



# Revisión bibliográfica ESTRÉS HÍDRICO Y SALINO EN CÍTRICOS. ESTRATEGIAS PARA LA REDUCCIÓN DE DAÑOS

## Review

### Water and saline stress on citrus. Strategies for reducing plant damages

Miriam Núñez Vázquez<sup>1</sup>✉, José Dell'Amico Rodríguez<sup>1</sup>,  
María del C. Pérez Hernández<sup>1</sup> y Mayda Betancourt Grandal<sup>2</sup>

**ABSTRACT.** Water and saline stress affect markedly plant growth and yield. It is hoped that these stresses are intensified a cause of global climate change. Citrus, a perennial crop with a long horticultural life and a world importance are susceptible species to these kinds of stresses. For this reason, the objective of this review was to analyze the effects that water (drought and flooding) and saline stress cause on citrus crop and describing some of strategies proposed at present, to reduce plant damaged induced by them.

**RESUMEN.** El estrés hídrico y el estrés salino afectan sensiblemente el crecimiento y el rendimiento de las plantas. Se espera que estos estreses se intensifiquen cada vez más debido al cambio climático que se está produciendo a nivel global. Los cítricos, un cultivo perenne con una larga vida hortícola y gran importancia a nivel mundial, son especies sensibles a estos tipos de estrés. Por tal motivo, el propósito de la presente revisión fue analizar los efectos que tanto el estrés hídrico, por defecto y por exceso, como el estrés salino causan en el cultivo de los cítricos y describir algunas de las estrategias que actualmente se proponen para reducir los daños a las plantas provocados por los mismos.

*Key words:* Citrus, abiotic stress, tolerance

*Palabras clave:* Citrus, estrés abiótico, tolerancia

## INTRODUCCIÓN

El cambio climático ha impactado significativamente en la agricultura (1), por lo que se espera, además, un impacto directo ó indirecto en la producción de alimentos. El incremento de la temperatura media, los cambios en los patrones de precipitaciones, la variabilidad creciente en los patrones de temperatura y precipitaciones, los cambios en la disponibilidad de

agua, la frecuencia e intensidad de 'eventos extremos', el incremento del nivel del mar y la salinización tendrán profundos impactos en la agricultura, la ganadería y la pesca (2).

El estrés hídrico y salino serán, como se ha descrito anteriormente, dos de los estreses que están impactando en la agricultura, de ahí la importancia de dominar los efectos adversos que los mismos provocan en el crecimiento y el rendimiento de los cultivos; así como las estrategias a seguir para contrarrestar los mismos.

La sequía está considerada como uno de los factores ambientales que más limita el rendimiento y el desarrollo de los cultivos y afecta significativamente la fotosíntesis (3-5). Hay que considerar que este estrés

está creciendo fuertemente en dimensión y severidad en muchas regiones del mundo (6).

Por otra parte, en la década del 90 se estimaba que la proporción de suelos afectados por salinidad estaba alrededor del 10 % del total mundial y que entre el 25 y 50 % de las zonas de regadío estaban salinizadas. En la actualidad, no existe referencia alguna de los niveles de áreas afectadas por este factor, pero, sí está claro, que esta situación se agudiza cada día más en las áreas cultivadas a nivel mundial, producto de la falta de conciencia medioambiental y de la explotación de los recursos hídricos irracionalmente, además de otros factores edafoclimáticos que influyen directamente sobre la salinidad de los suelos (7).

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas.  
Gaveta Postal 1, San José de las Lajas,  
Mayabeque, Cuba, CP 32700

<sup>2</sup> Instituto de Investigaciones en Fruticultura  
Tropical. Calle 7ª entre 30 y 32, Miramar,  
municipio Playa, provincia La Habana, CP  
11300

✉ [mnunez@inca.edu.cu](mailto:mnunez@inca.edu.cu)

Los cítricos, un cultivo perenne con una larga vida hortícola, se restringen en su crecimiento vegetativo y en su rendimiento por el estrés de sequía (8), además de que este estrés afecta la calidad del fruto y provoca grandes pérdidas económicas a los productores. Por otra parte, los cítricos están considerados sensibles tanto al estrés por inundaciones (9) como a la salinidad (10).

Por todo lo anterior, en esta revisión se presentan los avances sobre los efectos que el estrés hídrico (tanto por defecto como por exceso) y salino causan en la producción y calidad de los frutos cítricos, así como las estrategias que se proponen para mitigar los efectos adversos que los mismos provocan en este cultivo.

#### **EFFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO EN EL CULTIVO DE CÍTRICOS**

De todos los recursos necesarios para el crecimiento y desarrollo de las plantas, el agua es el más importante y limitante. El agua es el componente mayoritario de las plantas, pues constituye el 90 % de la masa fresca en las especies herbáceas y más del 50 % en las leñosas. Las plantas absorben agua continuamente por las raíces y la pierden por las hojas; sin embargo, la absorción ocurre mientras que el potencial hídrico de la planta sea más negativo que el potencial hídrico del suelo; ya que cuando el potencial hídrico interno se iguala al externo, la absorción de agua cesa y las plantas se deshidratan.

La productividad de las plantas está muy relacionada con la cantidad de agua disponible y con la eficiencia del uso de ésta. Una planta que es capaz de adquirir más agua o que tiene una eficiencia superior de su uso, resistirá mejor la sequía. Hay que destacar, que algunas plantas poseen adaptaciones, tales como las plantas  $C_4$  y CAM, que tienen modos de fotosíntesis que permiten

explotar mejor los ambientes áridos y poseen mecanismos de aclimatación que son activados en respuesta al estrés hídrico (11).

Por otra parte, muchas especies son sensibles a una menor o mayor extensión del estrés por exceso de agua ó estrés por inundación y para sobrevivir ante estas condiciones han desarrollado una amplia variedad de respuestas fisiológicas, bioquímicas y moleculares, muchas de las cuales guían a cambios morfológicos y anatómicos (12). A continuación se analizarán algunos de los resultados informados, a nivel internacional, sobre los efectos que provoca el estrés hídrico, tanto por defecto como por exceso, en las plantas de diferentes especies de cítricos; así como algunas estrategias que se han utilizado para mitigar los efectos adversos del estrés y para lograr un uso más eficiente del agua.

#### **ESTRÉS POR INUNDACIÓN**

Los efectos fisiológicos y metabólicos de la inundación en las plantas se derivan principalmente de la descomposición de la respiración aeróbica mitocondrial de las raíces y la subsiguiente disminución del oxígeno, lo cual implica reducciones en el flujo de agua desde las raíces seguido de alteraciones en el uso de ésta, consumo de nutrientes y partición de la masa seca (12,13). Esto puede traer cambios en la partición de los nutrientes y en las concentraciones endógenas de micro y macro elementos, apareciendo múltiples deficiencias (14). Por otra parte, a nivel de hoja, hay una disminución en la conductancia estomática, para evitar pérdidas de agua, unida a un decremento en la actividad fotosintética, lo que constituye la primera barrera de defensa contra el estrés.

