



El déficit hídrico en los cultivos y la acción de los microorganismos

Water deficit in crops and the action of microorganisms

 **Arasay Santa Cruz-Suárez***,  **María Caridad Nápoles-García**,  **Donaldo Morales-Guevara**

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700

RESUMEN: Una tercera parte de la superficie del planeta se considera como árida o semiárida, mientras que la mayoría de la superficie restante está sujeta a períodos temporales de déficit hídrico. La sequía es considerada como uno de los mayores desastres naturales del mundo, el más frecuente y persistente, el de mayor efecto negativo para la producción agrícola y también como la causante de impactos adversos reales en el medio ambiente. El agua constituye el principal factor limitante del crecimiento de las plantas en la tierra, actuando como una fuerza selectiva de primer grado para la evolución y distribución de las especies vegetales. Se conoce, que los microorganismos del suelo contribuyen con un amplio rango de servicios esenciales a la sostenibilidad de todos los ecosistemas. Ellos actúan como los principales agentes impulsores del ciclo de nutrientes; regulan la dinámica de la materia orgánica del suelo, el secuestro de carbono y la emisión de gases de efecto invernadero; modifican la estructura física del suelo y el régimen de agua. La inoculación de algunos microorganismos mejora la eficiencia de la toma de nutrientes, promueve el crecimiento y rendimiento de las plantas, atenuando de esta forma los efectos adversos del estrés. El presente trabajo estuvo encaminado a profundizar en el conocimiento de los efectos del déficit hídrico en los cultivos y el papel de algunos microorganismos en la mitigación de este estrés sobre las plantas.

Palabras clave: agua, estrés, inoculación, sostenibilidad.

ABSTRACT: One third of the planet's surface is considered arid or semi-arid, while most of the remaining surface is subject to temporary periods of water deficit. Drought is considered to be one of the world's major natural disasters, the most frequent and persistent, the one with the greatest negative effect on agricultural production and also the one that causes real adverse impacts on the environment. Water is the main limiting factor for plant growth on earth, acting as a first degree selective force for the evolution and distribution of plant species. Soil microorganisms are known to contribute a wide range of essential services to the sustainability of all ecosystems. They act as the main drivers of nutrient cycling; they regulate soil organic matter dynamics, carbon sequestration and greenhouse gas emissions; they modify soil physical structure and water regime. Inoculation of some microorganisms improves the efficiency of nutrient uptake, promotes plant growth and yield, thus attenuating the adverse effects of stress. The present work was aimed to deepen the knowledge of water deficit effects on crops and the role of some microorganisms in the mitigation of this stress on plants.

Key words: water, stress, inoculation, sustainability.

INTRODUCCIÓN

El agua es el componente esencial en la vida, en las plantas constituye aproximadamente del 85 % al 90 % de su masa y está presente en todos los procesos vitales que tienen lugar en su interior (1). La agricultura consume, anualmente, el 70 % del agua total utilizada para todos los usos (2) y durante el establecimiento de los cultivos, su

éxito dependerá en gran parte al acceso del agua que se tenga (3). Es un hecho ampliamente conocido la sensibilidad individual que cada fase de desarrollo de un cultivo presenta a los factores ambientales y, en particular, a la falta de humedad en el suelo que pueda ocasionar estrés hídrico (4). Por estas razones, la humanidad se enfrenta a un nuevo reto, el de producir más alimento con menos agua.

*Autor para correspondencia: arasay@inca.edu.cu

Recibido: 15/12/2020

Aceptado: 27/09/2021

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Son disímiles las funciones de los microorganismos en el suelo y la posibilidad de las plantas de asociarse con muchos de ellos, los cuales le proporcionan la capacidad de adaptarse a las condiciones ambientales donde se desarrollan; ellos actúan directa e indirectamente, sobre el crecimiento de las plantas y su capacidad para tolerar condiciones adversas de estrés biótico y abiótico, sus funciones difieren, desde biofertilizantes, fitoestimuladores, biocontroladores, bioprotectores, hasta la combinación de varios de ellos (5). De ahí, que su empleo reviste gran importancia en la búsqueda de nuevas alternativas para mitigar las consecuencias que ocasiona la escasez del agua.

El presente trabajo se propone como objetivo profundizar en el conocimiento de los efectos del déficit hídrico en los cultivos y el papel de algunos microorganismos en la mitigación de este estrés sobre las plantas.

Déficit hídrico

El déficit hídrico constituye el estrés abiótico de mayor incidencia en el crecimiento de las plantas (6). Desde el punto de vista ecofisiológico, ocurre cuando no hay suficiente agua en la zona radical de las plantas para poder satisfacer sus necesidades, en un momento y lugar determinados, es decir, cuando el agua transpirada excede al agua absorbida (7). Desde un punto de vista fisiológico, la palabra estrés remite a algún tipo de sufrimiento, ej., una alteración del funcionamiento normal con consecuencias en el crecimiento o el desarrollo de la planta (8).

La falta de disponibilidad hídrica que causa el estrés, puede deberse a un déficit hídrico edáfico, a una demanda evaporativa atmosférica excesiva, o a la interacción de ambos factores (9). Este tipo de estrés por sequía hidroedáfica o agrícola, como se conoce, se considera un episodio transitorio para las plantas (10).

