

TOLERANCIA A SALINIDAD EN PLANTAS CULTIVADAS: UNA VISIÓN AGRONÓMICA

TOLERANCE TO SALINITY IN CULTIVATED PLANTS: AN AGRONOMIC VISION

Orosco-Alcalá, B.E.¹; Núñez-Palenius, H.G.^{1*}; Pérez-Moreno, L.¹; Valencia-Posadas, M.²; Trejo-Téllez L.I.³;
Díaz-Serrano, F.R.¹; Ruiz-Nieto, J.E.¹; Abraham-Juárez, M.R.⁴

Universidad de Guanajuato. ¹Departamento de Agronomía, ²Departamento de Medicina Veterinaria, ⁴Departamento de Alimentos. Ex Hacienda El Copal. Carretera Irapuato-Silao km 9, Irapuato, Guanajuato, México. ³Colegio de Postgraduados Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5. Montecillo, Texcoco, Estado de México.

*Autor de correspondencia: palenius@ugto.mx

ABSTRACT

Stress, both biotic and abiotic, negatively affects the growth of plants. Particularly, salinity stress decreases the productivity of agricultural crops, and consequently the profitability of the affected production units. The excess of salinity causes ionic and osmotic stress and there have been considerable advances in the understanding of the biochemical, physiological and molecular processes that activate plants in the presence of salt. In this review, the response of plants to abiotic stress caused by salts and the importance of tolerance is analyzed from an agronomic perspective.

Keywords: Salinity, salt, osmotic stress, ionic stress, tolerance.

RESUMEN

El estrés tanto de naturaleza biótica como abiótica, afecta negativamente el crecimiento de las plantas. Particularmente, el estrés por salinidad disminuye la productividad de los cultivos agrícolas, y en consecuencia la rentabilidad de las unidades de producción afectadas. El exceso de salinidad provoca estrés iónico y osmótico y ha habido avances considerables en el entendimiento de los procesos bioquímicos, fisiológicos y moleculares que activan las plantas en presencia de sal. En esta revisión, se analiza la respuesta de las plantas al estrés abiótico ocasionado por sales y la importancia de la tolerancia, desde una perspectiva agronómica.

Palabras clave: Salinidad, sales, estrés osmótico, estrés iónico, tolerancia.

INTRODUCCIÓN

El estrés por factores bióticos y abióticos representa un desequilibrio en la homeostasis de la planta (Lemoine *et al.*, 2013). Los factores abióticos que más causan daño en la producción de los cultivos son temperaturas extremas, sequía y salinidad (Hoang *et al.*, 2016), ya que afectan el crecimiento de las plantas y disminuyen su productividad, ocasionando pérdidas de hasta un 50% en el rendimiento (Rengasamy, 2010). Aunado a lo anterior, la desertificación y el cambio climático exacerbaban los problemas en la producción de alimentos, sobre todo en países en desarrollo, ya que merman el rendimiento y la calidad de los cultivos (Xu, 2016). Por lo que, para garantizar la seguridad alimentaria mundial, es necesario incrementar la tolerancia de las plantas al estrés abiótico y reducir las pérdidas en la producción de los cultivos agrícolas. Asimismo, para sobrevivir, e incluso producir bajo condiciones adversas, las plantas han desarrollado mecanismos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y genéticos que les permitan resistir, evitar, y escapar a los estímulos ambientales negativos o incluso permanecer bajo un estado particular de estrés sin que su metabolismo se vea afectado drásticamente (Bronwyn *et al.*, 2014).

LA SALINIDAD Y SU ORIGEN

La salinidad se refiere a la acumulación de sales solubles en agua y suelo (Bronwyn *et al.*, 2014; Mata-Fernández *et al.*, 2014). De acuerdo con Ashraf (2009) y SEMARNAT (2009), el problema se deriva de un conjunto de factores, entre los que se encuentran: baja precipitación, alta evaporación superficial, desgaste de las rocas nativas, riego con agua salina, suelos con drenaje deficiente y malas prácticas culturales.