Los cítricos responden a la inundación disminuyendo la conductancia estomática y el intercambio gaseoso (9,15,16).

Además, se ha detectado, también, que este estrés provoca un incremento en el contenido de ácido abscísico en las hojas y una reducción en la conductividad hidráulica de las raíces (17), por lo que un período prolongado de estrés puede afectar el crecimiento y causar daño en las hojas como clorosis y marchitez (18,19).

Por otra parte, se estudió el efecto de la inundación en posturas de citrange 'Carrizo' (20) y se demostró que un tratamiento de 36 días, disminuyó sensiblemente el contenido de nitrógeno de las raíces y las hojas de las posturas, además de que provocó cambios importantes en la distribución de este elemento en el interior de las plantas. La concentración de sacarosa incrementó significativamente en las raíces y las hojas, mientras que el almidón se redujo, lo que indica que el estrés por inundación altera los contenidos de nitrógeno y carbono y la partición de los mismos en el cultivo de los cítricos. Con anterioridad, otros autores habían informado (21), en posturas de un año de edad del mismo cultivar, que la inundación por 35 días no tuvo efecto sobre el potencial hídrico ni el contenido relativo de agua de las hojas; sin embargo, redujo la conductividad hidráulica en las raíces de las posturas; la cual estuvo relacionada con la sub-regulación de la expresión de las acuaporinas.

La inoculación con hongos micorrízicos arbusculares se ha convertido en una de las estrategias que se ha evaluado para reducir los daños que la inundación provoca en los cítricos. Así, la inoculación de la especie *Diversispora spurca* en *Citrus junos* sometidos a 37 días de inundación, demostró que aunque la inundación restringió significativamente la colonización micorrízica, las posturas micorrizadas exhibieron una estimulación en el crecimiento, en la concentración de proteínas solubles y en la actividad de la enzima catalasa, provocando un menor daño oxidativo (22).

## ESTRÉS POR DÉFICIT HÍDRICO

El déficit hídrico está asociado a ambientes con baja pluviometría o con distribución irregular de precipitaciones y puede ser definido como cualquier contenido de agua de un tejido o célula que esté por debajo del contenido hídrico más alto exhibido en el estado más hidratado. El déficit hídrico tiene diversos efectos sobre el crecimiento, uno de los cuales es la limitación de la expansión foliar y se conoce que el área foliar es importante, ya que la fotosíntesis es proporcional a ella (11).

Muchos autores han informado que la respuesta de los árboles cítricos al déficit hídrico depende, principalmente, de la fenología del cultivo y los efectos que se han observado están estrechamente relacionados con el momento, la duración, el estado fisiológico del cultivo, la calidad del agua de irrigación, el genotipo y el grado de estrés impuesto al cultivo (23). Sin embargo, el impacto negativo puede ser mitigado por un mejoramiento en la calidad del fruto como ha sido demostrado por varios autores en varias especies de cítricos (24–26).

No se puede obviar el papel que juegan los patrones en la tolerancia de los cítricos al déficit hídrico. Así, se estudió el comportamiento de los patrones lima 'Rangpur' y citrómelo 'Swingle' en árboles de naranjo 'Valencia' crecidos en condiciones de déficit hídrico (27) y se encontró que el estrés redujo el potencial hídrico foliar y causó limitación en la difusión de la fotosíntesis en ambos patrones. Sin embargo, los árboles injertados sobre el patrón lima 'Rangpur' presentaron un crecimiento radical acelerado, un mantenimiento del "pool" de carbohidratos totales y un gran desplazamiento en la partición de los carbohidratos, con las raíces acumulando carbohidratos en condiciones de déficit hídrico.

Apesar de la mayor sensibilidad del patrón citrómelo 'Swingle' al déficit hídrico en comparación con la lima 'Rangpur', se ha demostrado que plantas transformadas de éste con el gen P5CSF129A que codifica para la enzima clave de la síntesis de prolina en condiciones de déficit hídrico, fueron capaces de escapar del déficit hídrico mejor que las plantas no transformadas, ya que el alto nivel endógeno de prolina actuó no solo a favor del ajuste osmótico sino también contribuyó a mejorar los indicadores de intercambio gaseoso y a mejorar los efectos dañinos del estrés oxidativo inducido por la sequía (28).

Además, se ha sugerido que el gen tipo MYB-R2R3, de respuesta a estrés en el naranjo trifoliado (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.), designado como PtrMYB, juega un papel positivo en la tolerancia a la deshidratación (29) y esto puede ser debido, en parte, a la modulación de la síntesis de poliaminas por la regulación del gen arginina descarboxilasa (ADC).

La inoculación con hongos micorrízicos arbusculares incrementa la tolerancia de las plantas al déficit hídrico, incluyendo a los cítricos (30). Las investigaciones acerca de los efectos de la micorrización en plantas de cítricos sometidas a déficit hídrico comenzaron hace más de 30 años, cuando se informó la influencia de HMA en la conductancia estomática, la fotosíntesis y el contenido de prolina de posturas de limón 'Rugoso' (*Citrus jambhiri* L.) durante el desarrollo y la recuperación de un déficit hídrico en el suelo (31). A partir de ese momento, se han informado muchos resultados interesantes tanto de experimentos realizados en condiciones semi-controladas como en condiciones de campo (32).

Es importante señalar que la respuesta de la colonización micorrízica al déficit hídrico depende de la severidad y periodicidad del déficit (33). En *C. sinensis* L. Osbeck injertado sobre *Poncirus trifoliata* L. Raf,

se observó que no hubo afectación de la colonización micorrízica con *Glomus versiforme*, cuando las plantas se expusieron a un déficit hídrico hasta seis días (34). Sin embargo, una vez que el déficit se extendió hasta 12 días, la colonización se redujo desde 40,7 a 8,3 %. Esto hizo que se planteara que la cantidad de agua en el suelo óptima para el crecimiento de la planta, puede serlo también para el desarrollo y esporulación de la micorriza (30).

La tolerancia al déficit hídrico en plantas de cítricos micorrizadas se ha asociado a un crecimiento de hifas extra-radicales que facilita la absorción de agua y de nutrientes, especialmente de la nutrición fosfórica. Por otra parte, se modifica la configuración espacial del sistema radical, se incrementa la concentración de la poliamina espermina, existe un ajuste osmótico a través de carbohidratos no estructurales,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  y  $Mg^{2+}$ , y disminuyen las especies reactivas de oxígeno (32).