Existen dos criterios, asentados en los autores que afirman, teniendo en cuenta consideraciones teóricas termodinámicas, que el estrés hídrico es causado por una disminución del potencial hídrico del suelo (Ψ_S); y los que afirman, basados en evidencias empíricas, que es causado por una disminución del contenido de humedad edáfica, referido en términos de la fracción de agua edáfica transpirable (FTSW) (11). Es razonable pensar que ambas posturas pueden tener algo de razón, ya que una disponibilidad de agua insuficiente podría deberse a una disminución del Ψ_S a medida que el suelo se seca, pero también, a una disminución de la capacidad del suelo para proveer agua, aspecto este último que podría depender de su FTSW. No solo ocurre déficit hídrico cuando hay poca agua en el ambiente (12), también puede ser el resultado de bajas precipitaciones, excesiva salinidad y temperaturas extremas, frías o calientes (13).

Efectos del déficit hídrico en las plantas

El déficit hídrico acarrea importantes consecuencias para la fisiología y la morfología de las plantas. Provoca, a corto y mediano plazo, un descenso del potencial hídrico, del

contenido relativo de agua y de la conductividad estomática (14). Este efecto resulta en impactos negativos en el crecimiento y la producción de las plantas, ocasiona cambios anatómicos por modificaciones en el tamaño de las células, senescencia, y hasta la muerte en muchas especies (15). La magnitud de los daños provocados depende, principalmente, de su duración, intensidad y época en que sucede dentro del ciclo del cultivo (16).

Cuando al inicio del ciclo de un cultivo productivo queda comprometida la primera etapa de germinación de las semillas, con deficiencias de humedad presentes en el suelo durante la siembra, se ve afectada la imbibición y, por consiguiente, la activación de procesos metabólicos, como la rehidratación, los mecanismos de reparación (membranas, proteínas y ADN), la elongación celular y la aparición de la radícula (11). En una investigación realizada en trigo (*Triticum aestivum* L.), simulando la sequía con polyethylen glycol, se determinó que a medida que esta aumenta, la germinación de las plántulas disminuye en un 50 % (17).

Algunas investigaciones en varios cultivos hacen referencia, a que el proceso fisiológico de fotosíntesis también queda afectado por los distintos niveles de sequía (18). Otras manifestaciones repercuten en una disminución en la síntesis de proteínas y en la fotorrespiración, se afecta la translocación de fotosintatos, los reguladores de crecimiento (19) y se reduce el intercambio gaseoso, lo que limita la producción de biomasa (20). De estos eventos se deriva una reducción del crecimiento de los órganos vegetales (21) que, si se mantiene por períodos prolongados, se presenta una modificación del área específica de las hojas (22), lo que origina menor área foliar expuesta a radiación solar (23). Una muestra de ello lo constituye un trabajo realizado en plantas de algodón (*Gossypium hirsutum* L.), al indicar que en ambientes de déficit hídrico existe una fuerte disminución de la expansión foliar (24). En el cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), también se encontró menor crecimiento foliar en plantas sometidas a sequía en la fase vegetativa, dado a una reducción en la tasa de expansión de la parte aérea y el desarrollo del área foliar, provocado por una disminución en la presión de turgencia de las hojas (25).

En cuanto a la reproducción de las plantas, una fase influenciada negativamente por la falta de agua es la floración. Parece ser la más sensible en la mayor parte de los cultivos en que su producto final lo constituyen granos o frutos (4). A medida que el estrés hídrico es más severo, la reducción de la actividad fotosintética provoca una disminución de la tasa de división celular y, en consecuencia, se detiene la iniciación de nuevos primordios foliares (26). El equilibrio entre la producción de asimilados y la demanda del desarrollo de los órganos reproductivos se ve gravemente afectada por la reducción del área foliar fotosintéticamente activa (27). Referido a ello, en plantas de naranjo dulce [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] cv. 'Valencia late', se observó un incremento en el aborto floral de las plantas que recibieron una menor lámina de agua, el estrés moderado incrementó la abscisión de flores y frutos (28).

En relación a la etapa de producción de un cultivo, la fotosíntesis juega un papel importante (29), ya que el rendimiento del grano está potencialmente influenciado por la duración de la tasa de acumulación de carbohidratos (30). El déficit hídrico puede afectar el uso de carbohidratos, básicamente, cambiando la eficiencia con la que los fotoasimilados se convierten en desarrollo de nuevas partes en la planta (31). Los rendimientos a obtener en un cultivo dependerán de la producción, siendo este último otro factor vulnerable por la sequía. Se ha comprobado, en plantas de uva (*Vitis vinifera* L.), que los menores rendimientos se obtienen cuando las plantas no reciben riego, en la etapa comprendida entre brotación reproductiva y envero (22). Igualmente, en plantas de granado (*Punica granatum* L.) desarrolladas en situaciones de estrés severo, se percibió afectado el rendimiento y la calidad de los frutos (32).