Suelos salinos en el mundo y en México

Actualmente, más de 74% de los suelos dedicados a la agricultura a nivel mundial muestran problemas de salinidad (Argentel *et al.*, 2017). Del mismo modo, Schroeder *et al.* (2013) y Qadir *et al.* (2014) mencionan que los suelos afectados por sales

ocupan entre 7 y 10% (8.97 millones de km²) de las tierras alrededor del mundo, lo que engloba entre 20 y 30% de las tierras irrigadas en la agricultura, y representa una superficie mayor a los 60 millones de ha; además, la salinidad está destruyendo al menos 3 ha cultivables cada minuto. Por los altos niveles de salinidad, se pierden al año aproximadamente 1.5 millones de ha de suelos irrigados, lo que reduce aproximadamente 11 mil millones de dólares la productividad agrícola (Munns y Tester; 2008; Bronwyn *et al.*, 2014). En México, la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, 2009), señala que se encuentran alrededor de 100 millones de ha de suelos con problemas de salinidad y sodicidad, y 30% del área irrigada presenta problemas con altos niveles de sales en el suelo o medio. Mata-Fernández *et al.* (2014) mencionan que la superficie afectada (en diferente grado) es de 600 mil ha, de las cuales 300 mil producen rendimientos deficientes (SEMARNAT, 2009).

CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS POR SU CAPACIDAD PARA CRECER EN AMBIENTES SALINOS

Mata-Fernández *et al.* (2014) y Munns y Gilliam (2015) señalan que las plantas, de acuerdo con su reacción con la salinidad, se dividen en dos grupos (Cuadro 1).

EFFECTO DE LAS SALES DE CLORURO DE SODIO EN LOS CULTIVOS

La salinidad provoca valores altos en la presión osmótica del suelo, lo que repercute negativamente en los rendimientos de una amplia variedad de cultivos, como frutales;

tales como aguacate, ciruelo, almendro, peral, y cítricos (Flowers, 2004; Munns y Tester, 2008); y hortalizas; entre ellas tomate, pimiento y pepino (Bergougnoux, 2014; Munns y Gilliam, 2015; Penella *et al.*, 2016). La sensibilidad de la planta está determinada por la composición de las sales y no tanto por su concentración (López-Climent *et al.*, 2008). Alrededor del 50% de los suelos afectados por sales, son sódicos, una condición en donde el Na⁺ contribuye

Cuadro 1. Clasificación de plantas de acuerdo con su respuesta a la concentración de sales.

Halófitas	Glicófitas
<ol style="list-style-type: none"> Plantas que toleran altas concentraciones de sodio. Se desarrollan en hábitats salinos. Presión osmótica elevada en el citoplasma celular. Grupos diferentes de plantas halófitas: <ol style="list-style-type: none"> Euhalófitas: acumulan sales en sus tejidos (más tolerantes a las sales). Crinohalófitas: tienen glándulas excretoras que eliminan sales. Glicohalófitas: raíces selectivas a sales. Localhalófitas: localizan las sales en estructuras especiales (tejidos senescentes). 	<ol style="list-style-type: none"> Plantas que no toleran altas concentraciones de sodio. Se desarrollan en hábitats no salinos. Presentan menor concentración de Na⁺ en las hojas que en la solución externa (exclusión del ion). La sensibilidad a las sales por: <ol style="list-style-type: none"> Incapacidad en la osmorregulación: insuficiente absorción de iones o carencia de síntesis de solutos orgánicos. Daños por iones inorgánicos: absorbidos por la célula y no compartimentalizados en orgánulos celulares.

al menos con 15% de la capacidad de intercambio catiónico (Rozema y Flowers 2008).