Otro aspecto, que puede incrementar la tolerancia al déficit hídrico de los árboles de cítricos, es el manejo de la fertilización nitrogenada. En este sentido se demostró que la aspersión foliar de posturas de *C. macrophylla* de dos meses de edad con  $KNO_3$  2 % aceleró la tolerancia de los árboles al déficit hídrico, incrementando los procesos de ajuste osmótico (35).

Los resultados presentados hasta aquí demuestran que, cuando existen limitaciones de agua en el suelo, la selección del portainjerto adecuado, la posible inoculación del mismo con una cepa de HMA eficiente y la aplicación de la fertilización nitrogenada se convierten en un manejo del cultivo que puede mitigar el efecto adverso que provoca el déficit hídrico en las plantas de cítricos.

Es interesante conocer que en los últimos años, debido a las demandas crecientes de agua por parte de la agricultura,

los eventos de sequía sistemáticos y la dificultad para adoptar fuentes hídricas no convencionales para el riego (36), se ha modificado sustancialmente el paradigma de manejo del agua en los frutales, pasando del suministro completo al parcial de las necesidades hídricas del cultivo (37). Una de las técnicas más promisorias para lograr este objetivo es el uso del riego deficitario (DI, siglas en inglés), una estrategia de abastecimiento hídrico propuesta para mejorar la productividad del agua y reducir la aplicación del riego (38).

En cítricos, se han informado resultados en varias especies asociados a la implementación de esta estrategia de riego. Así, por ejemplo, algunos autores (39), demostraron que es posible cultivar árboles de naranjo 'Navelina' (*Citrus sinensis* L. Osb.) de 11 años de edad, injertados sobre patrón citrange 'Carrizo' (*C. sinensis* L. Osb. x *Poncirus trifoliata* L. Osb.), con recursos hídricos limitados en el área del Mediterráneo sin causar reducciones severas en el rendimiento. Los resultados guiaron a que el déficit hídrico disminuyó el rendimiento entre un 10 -12 % pero la productividad del agua incrementó en un 24 % con relación al tratamiento control completamente irrigado. Además, se confirmó la importancia de la etapa fenológica en la respuesta de las plantas al déficit hídrico.

Estos mismos autores, además, evaluaron la influencia de tres tratamientos de riego deficitario sobre el rendimiento y la calidad de los frutos de árboles de naranjo 'Salustiano' de 12 años de edad e informaron que el riego deficitario regulado tiene un efecto importante y significativo en la calidad de los frutos; sin embargo, su efecto no fue tan claro en el rendimiento, a tal punto que el tratamiento de riego al 50 % de la evapotranspiración del cultivo no redujo significativamente este indicador, a pesar de haberlo disminuido prácticamente en casi un 10 % (40).

En Italia, en una plantación joven de naranjo, se estudió el riego deficitario y una sequía parcial de la zona radical, a través del suministro hídrico en función de diferentes porcentajes de la evapotranspiración del cultivo y se comprobó que la composición del fruto se favoreció con las restricciones hídricas impuestas (41).

En la India Central, se encontró que en árboles de mandarina (*Citrus reticulata* Blanco) cv. 'Nagpur' injertados sobre patrón limón 'Rugoso', tratamientos de riego por goteo en días alternos correspondientes al 80 % de la ETc estimularon el crecimiento y el rendimiento de las plantas y ahorró un 29 % del agua de riego, en comparación con el tratamiento control (42). Posteriormente, se sugirió el uso de esta estrategia de riego deficitario para huertos cítricos que crecen en clima cálido y sub-húmedo de la India Central (43).

La aplicación de esta estrategia por un período de tiempo más largo (cinco años) fue investigada en Valencia, España (44). Ellos demostraron que la restricción del suministro hídrico (40 y 60 % del tratamiento control) durante la fase inicial de alargamiento celular de los frutos de árboles de naranjo 'Navelina', no afectó negativamente la cantidad y calidad del rendimiento, siempre que el potencial hídrico del tronco al mediodía ( $\Psi_{st}$ ) no sobrepase el valor de  $-2,0$  MPa.

La importancia del momento de aplicación del riego deficitario en la calidad de los frutos de pomelo (*Citrus paradisi* Macf.), se constató cuando se regaron los árboles al 50 % de la ETc en las fases I, II y III de crecimiento de los frutos. Los resultados demostraron que el tratamiento en la fase I solamente retrasó la maduración externa, mientras que el realizado en la fase II retrasó la maduración del fruto, incrementó la acidez y redujo la concentración de azúcares. El tratamiento en la fase III adelantó la maduración interna (45).

Con anterioridad, se había informado la influencia de la aplicación de riego deficitario (reducción del 40 y 29 % del agua aplicada en el tratamiento control), durante el crecimiento de los frutos, en la calidad de la mandarina 'Fortuna' (*Citrus clementina* Hort. ex. Tanaka x *C. reticulata* Blanco). Ambos tratamientos de riego deficitario mejoraron la calidad del fruto en la cosecha debido a un incremento en los SST y la prolina en el jugo, manteniendo el fruto su calidad más tiempo durante el almacenaje, en comparación con el tratamiento control. Por otra parte, al final del almacenaje, los frutos procedentes de los tratamientos de riego deficitario mostraron una corteza más gruesa y menos afectación del daño por frío (46).

En Cuba, en las condiciones climáticas de la Isla de la Juventud, la obtención de cosechas precoces, con el consiguiente adelanto de la maduración de los frutos de pomelo, estuvo determinada por la humedad del suelo, inducida por la precipitación, en el período comprendido entre la 3ª decena de junio y la 1ª de julio (inicio de la fase III de crecimiento del fruto), de modo que cuando ésta es igual o superior al 85 % de la capacidad de campo permitió la recolección de hasta un 11 y un 43 % de frutos en la 3ª decena de julio y la 1ª de agosto, respectivamente (47)

Un estudio realizado en otra localidad (Ceiba del Agua, provincia Artemisa), se evaluó la influencia del déficit hídrico, sobre el crecimiento del fruto de pomelo a partir de la dinámica del diámetro ecuatorial durante las fases I y II de crecimiento durante dos años; y se comprobó, que los déficits ocurridos desde los 30 hasta los 90 días de edad del fruto, afectaron acentuadamente el crecimiento del mismo, prolongaron en tiempo la fase II de crecimiento lineal, y esta se extendió con respecto al primer año en 40 días más, por consiguiente los frutos



en el momento de la cosecha alcanzaron un tamaño final menor. Como consecuencia, los frutos del primer año a los 110 días, habían obtenido el 90 % del tamaño final, mientras que los del segundo lo alcanzaron alrededor de los 150 días (48).