Respuesta de las plantas ante el déficit hídrico

A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado varias estrategias ante el déficit hídrico que le permiten aliviar, tolerar y adaptarse a tales circunstancias (33). Las condiciones de estrés producen dos tipos de respuesta en los organismos: las que tienden a evitar o prevenir el estrés (mecanismos evitadores) y aquellas que les permiten resistirlo (mecanismos de tolerancia) (34). Otro tipo de mecanismo, no considerado por muchos autores como de auténtica resistencia al déficit hídrico, es el mecanismo elusivo o de escape de la sequía (35). Dentro de esta estrategia, algunas plantas anuales completan su ciclo vital antes del estrés hídrico (en primavera), y por lo tanto, producen semillas que pueden soportar el período desfavorable por un tiempo prolongado (36). No obstante, dentro de esta estrategia de escape cabe incluir especies que entran en una dormancia vegetativa parcial durante la sequía (35).

En los mecanismos evitadores, las plantas minimizan la penetración del estrés en sus tejidos. Las especies que siguen esta estrategia maximizan la absorción de agua, por ejemplo, mediante sistemas radicales profundos, o minimizan las pérdidas de agua a través del cierre de estomas rápido y sensible a ligeros descensos del contenido hídrico de los tejidos o al potencial hídrico, la formación de hojas pequeñas, bajas tasas de transpiración y cambios de las propiedades hidráulicas del xilema (37). Es por ello, que dentro de esta estrategia se encuentran dos mecanismos evitadores: uno, por derroche de agua, el cual permite mantener hidratados los tejidos en plena sequía, siempre que el acceso al agua del suelo y su distribución interna por el xilema no sea limitante, y otro, por ahorro de agua. Ambos, mantienen a las plantas dentro del estado de turgencia, y cuando las condiciones de déficit hídrico se acentúan, los derrochadores no pueden mantener las elevadas tasas de transpiración, por lo que se vuelven ahorradores o el individuo muere (38).

En relación a los mecanismos de tolerancia, son muy específicos de la deformación que se produzca. Se desencadenan diferentes modos de resistencia, e incluso,

llegan a ser toleradas las deformaciones plásticas. Estas especies tienen mecanismos que minimizan o eliminan la deformación que pueden sufrir como consecuencia del estrés, alcanzando un equilibrio termodinámico con el estrés sin sufrir daños. Un aspecto importante de esta estrategia son los mecanismos reparadores de ese estrés, que la planta tiene que poner en funcionamiento cuando éste ha dejado de actuar (12). Los mecanismos que confieren tolerancia a la sequía están basados en la estabilización estructural por hidratación preferencial, mientras que los mecanismos que otorgan tolerancia a la desecación están basados en el reemplazo del agua por moléculas que forman puentes de hidrógeno (39).

A nivel celular y molecular, una de las principales respuestas de las plantas para adaptarse al ambiente ante esta limitación, es la modificación de genes específicos. Esta acción depende de la naturaleza, duración y severidad del estrés (37). Los genes inducidos por el déficit hídrico se categorizan en tres grupos: 1) genes que codifican proteínas con funciones estructurales o enzimáticas conocidas; 2) proteínas con funciones aún desconocidas y 3) proteínas reguladoras (40). Pero la función de estos genes no es solamente proteger a las células vegetales de la deshidratación, sino que también actúan en la regulación de otros genes que se traducen en señales de respuesta al estrés hídrico (41). Ante situaciones de deficiencias hídricas, ciertas enzimas y proteínas son afectadas y pierden su actividad biológica. Por lo tanto, el mantenimiento de las proteínas en su forma funcional y el prevenir el agregado de proteínas, resulta particularmente importante para la vida de la célula bajo condiciones de estrés (39).

Se ha detectado que cuando algunas plantas se desarrollan bajo deficiencias de agua, acumulan mayor cantidad de ABA, de prolina y de algunos azúcares solubles. Seguido a ese proceso ocurre un envío de señales químicas desde las raíces hacia las hojas, mediante el incremento de la concentración en el citoplasma de ABA, pH, precursor de etileno y malato, en respuesta inmediata al estrés hídrico, lo que provoca el cierre estomático (42). Trabajos realizados también demuestran la importancia de este ácido en el crecimiento de raíces en entornos de sequía, al regular el efecto negativo del etileno sobre el desarrollo radical (43).

Otras respuestas bioquímicas generadas, debido a la disminución del potencial osmótico a través de acumulaciones de solutos inorgánicos (K^+ , Ca_2^+ , Mg_2^+) y orgánicos (prolina, ácido aspártico, proteínas y azúcares) (44), flujos de salidas de K^+ y Ca_2^+ en el mesófilo de la hoja, regulan la respuesta a la sequía (45). La respuesta estomática permite aumentar la eficiencia transpiratoria (46), es por ello, que cuando se manifiesta una disminución importante en el potencial hídrico de la hoja existe un aumento de la resistencia a la pérdida de agua (47), aparejado a una disminución de la fijación neta de CO_2 (48).

Por otra parte, se ha observado que la recuperación completa de la fotosíntesis es lenta cuando la planta se acerca al punto de marchitez permanente, variando con las

especies de plantas, el tipo de suelo y el método de aplicación de agua de riego (49).