Cuando las raíces de las plantas están expuestas a las altas concentraciones de sales, éstas causan tanto estrés osmótico como iónico (Munns y Gilliam, 2015). El mayor daño se asocia a la alta toxicidad del Na^+ y Cl^- , ya que afectan negativamente los procesos fisiológicos de las plantas, principalmente la absorción de agua y nutrientes, así como la fotosíntesis (Munns y Tester, 2008; Hasegawa, 2013; Dekoum et al., 2017). Además, las altas concentraciones externas de Na^+ reducen la absorción de K^+ y estimulan su salida, lo que conduce a una insuficiencia de K^+ , nutrimento necesario para las reacciones enzimáticas y los ajustes osmóticos dentro de la célula (Hasegawa, 2013; Dekoum et al., 2017). Sin embargo, las plantas han desarrollado mecanismos para prevenir el daño por la acumulación de Na^+ citosólico, lo que incluye la regulación de la concentración intracelular de Na^+ y K^+ . Este proceso es considerado un mecanismo clave en la tolerancia al estrés salino de los cultivos (Roy et al., 2014; Dekoum et al., 2017), ya que se puede presentar una reducción de Na^+ en la parte aérea de la planta (Munns y Gilliam, 2015).

MECANISMOS DE RESPUESTA DE LA PLANTA A LA SALINIDAD

De acuerdo con lo señalado por Taiz y Zeiger (2010), en las plantas existen dos mecanismos generales para resistir a las sales; la evasión y la tolerancia. La evasión consiste en evitar la acumulación de sales y la tolerancia consiste en la aptitud de las plantas en no perder su ca-

pacidad productiva a un nivel de salinidad determinado (Cuadro 2).

La tolerancia al estrés abiótico en la planta entera es muy compleja, y en los niveles celulares (Ashraf, 2009) se debe, en parte, a las interacciones entre los factores de estrés y diversos fenómenos moleculares, bioquímicos y fisiológicos que afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas (Zhu, 2002). Actualmente, no existen medios tecnológicos económicamente viables para facilitar la producción de cultivos en condiciones de estrés salino. Sin embargo, el desarrollo de plantas cultivadas tolerantes a las tensiones ambientales se considera un enfoque prometedor, que puede ayudar a satisfacer las crecientes demandas de alimentos (Ashraf, 2009; Zhu et al., 2015).

ESTRÉS SALINO EN EL CRECIMIENTO MORFOLÓGICO DE LAS PLANTAS

El estrés por salinidad, disminuye la división celular epidérmica de la raíz y la tasa de alargamiento, reduciendo el crecimiento de raíces primarias e inhibiendo la iniciación lateral (Jung y McCouch, 2013). Las raíces presentan halotropismo negativo, es decir crecen lejos de la sal. Esta respuesta de crecimiento asimétrica se inicia por un gradiente positivo de auxinas, el cual se redistribuye activamente al lado de la raíz frente a la sal (Galvan-Ampudia et al., 2013; Rogers y Benfey, 2015). Por lo tanto, los sistemas radicales son clave para mejorar la tolerancia a las sales, ya que incrementan la absorción del agua y nutrimentos, y limitan la adquisición de sales (Jung y McCouch, 2013).

Cuadro 2. Mecanismos de respuesta de las plantas a la salinidad (Levitt, 1980; Mahajan y Tuteja, 2005; Hasegawa, 2013; Shabala, 2013; Almeida et al., 2014; Flowers et al., 2015).