Estos resultados adquieren una gran connotación, en la actualidad, por la necesidad que se tiene, a nivel global, de cuidar los recursos hídricos y es bien conocida la importancia del agua para todos los seres vivos. Por esa razón, se ha investigado en áreas de diversos países citrícolas como España, Italia, India, entre otros. No hay dudas, que la implantación de un sistema de irrigación en el cultivo de los cítricos que ahorre agua sin afectar significativamente el rendimiento y la calidad de los frutos, se convierte en una opción de gran repercusión económica y ambiental. Además, en las áreas citrícolas, que no cuentan con irrigación y pueden ser afectadas por estrés hídrico (tanto por exceso como por defecto), se hace necesario, establecer estrategias que contribuyan a la mitigación de los efectos adversos que causa dicho estrés. Dentro de ellas, juega un papel importante la selección adecuada del portainjerto, la posible inoculación con cepas de hongos micorrízicos arbusculares eficientes, el suministro adecuado de nutrición nitrogenada, entre otros.

### **EFFECTOS DEL ESTRÉS SALINO EN EL CULTIVO DE LOS CÍTRICOS**

La salinidad está entre los factores ambientales que provocan pérdidas considerables en la producción agrícola a nivel mundial y es uno de los problemas más serios que enfrenta la agricultura sostenible en sistemas de producción bajo riego en las regiones áridas y semiáridas (49). Alrededor del 20% del área cultivada en el mundo y casi la mitad de las tierras bajo riego están afectadas por este estrés (50). Este es un problema crítico, especialmente en los cítricos,

ya que ellos son unos de los cultivos hortícolas, más importantes a nivel global, considerados sensibles a la salinidad (51).

La salinidad causa severos daños en los cítricos, tales como quemaduras en los tejidos, pérdidas en el rendimiento, abscisión foliar y finalmente la muerte de la planta (10). Este estrés ambiental presenta tres componentes: uno iónico ligado a la acumulación hasta niveles tóxicos de los iones  $\text{Cl}^-$  y  $\text{Na}^+$  en el citoplasma, guiando a un desbalance iónico; un componente osmótico debido a la compartimentación de este ión tóxico en la vacuola que provoca que el potencial hídrico del citosol tenga que disminuir para balancear el bajo potencial hídrico externo y asegurar la entrada de agua en la célula vegetal y evitar el daño a la macromolécula (52). Además, de los efectos tóxicos y osmóticos de la salinidad, la alta concentración celular de  $\text{NaCl}$  provoca formación acelerada de especies reactivas de oxígeno (53). Estas especies pueden provocar alteración en el metabolismo normal mediante el daño oxidativo a lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (54).

La acumulación de otros iones, como por ejemplo, el boro, a menudo puede existir simultáneamente y puede tener efectos sinérgicos sobre las respuestas de las plantas al estrés por  $\text{NaCl}$  (55). En cítricos, se ha constatado que la acumulación de  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{B}^{3+}$  y en algunos casos,  $\text{Na}^+$ , en los tejidos foliares puede ser tóxica; sin embargo, es difícil cuantificar la contribución que tanto el efecto osmótico ó el tóxico causa en la disminución del crecimiento inducida por la salinidad, aunque investigadores han encontrado disminución en el crecimiento sin observar síntomas de daño. Por lo tanto, se piensa que los efectos osmóticos son dominantes en el efecto de disminuir el crecimiento, aunque si el estrés permanece, la toxicidad por los iones se puede convertir en el estrés dominante (56).

Por otra parte, la capacidad de las plantas para soportar el estrés salino descansa en el sistema radical y está basada en la capacidad de controlar el consumo de iones por las células radicales, la carga del xilema y la remoción de la sal del xilema y los tejidos superiores (57). La capacidad de los cítricos para restringir el transporte de  $\text{Cl}^-$  de las raíces a las ramas es directamente dependiente del genotipo del portainjerto en cuestión (58).

Los efectos fisiológicos de la salinidad dependen de la duración del estrés, el genotipo y la edad de las plantas (59). Algunos estudios han demostrado que el estrés salino induce un decremento en la fotosíntesis neta y en la conductancia estomática, afectando la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  para la carboxilación (60). Es conocido, también, que los estomas juegan un papel fundamental en la regulación de la transpiración basada en su densidad en la superficie foliar y un mecanismo de cierre, capacita a la planta para controlar las pérdidas de agua en condiciones de estrés ambiental. De hecho, se ha informado, recientemente, que una baja densidad estomática y una transpiración reducida son factores críticos que determinan la tolerancia al estrés y pueden permitir que las plantas se adapten más fácilmente a la salinidad (61).

Para evadir los efectos de la salinidad, las plantas regulan su potencial osmótico y compartimentan los iones tóxicos. La regulación del potencial osmótico para mantener la presión de turgencia incluye varios procesos, tales como el consumo de  $\text{K}^+$ , la compartimentación de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  en la vacuola y la síntesis de solutos compatibles tales como prolina, glicinbetaina, azúcares, polioles, entre otros (62). A nivel molecular, los mecanismos involucrados con la compartimentación del  $\text{Na}^+$  están bien documentados en *Arabidopsis thaliana* y se han caracterizado

muchos genes que codifican para co-transportadores y reguladores de Na<sup>+</sup> (por ejemplo, NHX1, SOS1, SOS2 y SOS3) (63).

En cítricos, recientemente, se informó acerca de las asociaciones entre los niveles de expresión de genes candidatos de transportadores de Na<sup>+</sup> (SOS1, NHX1, HKT1) y la tolerancia al Na<sup>+</sup> de dos patrones de cítricos (mandarino 'Cleopatra' y naranjo trifoliado) que difieren en su capacidad de exclusión del Na<sup>+</sup> en condiciones salinas (64). Ellos sugirieron que la concentración superior de Na<sup>+</sup> en el genotipo naranjo trifoliado y por ende, la baja concentración de este ión en los tallos, es el resultado de la recuperación acelerada del Na<sup>+</sup> de la corriente del xilema y una pobre translocación a los tejidos de la parte aérea, probablemente como consecuencia de la sobre-expresión de SOS1 en raíces y de HKT1 en raíces y parte aérea.

No obstante, lo anterior, en el caso de los cítricos, el daño causado por la salinidad está generalmente asociado con la acumulación de Cl<sup>-</sup> y no con la acumulación de Na<sup>+</sup> (65). Por esta razón, los patrones de cítricos tolerantes a la salinidad son aquellos capaces de excluir los iones Cl<sup>-</sup>, de ahí la importancia de identificar los patrones más tolerantes para las áreas afectadas por salinidad (66).

