*Capsicum annuum* L.) under salinity stress". *World Applied Sciences Journal*, vol. 14, no. 8, 2011, pp. 1209-1214, ISSN 1818-4952.
67. Beltrano, J.; Ruscitti, M.; Arango, M. C. y Ronco, M. "Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and p levels". *Journal of soil science and plant nutrition*, vol. 13, no. 1, marzo de 2013, pp. 123-141, ISSN 0718-9516, DOI 10.4067/S0718-95162013005000012.
68. Derbew, B.; Mokashi, A.; Patil, C. y Hegde, R. "Effect of Mycorrhizal Inoculation at Different Salinity Levels on Root Colonization, Growth and Chlorophyll Content of Different Grape Rootstocks (*Vitis* spp)". *Tropical Agricultural Research and Extension*, vol. 10, no. 0, 26 de abril de 2010, pp. 79-82, ISSN 1391-3646, DOI 10.4038/tare.v10i0.1875.
69. Oztekin, G. B.; Tuzel, Y. y Tuzel, I. H. "Does mycorrhiza improve salinity tolerance in grafted plants?". *Scientia Horticulturae*, vol. 149, 4 de enero de 2013, pp. 55-60, ISSN 0304-4238, DOI 10.1016/j.scienta.2012.02.033.
70. Wu, Q. S.; Zou, Y. N.; Liu, W.; Ye, X. F.; Zai, H. F. y Zhao, L. J. "Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with mycorrhiza: changes in leaf antioxidant defense systems". *Plant Soil Environ*, vol. 56, no. 10, 2010, pp. 470-475, ISSN 1214-1178.
71. Bhushan, G.; Sharma, S. K.; Sagar, P.; Seth, N. y Singh, A. P. "Role of arbuscular mycorrhiza fungi on tolerance to salinity of the tree legume *Albizia lebbek* (L.) inoculated by *Rhizobium*". *Indian Journal of Pharmaceutical and Biological Research*, vol. 2, no. 1, 2014, pp. 45-50, ISSN 2320-9267.

Recibido: 12 de diciembre de 2014

Aceptado: 10 de noviembre de 2015