Muchas de estas adaptaciones que han desarrollado las plantas están relacionadas con una mayor capacidad de absorber agua, o con un uso más eficiente de este recurso (50). Es el caso de la senescencia de las hojas, que constituye el mayor regulador en la actividad endógena de los procesos asociados y contribuye a reducir la pérdida de agua e induce la dormancia de las plantas para su sobrevivencia (36). Se ha demostrado que, en presencia de déficit hídrico en el suelo, la expansión de hojas acelera la senescencia (51). El aumento de este proceso en la fase vegetativa se convierte en una limitación potencial para la productividad de los cultivos (52). No obstante, cuando aumenta la tensión de agua en los estomas, ocurre una reducción de la asimilación de CO₂ y la planta prioriza la síntesis de metabolitos primarios, y por tanto, el crecimiento de la fruta (53).

Papel de algunos microorganismos frente al déficit hídrico en las plantas

La mayoría de las plantas adaptadas a diversos nichos ecológicos, se encuentran asociadas con microorganismos del suelo, los cuales juegan un papel clave en la protección contra el estrés ambiental al cual pueden estar sometidas (54).

Dentro de los géneros de PGPR (por sus siglas en inglés Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal) más utilizados en cultivos de importancia económica frente al déficit hídrico se encuentran: *Bacillus*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Pseudomonas* (55), *Herbaspirillum* (56), *Bradyrhizobium* (57), *Enterobacter* (58), *Achromobacter*, *Serratia* (59), *Klebsiella* y *Beijerinckia* (60). Entre los efectos positivos asociados a estos

microorganismos, se encuentran la fijación biológica de nitrógeno, la producción de sustancias reguladoras de crecimiento vegetal como auxinas, citoquininas y giberelinas, el aumento del crecimiento radical y el control de patógenos (61). Estas características, sumadas a la tolerancia que tienen al estrés osmótico, la capacidad endofítica que en algunos casos proporcionan cambios morfofisiológicos, tales como acumulación de osmolitos, regulación estomática y disminución del potencial de membrana, contribuyen a la mitigación del estrés hídrico en las plantas hospederas (62).

Se han propuesto varios mecanismos mediante los cuales las rizobacterias inducen tolerancia al estrés por déficit hídrico, entre ellos, la producción de fitohormonas como el ácido abscísico, ácido giberélico, citoquininas y el ácido indolacético; la síntesis de ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato) desaminasa, que reduce el nivel de etileno en las raíces, la inducción de tolerancia sistémica inducida y la presencia de exopolisacáridos, **Figura 1** (63).

Algunas de estas bacterias forman estructuras de resistencia para favorecer su supervivencia en circunstancias de estrés por sequía (60). La producción de ACC desaminasa, puede incorporarse en la ruta de producción de etileno, captar el aminoácido ACC (precursor del etileno) y disminuir los niveles de esta hormona. Esta acción propicia una mayor tolerancia en las plantas ante el estrés hídrico (64).

El 80 % de las bacterias fijadoras de dinitrógeno (N₂) producen AIA (Ácido 3-indolacético) (65). Este regulador del crecimiento conlleva al aumento de los fenoles totales, del contenido de calcio y de la actividad de la enzima polifenol oxidasa que protege al cultivo contra los patógenos. También, mejora el crecimiento de la planta

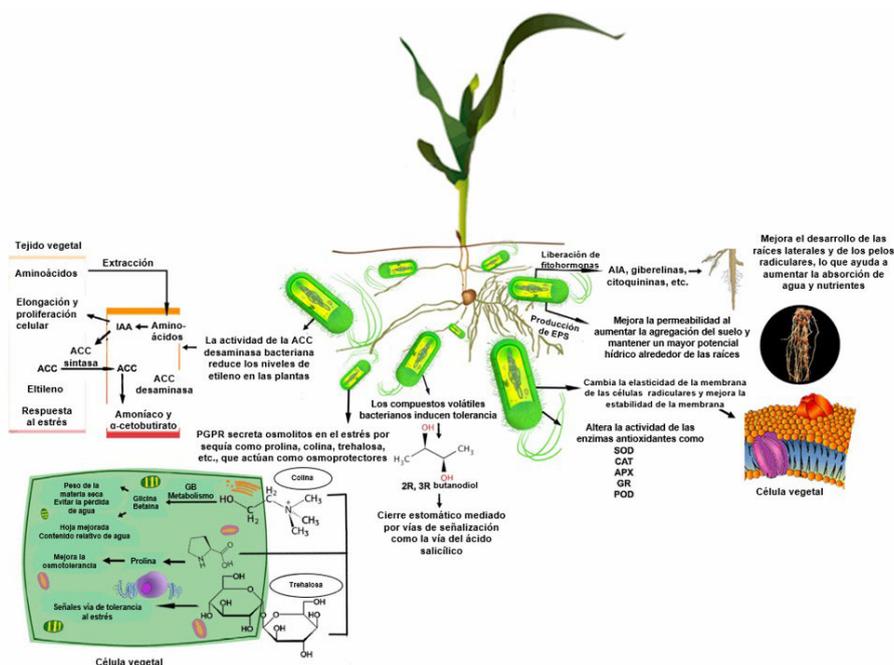


Figura 1. Mecanismos de tolerancia al déficit hídrico, inducidos por rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal.

mediante la eliminación de las especies reactivas al oxígeno, que se forman en ella a partir de un estrés hídrico (66). Se ha observado que la producción bacteriana de AIA tiene alta sensibilidad en las raíces de las plantas donde se ha inoculado dicha hormona. Por ejemplo, la longitud de las raíces y la altura en pasto guinea (*Megathyrus maximus*) estuvo favorecida por la inoculación de cepas de *Bacillus* sp. en dos ensayos realizados en presencia de estrés hídrico (67).