La lima 'Rangpur' (*Citrus limonia* Osbeck), el mandarino Sunki (*Citrus sunki* Hort. ex Tan.) y el mandarino 'Cleopatra' (*Citrus reshni* Hort. ex Tan.) son patrones considerados tolerantes, mientras que el naranjo trifoliado (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) y sus híbridos, tales como el citrange 'Carrizo' [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck x *P. trifoliata* (L.) Raf.], están considerados como sensibles a la sal (67). No obstante, la sobre-expresión del gen betaína aldehído deshidrogenasa (AhBADH) en árboles de naranjo trifoliado, aceleró la tolerancia al

estrés salino y esto puede estar correlacionado con los bajos niveles de peroxidación lipídica, la protección de la maquinaria fotosintética y el incremento en el consumo de iones K<sup>+</sup> (68).

En este sentido, se estudió la tolerancia a la salinidad de 14 accesiones de mandarino, representativas de la diversidad en ese grupo y se reveló que la tolerancia a la sal estaba relacionada, principalmente, con la limitación en la transportación de iones Cl<sup>-</sup> de las raíces a los tallos y con los procesos de desintoxicación de este ión en las hojas (69). Con anterioridad, se había sugerido que el bajo contenido de Cl<sup>-</sup> podía ser usado como un indicador de tolerancia al estrés salino en genotipos de cítricos y que la explotación de este indicador posibilitaría la evaluación mejorada de los recursos genéticos de cítricos y debía guiar a la identificación de nuevas fuentes de tolerancia para el mejoramiento de los patrones (66).

La duplicación del genoma en los cítricos hace que las plantas adquieran capacidades diferenciadas para absorber y transportar elementos minerales. Para proveer información en este sentido, posturas de *Citrus macrophylla* (CM) 2x y 4x crecieron en salinidad moderada (40 mM NaCl) y alta (80 mM NaCl) durante 30 días y los resultados revelaron que la duplicación del genoma mejora la tolerancia a la toxicidad salina en CM, debido a la inferior acumulación de Cl<sup>-</sup> en las hojas lo que retarda el daño (70).

Por otra parte, la sobre-expresión del gen CBF3/DREB1A de *Arabidopsis thaliana* en plantas de *Citrus macrophylla* incrementó la tolerancia al estrés salino, mostrando las líneas transgénicas un mayor crecimiento, similar acumulación de Cl<sup>-</sup> y Na<sup>+</sup> en las hojas y una mejor conductancia estomática en comparación con las plantas silvestres (71).

La utilización de hongos micorrízicos arbusculares ha sido una de las estrategias utilizadas para mejorar la tolerancia a la

sal de los patrones de cítricos. De esta forma, naranjo trifoliado de 61 días de edad con o sin HMA (*Funneliformis mosseae*) fue sometido a 45 días de estrés por NaCl 100 mM. La micorrización incrementó significativamente el crecimiento de la planta, el contenido relativo de agua y la absorción de K<sup>+</sup> en el tejido y disminuyó la absorción de Na<sup>+</sup> en condiciones o no de estrés. Así, el HMA incrementó significativamente la relación K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> en hojas, raíces y planta completa en condiciones o no de estrés. Se sugirió que el incremento de la absorción selectiva del K<sup>+</sup> sobre el Na<sup>+</sup> estimulado por las micorrizas aceleró la tolerancia de las plantas al estrés por NaCl, confiriendo así un mayor contenido relativo de agua y crecimiento a las posturas de cítricos micorrizadas (72).

Con posterioridad, se comprobó que la respuesta a la micorrización depende de la sensibilidad del portainjerto al estrés por NaCl (73). De esta forma, posturas de mandarino 'Cleopatra' (*Citrus reshni* Hort. ex Tan.) y de 'Alemow' (*Citrus macrophylla* Wester) se inocularon con una mezcla de HMA (*Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae*) y se sometieron a estrés por NaCl. Tres meses después se pudo constatar que la inoculación fúngica incrementó significativamente el crecimiento de las plantas estresadas en el caso de las posturas de mandarino 'Cleopatra'; sin embargo, la inoculación en 'Alemow' no atenuó el efecto negativo de la salinidad.

El efecto beneficioso de la micorrización no estuvo relacionado con la protección contra el consumo de Na<sup>+</sup> ó Cl<sup>-</sup>, sino esta respuesta estuvo asociada con el estado nutricional de las plantas, ya que se demostró que HMA alteró la respuesta al estrés salino, mejorando más la nutrición fosfórica, potásica, férrica y cúprica en las plantas de mandarino 'Cleopatra' que en 'Alemow'.

Además, la micorrización incrementó la concentración de  $Mg^{2+}$  en las raíces, pero esta fue superior en mandarina 'Cleopatra' que en 'Alemow'; lo que explicó por qué los hongos micorrízicos no recuperaron completamente las concentraciones de clorofilas en 'Alemow'.

Otra de las estrategias que se ha evaluado, es la nutrición con  $NH_4^+$ . Así, se demostró que la nutrición con  $NH_4^+$  en plantas de citrange 'Carrizo' actúa como inductor de resistencia contra condiciones de salinidad. El  $NH_4^+$  confiere resistencia por estimulación del ácido abscísico y de las poliaminas, especialmente la putrescina e incrementando el contenido basal de  $H_2O_2$  y prolina; además de que se redujo el consumo de iones  $Cl^-$  después del estrés salino (74).

Posteriormente, se informó que la aplicación de  $KNO_3$  en tres cultivares de limón contrarrestó el efecto dañino del estrés por  $NaCl$ , por lo que es altamente recomendado para su uso por los cultivadores con problemas de este tipo de sal (75).

Las aplicaciones de la fitoalexina resveratrol y el  $\alpha$ -tocoferol (76), así como del ácido ascórbico y la melatonina (77), han sido otras de las estrategias que se han utilizado para mitigar los efectos dañinos del estrés salino. En el primer caso, se encontró que, la combinación de resveratrol y  $\alpha$ -tocoferol redujo el daño de las membranas inducido por el  $NaCl$ , la degradación de los pigmentos, la acumulación de  $H_2O_2$  en las hojas y restableció la reducción de la fotosíntesis inducida por la sal. Además, esta aplicación redujo la translocación de  $Na^+$  y  $Cl^-$  hacia las hojas.

Por su parte, la aplicación de ácido ascórbico y melatonina a posturas de *Citrus aurantium* evidenció que este tratamiento moduló diferencialmente los carbohidratos, la prolina, los fenoles, la glutatión y la fuerza antioxidante total de los tejidos, comparado con el tratamiento de  $NaCl$  solo.

Esta combinación fue capaz de regular la expresión de los genes *CaMIPS*, *CaSLAH1* y *CaMYB73* y por ende, de acelerar el metabolismo de los azúcares, la homeostasis de los iones y la regulación de la transcripción.