Evasión	Tolerancia
<ol style="list-style-type: none"> 1) Reabsorción por el xilema y la retranslocación. El transporte vía xilema es determinado por la transpiración, por lo que es necesario regular la selectividad, para evitar la entrada de Na^+ y Cl^- a las raíces o su liberación en el xilema y evitar su exceso en la parte aérea. 2) Compartimentalización dentro de la planta. Los iones tóxicos (Na^+ y Cl^-) son retenidos principalmente en vacuolas corticales, los iones que fluyen hacia el xilema, son reabsorbidos en la planta. 3) Exclusión. Se inhibe la absorción de iones monovalentes, Na^+ y Cl^- a nivel plasmalema, y se absorbe de manera preferencial de Ca^{2+}. 4) Extrusión. Es el "bombeo" de sales desde los órganos aéreos, lo que evita el estrés primario por Na^+, y, el secundario por la deficiencia de K^+. 5) Suculencia. Es el engrosamiento de los órganos de la planta, lo cual se logra por el aumento en el volumen de almacenamiento mediante el desarrollo de estructuras gruesas, carnosas y suculentas. La suculencia es principalmente el resultado de las vacuolas de las células del mesófilo que se llenan de agua y aumentan de tamaño. 	<ol style="list-style-type: none"> 1) Osmoregulación. La tolerancia al estrés por ósmosis puede ser de dos tipos: 1) Impedir la deshidratación, al compartimentar en hojas adultas los iones salinos, lo que permite la rehidratación de las células, devolviendo la turgencia a las mismas y reiniciando el crecimiento celular y; 2) Tolerar la deshidratación, lo que permite a las plantas sobrevivir a niveles de turgencia muy bajos, pero mantiene a las células en un estado de no crecimiento. 2) Acumulación de iones. Compartimentalizar la mayor parte del Na^+ y Cl^- en las vacuolas de la hoja para mantener sus concentraciones por debajo de los valores tóxicos en citosol y en orgánulos, y utilizar osmolitos (K^+) para equilibrar la presión osmótica en la célula. 3) Acumulación de solutos orgánicos. En condiciones de estrés salino, las plantas sintetizan y almacenan sustancias orgánicas en el citoplasma (glicerol, glicinabetaína, prolina, sacarosa, trehalosa y alcoholes, como el sorbitol).

Un efecto reconocible del estrés por la salinidad es la reducción en el crecimiento de los brotes, que, a su vez, puede cambiar la asignación de la biomasa entre éstos y las raíces (Almeida *et al.*, 2014), y afectar la expansión celular de hojas jóvenes, lo que causa una disminución en la altura y en el área foliar (Munns y Tester, 2008); y finalmente repercute negativamente en la producción.

DIVERSIDAD GENÉTICA A LA TOLERANCIA A SALES EN PLANTAS

Según Dale y Henry (2003), los genes implicados en la tolerancia a la salinidad incluyen los que controlan los siguientes procesos: 1) La capacidad de la raíz de excluir la absorción de Na^+ y Cl^- por medios activos (canales iónicos) o pasivos (permeabilidad de la membrana), pero manteniendo la absorción selectiva de iones importantes para el crecimiento; 2) Habilidad de compartamentalizar el Na^+ y Cl^- dentro de la vacuola, o en tejidos senescentes, manteniendo bajos niveles citoplásmicos de estos iones tóxicos para las hojas en crecimiento activo; 3) Síntesis de osmoprotectantes que ayudan a la planta a conservar la turgencia de las células, a mantener el agua y la absorción de nutrimentos contra un gradiente osmótico creado por la sal en el suelo; y 4) Respuestas secundarias al estrés que eliminan radicales libres de alta energía para prevenir daños en la célula.

Se han identificado y caracterizado genes involucrados en la tolerancia al estrés iónico y osmótico que abren la posibilidad en la ingeniería de cultivos al incrementar la tolerancia a la sal en plantas. A continuación, se resumen algunos hallazgos sobre de genes que confieren a las plantas incremento a la tolerancia a salinidad:

- **NtHAL3a.** La expresión de estos genes se relaciona con la acumulación de osmolitos o solutos compatibles y/o el transporte de iones tóxicos como el sodio (Espinosa-Ruiz *et al.*, 1999). Kupke *et al.* (2001) sugieren que la proteína AtHAL3a funciona en la ruta biosintética de la coenzima A de las plantas.
- **AtNHX1.** Gen que media el transporte de sodio y potasio con afinidades similares (osmorregulación) (Venema *et al.*, 2002).
- **P5CS** y **OsTPS1.** Genes implicados en el incremento en la concentración de prolina y en los niveles de trehalosa (Nayakama *et al.*, 2004).
- **Ena1p.** Expresión del gen que codifica para la bomba de eflujo de sodio; exporta Na^+ citosólico durante los eventos de estrés por salinidad (Nayakama *et al.*, 2004).