Las plantas inoculadas con este tipo de rizobacterias que promueven el crecimiento ante un estrés abiótico por sequía, mejoran el estado hídrico de las hojas, ya que tienden a tener valores más altos de eficiencia en el uso de agua, es decir en la relación entre la ganancia en masa seca y el agua consumida (68). En este sentido, es probable que los rizobios produzcan enzimas antioxidantes (catalasa), exopolisacáridos y otras sustancias para poder sobrevivir en ambientes extremos, sobre todo en sequía (69).

Otros microorganismos del suelo, que establecen relaciones simbióticas e incrementan la asimilación de nutrientes y la tolerancia a diversos tipos de estrés biótico y abiótico en las plantas, son los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (70). Estos hongos promueven la resistencia a deficiencias hídricas en la planta hospedera, lo cual es consecuencia de diferentes mecanismos, que van desde una respuesta física hasta una respuesta a nivel bioquímico (71). La mitigación del efecto negativo del estrés hídrico por la micorrización es resultado de modificaciones de los balances hídrico (transpiración y uso eficiente del agua) y nutricional, específico para P (Fósforo), N (Nitrógeno) y K (Potasio) (72). El desarrollo de micelio extrarradical permite a las raíces tener un mayor acceso al agua del suelo y aumentar así su hidratación (73).

La asociación micorrízica altera las relaciones hídricas, independientemente del estadio de la planta, lo que favorece el establecimiento, vigor, productividad y supervivencia de las plantas en un medio con condiciones limitadas de agua (71). Se ha demostrado que las plantas micorrizadas sometidas a condiciones de déficit de agua se recuperan más rápidamente y resisten por más tiempo las condiciones de sequía (74). Un trabajo efectuado en maíz demuestra que cuando el cultivo es sometido a sequía y se encuentra micorrizado por *Glomus intraradices* y *Glomus mosseae*, se recupera más rápido y presenta mayores valores de potencial hídrico en la hoja y de tasa de asimilación de CO₂ (75).

CONCLUSIONES

En los últimos años se ha avanzado notablemente en el conocimiento de las respuestas inducidas en las plantas por el estrés hídrico. De igual manera, en el efecto benéfico que ejercen los microorganismos en los cultivos, al promover el crecimiento de la parte aérea y radical en momentos donde existe estrés por sequía. La comprensión de los diferentes mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en la tolerancia al estrés, permite tener una

mejor visión del desarrollo que han obtenido muchas plantas y su interacción con los microorganismos a lo largo de su proceso evolutivo, debido al cambio climático y otros eventos medioambientales que ocurren en todo el mundo.

BIBLIOGRAFÍA

1. Turner NC, Begg JE. Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and soil*. 1981;58(1):97-131.
2. II G d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat WG, Change IP on C, I IP on CCWG, Staff IP on CC. *Climate Change 2007 - Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC* [Internet]. Cambridge University Press; 2007. 765 p. Available from: https://books.google.com/cu/books?hl=es&lr=&id=TNo-SeGpn7wC&oi=fnd&pg=PA81&dq=WMO-UNEP-+Climate+Change+2007:+Impacts,+Adaptation+and+vulnerability.+&ots=vR6AnfYvrA&sig=9EJ8YM6oqC-RFDXzOJxDZtUw84E&redir_esc=y#v=onepage&q=WMO-UNEP-%20Climate%20Change%202007%3A%20Impacts%2C%20Adaptation%20and%20vulnerability.&f=false
3. González LM, Estrada A, Zaldivar N, Argente L. Tolerancia a la sequía en diferentes variedades de trigo sobre la base de algunas variables del régimen hídrico y la concentración de pigmentos en estadio de plántula. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*. 2007;16(1):45-9.
4. de la Casa A, Ovando G. Integración del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI) y del Ciclo Fenológico de Maíz para Estimar el Rendimiento a Escala Departamental en Córdoba, Argentina. *Agricultura Técnica*. 2007;67(4):362-71. doi: [10.4067/S0365-2807200700400004](https://doi.org/10.4067/S0365-2807200700400004)
5. Kumar A, Verma JP. The role of microbes to improve crop productivity and soil health. In: *Ecological wisdom inspired restoration engineering* [Internet]. Springer; 2019. p. 249-65. Available from: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-13-0149-0_14
6. Gao J-P, Chao D-Y, Lin H-X. Understanding Abiotic Stress Tolerance Mechanisms: Recent Studies on Stress Response in Rice. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2007;49(6):742-50. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00495.x>
7. Sans JF, Gil HM. Respuesta de las plantas al estrés hídrico. In: *La ecofisiología vegetal : una ciencia de síntesis*, 2003, ISBN 84-9732-267-3, págs. 253-286 [Internet]. Thomson-Paraninfo; 2003 [cited 28/02/2022]. p. 253-86. Available from: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=830199>
8. Salisbury FBR, Cleon W. Fisiología de las plantas I Células: agua, soluciones y superficies/por Frank B. Salisbury y Cleon W. Ross.
9. Campbell GS, Norman JM. *An Introduction to Environmental Biophysics* [Internet]. Springer Science & Business Media; 1998. 224-225 p. Available from: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=v6UpE6lThCwC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Norman+JM.+Environmental+biophysi>