Todos estos resultados revelan, que existen varias estrategias para reducir el daño que el estrés salino provoca en el cultivo de los cítricos y por ende, reducir las pérdidas inducidas en el rendimiento y la calidad de los frutos. No obstante, no se debe perder de vista que, en condiciones naturales, los árboles cítricos, a menudo experimentan múltiples estreses al mismo tiempo, por lo tanto, hay interacciones directas e indirectas entre la salinidad y casi todos los estreses abióticos físicos que incluyen la inundación, la sequía, la deficiencia de nutrientes, la irradiación alta, la temperatura alta y la demanda evaporativa atmosférica alta. Además, el estrés de salinidad tiene efectos directos sobre las raíces, predisponiendo a los árboles a estreses ambientales bióticos incluyendo ataque por pudrición de raíces, nemátodos y enfermedades bacterianas (76).

## CONCLUSIONES

Los resultados presentados en esta revisión brindan la posibilidad de dominar los efectos adversos que tanto el estrés hídrico como salino provoca en los cítricos y además, dan una visión actualizada de algunas de las estrategias que se han asumido para reducir los daños provocados por estos estreses a las plantas. Se destaca la importancia de la selección del portainjerto como uno de los elementos claves, se propone la inoculación con cepas adecuadas de hongos micorrízicos arbusculares, la cual contribuye a la tolerancia tanto al estrés hídrico como salino; así como a la aplicación de algunos agentes químicos.

De gran actualidad e importancia económica y ambiental, resultan las investigaciones realizadas para la implantación del riego deficitario en varios países citrícolas, pues esta tecnología permite un ahorro considerable de agua sin afectar sensiblemente el rendimiento ni la calidad de los frutos.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*. 2011;333(6042):616–20. doi:10.1126/science.1204531
2. Gornall J, Betts R, Burke E, Clark R, Camp J, Willett K, et al. Implications of climate change for agricultural productivity in the early twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010;365(1554):2973–89. doi:10.1098/rstb.2010.0158
3. Parry MAJ, Flexas J, Medrano H. Prospects for crop production under drought: research priorities and future directions. *Annals of Applied Biology*. 2005;147(3):211–26. doi:10.1111/j.1744-7348.2005.00032.x
4. Passioura J. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*. 2006;58(2):113–7. doi:10.1093/jxb/erl212
5. Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. 2009;103(4):551–60. doi:10.1093/aob/mcn125
6. Shukla N, Awasthi RP, Rawat L, Kumar J. Biochemical and physiological responses of rice (*Oryza sativa* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2012;54:78–88. doi:10.1016/j.plaphy.2012.02.001
7. Lamz PA, González CMC. La salinidad como problema en la agricultura: la mejora vegetal una solución inmediata. *Cultivos Tropicales*. 2013;34(4):31–42.
8. Rodríguez-Gamir J, Primo-Millo E, Forner JB, Forner-Giner MA. Citrus rootstock responses to water stress. *Scientia Horticulturae*. 2010;126(2):95–102. doi:10.1016/j.scienta.2010.06.015

9. García-Sánchez F, Syvertsen JP, Gimeno V, Botía P, Perez-Perez JG. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. *Physiologia Plantarum*. 2007;130(4):532–42. doi:10.1111/j.1399-3054.2007.00925.x
10. Romero-Aranda R, Moya JL, Tadeo FR, Legaz F, Primo-Millo E, Talon M. Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: beneficial and detrimental effects of cations. *Plant, Cell & Environment*. 1998;21(12):1243–53. doi:10.1046/j.1365-3040.1998.00349.x
11. Taiz L, Zeiger E. *Plant physiology*. 4th ed. Sunderland, Mass: Sinauer Associates; 2006. 764 p.
12. Colmer TD, Voesenek LACJ. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*. 2009;36(8):665. doi:10.1071/FP09144
13. Comstock JP. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(367):195–200. doi:10.1093/jexbot/53.367.195
14. Pezeshki SR, DeLaune RD, Anderson PH. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. *Journal of Plant Nutrition*. 1999;22(9):1481–94. doi:10.1080/01904169909365729
15. Vu JCV, Yelenosky G. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiologia Plantarum*. 1991;81(1):7–14. doi:10.1111/j.1399-3054.1991.tb01705.x
16. Ortuño MF, Alarcón JJ, Nicolás E, Torrecillas A. Water status indicators of lemon trees in response to flooding and recovery. *Biologia Plantarum*. 2007;51(2):292–6. doi:10.1007/s10535-007-0058-0
17. Syvertsen JP, Zablutowicz RM, Smith ML. Soil temperature and flooding effects on two species of citrus: I. Plant growth and hydraulic conductivity. *Plant and Soil*. 1983;72(1):3–12. doi:10.1007/BF02185089
18. Arbona V, Gómez-Cadenas A. Hormonal Modulation of Citrus Responses to Flooding. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2008;27(3):241–50. doi:10.1007/s00344-008-9051-x
19. Arbona V, Hossain Z, López-Climent MF, Pérez-Clemente RM, Gómez-Cadenas A. Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*. 2008;132(4):452–66. doi:10.1111/j.1399-3054.2007.01029.x
20. Martínez-Alcántara B, Jover S, Quiñones A, Forner-Giner MÁ, Rodríguez-Gamir J, Legaz F, et al. Flooding affects uptake and distribution of carbon and nitrogen in citrus seedlings. *Journal of Plant Physiology*. 2012;169(12):1150–7. doi:10.1016/j.jplph.2012.03.016
21. Rodríguez-Gamir J, Ancillo G, González-Mas MC, Primo-Millo E, Iglesias DJ, Forner-Giner MA. Root signalling and modulation of stomatal closure in flooded citrus seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2011;49(6):636–45. doi:10.1016/j.plaphy.2011.03.003
22. Wu Q-S, Zou Y-N, Huang Y-M. The arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture and antioxidant enzyme activities of citrus seedlings. *Fungal Ecology*. 2013;6(1):37–43. doi:10.1016/j.funeco.2012.09.002
23. García-Tejero I, Jiménez JA, Reyes MC, Carmona A, Pérez R, Muriel JL. Aplicación de caudales limitados de agua en plantaciones de cítricos del valle del Guadalquivir. *Fruticultura Profesional*. 2008;173:5–16.
24. Sánchez-Blanco MJ, Torrecillas A, León A, del Amor F. The effect of different irrigation treatments on yield and quality of Verna lemon. *Plant and Soil*. 1989;120(2):299–302. doi:10.1007/BF02377080
25. Gonzalez-Altozano P, Castel JL. Effects of regulated deficit irrigation in 'Clementina de Nules' citrus trees growth, yield and fruit quality. *Acta Horticulturae*. 2000;(537):749–58. doi:10.17660/ActaHortic.2000.537.89
26. Verreynne JS, Rabe E, Theron KI. The effect of combined deficit irrigation and summer trunk girdling on the internal fruit quality of 'Marisol' Clementines. *Scientia Horticulturae*. 2001;91(1–2):25–37. doi:10.1016/S0304-4238(01)00233-3
27. Pedroso FKJV, Prudente DA, Bueno ACR, Machado EC, Ribeiro RV. Drought tolerance in citrus trees is enhanced by rootstock-dependent changes in root growth and carbohydrate availability. *Environmental and Experimental Botany*. 2014;101:26–35. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.12.024
28. de Campos MKF, de Carvalho K, de Souza FS, Marur CJ, Pereira LFP, Filho JCB, et al. Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic 'Swingle' citrumelo plants over-accumulating proline. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;72(2):242–50. doi:10.1016/j.envexpbot.2011.03.009
29. Sun P, Zhu X, Huang X, Liu J-H. Overexpression of a stress-responsive MYB transcription factor of *Poncirus trifoliata* confers enhanced dehydration tolerance and increases polyamine biosynthesis. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014;78:71–9. doi:10.1016/j.plaphy.2014.02.022
30. Augé RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 2001;11(1):3–42. doi:10.1007/s005720100097
31. Levy Y, Krikun J. Effect of Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza on Citrus jambhiri Water Relations. *The New Phytologist*. 1980;85(1):25–31.
32. Wu Q-S, Srivastava AK, Zou Y-N. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. *Scientia Horticulturae*. 2013;164:77–87. doi:10.1016/j.scienta.2013.09.010
33. Entry JA, Rygielwicz PT, Watrud LS, Donnelly PK. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*. 2002;7(1):123–38. doi:10.1016/S1093-0191(01)00109-5
34. Wu QS, Zou YN. Mycorrhizal influence on nutrient uptake of citrus exposed to drought stress. *Philippine Agricultural Scientist*. 2009;92(1):33–8.