- **OsHKTs.** Genes que codifican para los transportadores de potasio de alta afinidad en arroz, explicando el mecanismo de homeostasis del Na^+ y K^+ (Suzuki *et al.*, 2016).
- **QTLs.** Muchos genes de los loci de rasgos cuantitativos son asociados a la adaptación al estrés salino en el arroz. Se detectó que están relacionados con el tiempo de supervivencia bajo este tipo de estrés, en la etapa de plántula, crecimiento vegetativo y reproductivo (Kumar *et al.*, 2015; Liang *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017).
- **Genes de eliminación de especies reactivas de oxígeno (ERO).** La sobreexpresión de los genes implicados en la eliminación de ERO produce menor daño celular, por lo tanto, mantiene la energía fotosintética, y mejora el crecimiento de las raíces y brotes bajo condiciones salinas (Dong *et al.*, 2013; Roy *et al.*, 2014).

FISIOLOGÍA DE LA TOLERANCIA AL ESTRÉS EN LAS PLANTAS

Los estomas controlan el intercambio de vapor de agua y CO_2 entre el interior de la hoja y la atmósfera, y sirven para que se lleve el proceso de transpiración en las plantas (Lawson y Blatt, 2014). La apertura estomática está influenciada tanto por la planta como por su entorno (Hetherington y Woodward, 2003), bajo condiciones salinas, las células vegetales pierden agua y reducen el alargamiento celular para el ajuste osmótico a corto plazo y posteriormente acumulan NaCl celular durante un período más largo (Zhu, 2002; Munns y Tester, 2008). La acumulación de NaCl en las células vegetales (protección estomática) afecta su función, el cierre estomático es una respuesta inmediata a la salinidad, y es crucial para minimizar la pérdida de agua de la planta en condiciones hiperosmóticas en su rizósfera (Shabala y Pottosin, 2014).

La reducción de la densidad estomática es otra forma de optimizar el equilibrio entre la pérdida de agua de las hojas y la asimilación de CO_2 . Las especies halófitas, son capaces de reducir la densidad estomática cuando se cultivan en condiciones de hipersalinidad (Shabala, 2013). Liu *et al.* (2014) indican que la conductancia estomática, la tasa de transpiración y la concentración de CO_2 en las células disminuyen bajo estrés salino.

Khazaei *et al.* (2010) y Aminian *et al.* (2011), mencionan que los parámetros estomáticos y fotosintéticos, como: tamaño y frecuencia de los estomas, conductancia

estomática, asimilación del carbono, tasa de transpiración y eficiencia del uso del agua, afectan los rendimientos de los cultivos en cualquier condición (estrés o no). Sin embargo, la capacidad que tienen las plantas para mantener la velocidad normal de transpiración bajo condiciones salinas es un indicador importante de la tolerancia a la sal, particularmente, porque se relaciona con la absorción de CO₂ para la fotosíntesis (Harris et al., 2010).

Otro rasgo importante para la función de la planta es la capacidad de mantener el contenido de agua en los tejidos en niveles óptimos frente al estrés ambiental. El contenido relativo de agua se utiliza ampliamente para determinar el estado hídrico, bajo condiciones salinas las plantas ajustan su potencial osmótico para mantener la presión de turgencia (Boyer et al., 2008). La fracción de agua (FA) es el contenido de agua del brote como una parte de la masa fresca de éste. Una planta con una FA más alta es capaz de mantener su contenido de agua bajo estrés salino (Negrão et al., 2017).