- cs&ots=JXeeUlbnwW&sig=RuU6q1hj_lb2uT-yd7PBJB_L3RY#v=onepage&q=Norman%20JM.%20Environmental%20Biophysics&f=false
10. Maliva R, Missimer T. *Arid Lands Water Evaluation and Management* [Internet]. Germany: Springer Science & Business Media; 2012. 1075 p. Available from: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=Tx-gqLgdz0YC&oi=fnd&pg=PR5&dq=Aridity+and+drought.+En:+Arid+lands+w%C3%A1ter+evaluation+and+management,+environmental+science+and+engineering.+Springer-Verlag+Berlin+Heidelberg,+Germany.+2012&ots=Z-Clq5xSPz&sig=WFuSMgwIxOSx4ijYAtcDG1FuCw#v=onepage&q&f=false>
 11. Dubreucq B, Berger N, Vincent E, Boisson M, Pelletier G, Caboche M, et al. The Arabidopsis AtEPR1 extensin-like gene is specifically expressed in endosperm during seed germination. *The Plant Journal*. 2000;23(5):643-52. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00829.x>
 12. Levitt J. *Responses of plants to environmental stresses. Physiological ecology*. Academic Press, New York; 1980.
 13. Nilsen ET, Orcutt DM. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors*. John Wiley and sons. Inc. 1996;333.
 14. Medrano H, Bota J, Cifre J, Flexas J, Ribas-Carbó M, Gulías J. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones geográficas (Esp)*. 2007;(43):63-84.
 15. Morales CG, Pino MT, del Pozo A. Phenological and physiological responses to drought stress and subsequent rehydration cycles in two raspberry cultivars. *Scientia Horticulturae*. 2013;162:234-41. doi: [10.1016/j.scienta.2013.07.025](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.07.025)
 16. Ballester C, Castel J, Intrigliolo DS, Castel JR. Response of Clementina de Nules citrus trees to summer deficit irrigation. Yield components and fruit composition. *Agricultural Water Management*. 2011;98(6):1027-32. doi:[10.1016/j.agwat.2011.01.011](https://doi.org/10.1016/j.agwat.2011.01.011)
 17. González LM, Argente L, Zaldívar N, Ramírez R. Efecto de la sequía simulada con PEG-6000 sobre la germinación y el crecimiento de las plántulas de dos variedades de trigo. *Cultivos tropicales*. 2005;26(4):49-52.
 18. Erice G, Louahia S, Irigoyen JJ, Sánchez-Díaz M, Alami IT, Avice J-C. Water use efficiency, transpiration and net CO₂ exchange of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;72(2):123-30. doi:[10.1016/j.envexpbot.2011.02.013](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.02.013)
 19. Coombs J, Hall DO, Long SP, Scurlock JMO. *Técnicas en fotosíntesis y bioproductividad*. eds. UNEP, CP. Chapingo, México; 1988 p. 42-51.
 20. Erice G, Irigoyen JJ, Sánchez-Díaz M, Avice J-C, Ourry A. Effect of drought, elevated CO₂ and temperature on accumulation of N and vegetative storage proteins (VSP) in taproot of nodulated alfalfa before and after cutting. *Plant Science*. 2007;172(5):903-12. doi:[10.1016/j.plantsci.2006.12.013](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.12.013)
 21. Quiñones A, Martínez-Alcántara B, Legaz F. Influence of irrigation system and fertilization management on seasonal distribution of N in the soil profile and on N-uptake by citrus trees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2007;122(3):399-409. doi:[10.1016/j.agee.2007.02.004](https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.02.004)
 22. Ferreyra E. R, Sellés V. G, Ruiz S. R, Sellés M. I. Efecto del estrés hídrico aplicado en distintos periodos de desarrollo de la vid cv. chardonnay en la producción y calidad del vino. *Agricultura Técnica*. 2003;63(3):277-86. doi:[10.4067/S0365-28072003000300007](https://doi.org/10.4067/S0365-28072003000300007)
 23. Álvarez S, Navarro A, Bañón S, Sánchez-Blanco MJ. Regulated deficit irrigation in potted Dianthus plants: Effects of severe and moderate water stress on growth and physiological responses. *Scientia Horticulturae*. 2009;122(4):579-85. doi:[10.1016/j.scienta.2009.06.030](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.06.030)
 24. Ball RA, Oosterhuis DM, Mauromoustakos A. Growth Dynamics of the Cotton Plant during Water-Deficit Stress. *Agronomy Journal*. 1994;86(5):788-95. doi:<https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600050008x>
 25. Siopongco JD, Yamauchi A, Salekdeh H, Bennett J, Wade LJ. Growth and Water Use Response of Doubled-Haploid Rice Line to Drought and Rewatering during the Vegetative Stage. *Plant Production Science*. 2006;9(2):141-51. doi:[10.1626/pp.s.9.141](https://doi.org/10.1626/pp.s.9.141)
 26. Kumar A, Singh DP, Singh P. Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water-use efficiency and yield of Brassica juncea L. *Field Crops Research*. 1994;37(2):95-101. doi:[10.1016/0378-4290\(94\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90037-X)
 27. Gerik TJ, Faver KL, Thaxton PM, El-Zik KM. Late Season Water Stress in Cotton: I. Plant Growth, Water Use, and Yield. *Crop Science*. 1996;36(4):cropsci1996.0011183X003600040017x. doi: <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600040017x>
 28. Garzón Correa DL, Vélez-Sánchez JE, Orduz Rodríguez JO. Efecto del déficit hídrico en el crecimiento y desarrollo de frutos de naranja Valencia (*Citrus sinensis* Osbeck) en el piedemonte del Meta, Colombia. *Acta Agronómica*. 2013;62(2):136-47.
 29. Wullschlegel SD, Oosterhuis DM. Photosynthetic Carbon Production and Use by Developing Cotton Leaves and Bolls. *Crop Science*. 1990;30(6):1259-61. doi:<https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000060021x>
 30. Crafts-Brandner SJ, Poneleit CG. Selection for Seed Growth Characteristics: Effect on Leaf Senescence in Maize. *Crop Science*. 1992;32(1):127-31. doi:<https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200010028x>
 31. Jordan WR. Whole Plant Response to Water Deficits: An Overview. In: *Limitations to Efficient Water Use in Crop Production* [Internet]. John Wiley & Sons, Ltd; 1983 [cited 18/04/2022]. p. 289-317. doi:[10.2134/1983.limitationsto-efficientwateruse.c18](https://doi.org/10.2134/1983.limitationsto-efficientwateruse.c18)
 32. Mellisho CD, Egea I, Galindo A, Rodríguez P, Rodríguez J, Conejero W, et al. Pomegranate *Punica granatum* L.) fruit response to different deficit irrigation conditions. *Agricultural Water Management*. 2012;114:30-6. doi:[10.1016/j.agwat.2012.06.010](https://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.06.010)
 33. Whitmore AP, Whalley WR. Physical effects of soil drying on roots and crop growth. *Journal of Experimental Botany*. 2009;60(10):2845-57. doi:[10.1093/jxb/erp200](https://doi.org/10.1093/jxb/erp200)