35. Gimeno V, Díaz-López L, Simón-Grao S, Martínez V, Martínez-Nicolás JJ, García-Sánchez F. Foliar potassium nitrate application improves the tolerance of *Citrus macrophylla* L. seedlings to drought conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014;83:308–15. doi:10.1016/j.plaphy.2014.08.008
36. Cirelli GL, Consoli S, Di Grande V. Long-term storage of reclaimed water: the case studies in Sicily (Italy). *Desalination*. 2008;218(1–3):62–73. doi:10.1016/j.desal.2006.09.030
37. Ruiz-Sanchez MC, Domingo R, Castel JR. Review. Deficit irrigation in fruit trees and vines in Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 2010;8(S2):5–20. doi:10.5424/sjar/201008S2-1343
38. English M, Raja SN. Perspectives on deficit irrigation. *Agricultural Water Management*. 1996;32(1):1–14. doi:10.1016/S0378-3774(96)01255-3
39. García-Tejero I, Romero-Vicente R, Jiménez-Bocanegra JA, Martínez-García G, Durán-Zuazo VH, Muriel-Fernández JL. Response of citrus trees to deficit irrigation during different phenological periods in relation to yield, fruit quality, and water productivity. *Agricultural Water Management*. 2010;97(5):689–99. doi:10.1016/j.agwat.2009.12.012
40. García-Tejero I, Jiménez-Bocanegra JA, Martínez G, Romero R, Durán-Zuazo VH, Muriel-Fernández JL. Positive impact of regulated deficit irrigation on yield and fruit quality in a commercial citrus orchard [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck, cv. salustiano]. *Agricultural Water Management*. 2010;97(5):614–22. doi:10.1016/j.agwat.2009.12.005
41. Consoli S, Stagno F, Rocuzzo G, Cirelli GL, Intrigliolo F. Sustainable management of limited water resources in a young orange orchard. *Agricultural Water Management*. 2014;132:60–8. doi:10.1016/j.agwat.2013.10.006
42. Panigrahi P, Srivastava AK, Huchche AD. Effects of drip irrigation regimes and basin irrigation on Nagpur mandarin agronomical and physiological performance. *Agricultural Water Management*. 2012;104:79–88. doi:10.1016/j.agwat.2011.11.018
43. Panigrahi P, Srivastava AK. Effective management of irrigation water in citrus orchards under a water scarce hot sub-humid region. *Scientia Horticulturae*. 2016;210:6–13. doi:10.1016/j.scienta.2016.07.008
44. Gasque M, Martí P, Granero B, González-Altozano P. Effects of long-term summer deficit irrigation on 'Navelina' citrus trees. *Agricultural Water Management*. 2016;169:140–7. doi:10.1016/j.agwat.2016.02.028
45. Navarro JM, Botía P, Pérez-Pérez JG. Influence of deficit irrigation timing on the fruit quality of grapefruit (*Citrus paradisi* Mac.). *Food Chemistry*. 2015;175:329–36. doi:10.1016/j.foodchem.2014.11.152
46. Conesa MR, García-Salinas MD, de la Rosa JM, Fernández-Trujillo JP, Domingo R, Pérez-Pastor A. Effects of deficit irrigation applied during fruit growth period of late mandarin trees on harvest quality, cold storage and subsequent shelf-life. *Scientia Horticulturae*. 2014;165:344–51. doi:10.1016/j.scienta.2013.11.023
47. Betancourt M, García ME, Castro-López T, Pérez Y, Mesejo C, Martínez-Fuentes A, et al. Influencia de la temperatura y la humedad del suelo sobre la época de recolección del pomelo (*Citrus paradisi* Macf.) cultivado en condiciones de clima Tropical Húmedo. *Levante Agrícola*. 2006;(382):284–93.
48. Betancourt M, García ME, Aranguren M, Álvarez A, Reyes N. Breve Reseña sobre el impacto del cambio climático en la citricultura cubana. *Mitigación y Adaptación. CitriFruit*. 2015;32(2):57–63.
49. Ravindran KC, Venkatesan K, Balakrishnan V, Chellappan KP, Balasubramanian T. Restoration of saline land by halophytes for Indian soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 2007;39(10):2661–4. doi:10.1016/j.soilbio.2007.02.005
50. Munns R, Tester M. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*. 2008;59(1):651–81. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
51. Al-Yassin A. Review: Adverse effects of salinity on citrus. *International Journal of Agriculture & Biology*. 2005;7(4):668–680.
52. Ellouzi H, Hamed KB, Cela J, Munné-Bosch S, Abdely C. Early effects of salt stress on the physiological and oxidative status of *Cakile maritima* (halophyte) and *Arabidopsis thaliana* (glycophyte). *Physiologia Plantarum*. 2011;142(2):128–43. doi:10.1111/j.1399-3054.2011.01450.x
53. Hernandez JA, Almansa MS. Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves. *Physiologia Plantarum*. 2002;115(2):251–7. doi:10.1034/j.1399-3054.2002.1150211.x
54. Foyer CH, Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell & Environment*. 2005;28(8):1056–71. doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x
55. Masood S, Saleh L, Witzel K, Plieth C, Mühling KH. Determination of oxidative stress in wheat leaves as influenced by boron toxicity and NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2012;56:56–61. doi:10.1016/j.plaphy.2012.04.011
56. Grattan SR, Diaz FJ, Pedrero F, Vivaldi GA. Assessing the suitability of saline wastewaters for irrigation of Citrus spp.: Emphasis on boron and specific-ion interactions. *Agricultural Water Management*. 2015;157:48–58. doi:10.1016/j.agwat.2015.01.002
57. Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*. 2002;25(2):239–50. doi:10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x
58. Brumós J, Colmenero-Flores JM, Conesa A, Izquierdo P, Sánchez G, Iglesias DJ, et al. Membrane transporters and carbon metabolism implicated in chloride homeostasis differentiate salt stress responses in tolerant and sensitive Citrus rootstocks. *Functional & Integrative Genomics*. 2009;9(3):293–309. doi:10.1007/s10142-008-0107-6
59. Koyro H-W. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environmental and Experimental Botany*. 2006;56(2):136–46. doi:10.1016/j.envexpbot.2005.02.001