34. Larcher W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer Science & Business Media; 2003. 540 p.
35. Valladares F, Vilagrosa A, Peñuelas J, Ogaya R, Camarero JJ, Corcuera L, et al. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In Madrid: Ministerio de Medio Ambiente; 2004. Available from: www.irmase.csic.es/users/jefefer/pdf/Valladares%20F.doc
36. Lelièvre F, Seddaiu G, Ledda L, Porqueddu C, Volaire F. Water use efficiency and drought survival in Mediterranean perennial forage grasses. *Field Crops Research*. 2011;121(3):333-42. doi:10.1016/j.fcr.2010.12.023
37. Moreno F. LP. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*. 2009;27(2):179-91.
38. Kozłowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG. *The Physiological Ecology of Woody Plants* [Internet]. Academic Press; 1991. 678 p. Available from: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=iSTOCsNbVxMC&oi=fnd&pg=PP1&dq=The+physiological+ecology+of+woody+plants.+Academic+Press.&ots=zP86EJN18B&sig=11deEoDix0YktiZj8dtNpjpVGKg#v=onepage&q=The%20physiological%20ecology%20of%20woody%20plants.%20Academic%20Press.&f=false>
39. Hoekstra FA, Golovina EA, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in Plant Science*. 2001;6(9):431-8. doi:10.1016/S1360-1385(01)02052-0
40. Bhatnagar-Mathur P, Vadez V, Sharma KK. Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant Cell Reports*. 2008;27(3):411-24. doi:10.1007/s00299-007-0474-9
41. Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*. 2004;161(11):1189-202. doi:10.1016/j.jplph.2004.01.013
42. Schachtman DP, Goodger JQD. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*. 2008;13(6):281-7. doi:10.1016/j.tplants.2008.04.003
43. Sharp RE, LeNoble ME. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(366):33-7. doi:10.1093/jexbot/53.366.33
44. Yu Z, Chen W, Zhang Q, Yang H, Tang J, Weiner J, et al. Salt tolerance and stress level affect plant biomass-density relationships and neighbor effects. *Acta Oecologica*. 2014;58:1-4. doi:10.1016/j.actao.2014.04.001
45. Mak M, Babla M, Xu S-C, O'Carrigan A, Liu X-H, Gong Y-M, et al. Leaf mesophyll K⁺, H⁺ and Ca²⁺ fluxes are involved in drought-induced decrease in photosynthesis and stomatal closure in soybean. *Environmental and Experimental Botany*. 2014;98:1-12. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.10.003
46. Sánchez-Díaz M, Aguirreolea J. Movimientos estomáticos y transpiración. Azcon-Bieto, J. y M. Talon. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 1ª ed. Ed. McGraw-Hill/Interamericana de España, Madrid. 2000;31-43.
47. Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. *Plant physiology and development*. [Internet]. Sinauer; 2015 [cited 25/04/2022]. 733-734 p. Available from: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20173165866>
48. Wu Y, Huang M, Warrington DN. Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;71(1):65-71. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.10.015
49. Mota F da. *Meteorología agrícola*. Nobel São Paulo; 1983.
50. Langridge P, Paltridge N, Fincher G. Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Briefings in Functional Genomics*. 2006;4(4):343-54. doi:10.1093/bfgp/eli005
51. Sivakumar MVK, Shaw RH. Relative Evaluation of Water Stress Indicators for Soybeans1. *Agronomy Journal*. 1978;70(4):619-23. doi:https://doi.org/10.2134/agronj1978.00021962007000040022x
52. Carlesso R. Influence of soil water deficits on maize growth and leaf area adjustments. Michigan State University; 1993.
53. Horner JD. Nonlinear effects of water deficits on foliar tannin concentration. *Biochemical Systematics and Ecology*. 1990;18(4):211-3. doi: 10.1016/0305-1978(90)90062-K
54. Lugtenberg BJ, Malfanova N, Kamilova F, Berg G. Plant growth promotion by microbes. *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. 2013;2:561-73.
55. Vimal SR, Singh JS, Arora NK, Singh S. Soil-Plant-Microbe Interactions in Stressed Agriculture Management: A Review. *Pedosphere*. 2017;27(2):177-92. doi:10.1016/S1002-0160(17)60309-6
56. Santana SRA, Voltolini TV, Antunes G dos R, da Silva VM, Simões WL, Morgante CV, et al. Inoculation of plant growth-promoting bacteria attenuates the negative effects of drought on sorghum. *Archives of Microbiology*. 2020;202(5):1015-24. doi:10.1007/s00203-020-01810-5
57. Puente ML, Zawoznik M, de Sabando ML, Perez G, Gualpa JL, Carletti SM, et al. Improvement of soybean grain nutritional quality under foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* strain Az39. *Symbiosis*. 2019;77(1):41-7. doi:10.1007/s13199-018-0568-x
58. Jochum MD, McWilliams KL, Borrego EJ, Kolomiets MV, Niu G, Pierson EA, et al. Bioprospecting Plant Growth-Promoting Rhizobacteria That Mitigate Drought Stress in Grasses. *Frontiers in Microbiology*. 2019;0:1-9. doi:10.3389/fmicb.2019.02106
59. Barra PJ, Inostroza NG, Mora ML, Crowley DE, Jorquera MA. Bacterial consortia inoculation mitigates the water shortage and salt stress in an avocado *Persea americana* (Mill.) nursery. *Applied Soil Ecology*. 2017;111:39-47. doi:10.1016/j.apsoil.2016.11.012
60. Loredó-Ostí C, López-Reyes L, Espinosa-Victoria D. Bacterias promotoras del crecimiento vegetal asociadas con gramíneas: Una revisión. *Terra Latinoamericana*. 2004;22(2):225-39.
61. Peñín López A. *Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal* [Internet]. de la Laguna; 2017. Available from: <https://riullull.es/xmlui/bitstream/handle/915/5766/Rizobac>