60. Orsini F, Alnayef M, Bona S, Maggio A, Gianquinto G. Low stomatal density and reduced transpiration facilitate strawberry adaptation to salinity. *Environmental and Experimental Botany*. 2012;81:1–10. doi:10.1016/j.envexpbot.2012.02.005
61. Ashraf M, Wu L. Breeding for Salinity Tolerance in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1994;13(1):17–42. doi:10.1080/07352689409701906
62. Guo Y, Qiu Q-S, Quintero FJ, Pardo JM, Ohta M, Zhang C, et al. Transgenic Evaluation of Activated Mutant Alleles of SOS2 Reveals a Critical Requirement for Its Kinase Activity and C-Terminal Regulatory Domain for Salt Tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell Online*. 2004;16(2):435–49. doi:10.1105/tpc.019174
63. Martínez-Alcántara B, Martínez-Cuenca MR, Quiñones A, Iglesias DJ, Primo-Millo E, Forner-Giner MA. Comparative expression of candidate genes involved in sodium transport and compartmentation in citrus. *Environmental and Experimental Botany*. 2015;111:52–62. doi:10.1016/j.envexpbot.2014.11.002
64. Moya JL, Gómez-Cadenas A, Primo-Millo E, Talón M. Chloride absorption in salt-sensitive Carrizo citrange and salt-tolerant Cleopatra mandarin citrus rootstocks is linked to water use. *Journal of Experimental Botany*. 2003;54(383):825–33. doi:10.1093/jxb/erg064
65. Hussain S, Luro F, Costantino G, Ollitrault P, Morillon R. Physiological analysis of salt stress behaviour of citrus species and genera: Low chloride accumulation as an indicator of salt tolerance. *South African Journal of Botany*. 2012;81:103–12. doi:10.1016/j.sajb.2012.06.004
66. Yahmed BJ, Novillo P, Garcia-Lor A, Salvador A, Ben Mimoun M, Luro F, et al. Salt tolerance traits revealed in mandarins (*Citrus reticulata* Blanco) are mainly related to root-to-shoot Cl<sup>-</sup> translocation limitation and leaf detoxification processes. *Scientia Horticulturae*. 2015;191:90–100. doi:10.1016/j.scienta.2015.05.005
67. Fu X-Z, Khan EU, Hu S-S, Fan Q-J, Liu J-H. Overexpression of the betaine aldehyde dehydrogenase gene from *Atriplex hortensis* enhances salt tolerance in the transgenic trifoliate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.). *Environmental and Experimental Botany*. 2011;74:106–13. doi:10.1016/j.envexpbot.2011.05.006
68. Simpson CR, Nelson SD, Melgar JC, Jifon J, Schuster G, Volder A. Effects of salinity on physiological parameters of grafted and ungrafted citrus trees. *Scientia Horticulturae*. 2015;197:483–9. doi:10.1016/j.scienta.2015.10.010
69. Ruiz M, Quiñones A, Martínez-Alcántara B, Aleza P, Morillon R, Navarro L, et al. Effects of salinity on diploid (2x) and doubled diploid (4x) *Citrus macrophylla* genotypes. *Scientia Horticulturae*. 2016;207:33–40. doi:10.1016/j.scienta.2016.05.007
70. Alvarez-Gerding X, Espinoza C, Inostroza-Blancheteau C, Arce-Johnson P. Molecular and physiological changes in response to salt stress in Citrus macrophylla W plants overexpressing Arabidopsis CBF3/DREB1A. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;92:71–80. doi:10.1016/j.plaphy.2015.04.005
71. Wu Q-S, Zou Y-N, He X-H. Mycorrhizal symbiosis enhances tolerance to NaCl stress through selective absorption but not selective transport of K<sup>+</sup> over Na<sup>+</sup> in trifoliate orange. *Scientia Horticulturae*. 2013;160:366–74. doi:10.1016/j.scienta.2013.06.011
72. Navarro JM, Pérez-Tornero O, Morte A. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi depends on the rootstock salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 2014;171(1):76–85. doi:10.1016/j.jplph.2013.06.006
73. Fernández-Crespo E, Camañes G, García-Agustín P. Ammonium enhances resistance to salinity stress in citrus plants. *Journal of Plant Physiology*. 2012;169(12):1183–91. doi:10.1016/j.jplph.2012.04.011
74. Tsabarducas V, Chatzistathis T, Therios I, Koukourikou-Petridou M, Tananaki C. Differential tolerance of 3 self-rooted Citrus limon cultivars to NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;97:196–206. doi:10.1016/j.plaphy.2015.10.007
75. Kostopoulou Z, Therios I, Molassiotis A. Resveratrol and its combination with  $\alpha$ -tocopherol mediate salt adaptation in citrus seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014;78:1–9. doi:10.1016/j.plaphy.2014.02.011
76. Kostopoulou Z, Therios I, Roumeliotis E, Kanellis AK, Molassiotis A. Melatonin combined with ascorbic acid provides salt adaptation in *Citrus aurantium* L. seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;86:155–65. doi:10.1016/j.plaphy.2014.11.021
77. Syvertsen JP, Garcia-Sanchez F. Multiple abiotic stresses occurring with salinity stress in citrus. *Environmental and Experimental Botany*. 2014;103:128–37. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.09.015

Recibido: 7 de noviembre de 2016

Aceptado: 4 de mayo de 2017