- [terias+promotoras+del+crecimiento+vegetal.pdf?sequence=1](#)
62. Murcia Linares A, Bustos SC. Efecto de la inoculación de bacterias promotoras del crecimiento vegetal en maracuyá y badea cultivadas en condiciones de estrés hídrico. *Biología* [Internet]. 2017; Available from: <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/14>
 63. Vurukonda SSKP, Vardharajula S, Shrivastava M, SkZ A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*. 2016;184:13-24. doi:10.1016/j.micres.2015.12.003
 64. Van de Poel B, Van Der Straeten D. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: more than just the precursor of ethylene! *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:1-11. doi:10.3389/fpls.2014.00640
 65. Ahmad F, Ahmad I, Khan MS. Screening of free-living rhizospheric bacteria for their multiple plant growth promoting activities. *Microbiological Research*. 2008;163(2):173-81. doi:10.1016/j.micres.2006.04.001
 66. Yang J, Kloepper JW, Ryu C-M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in Plant Science*. 2009;14(1):1-4. doi:10.1016/j.tplants.2008.10.004
 67. Mangmang J, Deaker R, Rogers G. Germination Characteristics of Cucumber Influenced by Plant Growth-promoting Rhizobacteria: *International Journal of Vegetable Science*. 22(1):66-75.
 68. Naveed M, Hussain MB, Zahir ZA, Mitter B, Sessitsch A. Drought stress amelioration in wheat through inoculation with *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Plant Growth Regulation*. 2014;73(2):121-31. doi: 10.1007/s10725-013-9874-8
 69. Vanderlinde EM, Harrison JJ, Muszyński A, Carlson RW, Turner RJ, Yost CK. Identification of a novel ABC transporter required for desiccation tolerance, and biofilm formation in *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 3841. *FEMS Microbiology Ecology*. 2010;71(3):327-40. doi:10.1111/j.1574-6941.2009.00824.x
 70. Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press; 2010. 815 p.
 71. Augé RM. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 2001;11(1):3-42. doi:10.1007/s005720100097
 72. Ruiz-Lozano JM. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza*. 2003;13(6):309-17. doi:10.1007/s00572-003-0237-6
 73. Augé RM. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*. 2004;84:373-81. doi:10.4141/S04-002
 74. Azcón R, Barea JoséM. Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology*. 1997;7(1):83-92. doi:10.1016/S0929-1393(97)00013-9
 75. Amerian MR, Stewart WS, Griffiths H. Effect of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, assimilation and leaf water relations in maize *Zea mays*. *Aspects of Applied Biology*. 2001;63:71-6.