La presencia de sales en el suelo exige "mayor esfuerzo" por parte de la planta, para absorber el agua; cuanto más elevada es la concentración salina, mayor será la presión que ejercen; por lo que parte de la energía de origen metabólico se dirige a tal proceso, disminuyendo en otros importantes como crecimiento, floración, fructificación, etc. La mayor parte de la energía adquirida por la fotosíntesis se utiliza por las plantas en mantenimiento general (Jacoby et al., 2011), sólo una pequeña proporción (10-40%) se destina para acumulación de biomasa. En consecuencia, el estrés salino se puede definir en términos de costos energéticos; si se considera que la cantidad de energía adquirida por la planta se reduce y/o se redistribuye para la defensa ante esta condición (Almeida et al., 2014).

CONCLUSIÓN

La salinidad provoca efectos nocivos (disminución en el rendimiento) en los cultivos agrícolas, por lo que sus mecanismos de respuesta al estrés salino son complejos e influyen diversos factores, tanto inherentes al genotipo, como a la morfología y fisiología de la planta para tolerar estas condiciones adversas. Sin embargo, el rendimiento de los cultivos sometidos a este tipo de estrés es el resultado de equilibrar la asignación de recursos (fotosintéticos) entre el crecimiento y la defensa contra el estrés.

PERSPECTIVAS

La salinidad es un factor abiótico, que afecta severamente la condición hídrica de la planta, lo cual influye en el rendimiento de los cultivos, ya sean de índole hortícola, frutícola, ornamental, y otros. Sin embargo, existen estrategias agronómicas sostenibles para mitigar o tolerar esta condición adversa (estrés) para la productividad de los cultivos, como son el uso de los injertos, la aplicación de bioestimulantes entre los que se encuentran los elementos benéficos, entre otras.

LITERATURA CITADA

- Almeida P., Feron R., Gert-Jan de Boer, Albertus H. 2014. Role of Na⁺, K⁺, Cl⁻, proline and sucrose concentrations in determining salinity tolerance and their correlation with the expression of multiple genes in tomato. *AoB Plants* 6: plu039.
- Aminian R., Mohammadi S., Hoshmand S., Khodombashi M. 2011. Chromosomal analysis of photosynthesis rate and stomatal conductance and their relationships with grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed and well-watered conditions. *Acta Physiologia Plantarum* 33: 755-764.
- Argentel M.L., Fonseca R.I., Garatuza P.J., Yépez G.E., González A.J. 2017. Efecto de la salinidad en callos de variedades de trigo durante el cultivo *in vitro*. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 8: 477-488.
- Ashraf M. 2009. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. *Biotechnology Advances* 27: 84-93.
- Bergougnoux V. 2014. The history of tomato: from domestication to biopharming. *Biotechnology Advances* 32: 170-189.
- Boyer J.S., James R.A., Munns R., Condon T.A.G., Passioura J.B. 2008. Osmotic adjustment leads to anomalously low estimates of relative water content in wheat and barley. *Functional Plant Biology* 35: 1172-1182.
- Bronwyn J.B., Vera-Estrella R., Balderas E., Pantoja O. 2014. Mecanismos de tolerancia a la salinidad en plantas. *Biotecnología* 14: 263-272.
- Dale G., Henry R. 2003. Biotechnology for salt tolerance and/or enhanced water use in plants—interesting science or a pathway to the future? 9th National Conferences, Salinity under the sun – investing in prevention and rehabilitation of salinity in Australia Yeppoon, Qld.
- Dekoum V.M., Assaha A.U., Hirofumi S., Rashid A., Mahmoud W.Y. 2017. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. *Frontiers in Physiology* 8: 509. doi: 10.3389/fphys.2017.00509.
- Dong W., Wang M., Xu F., Quan T., Peng K., Xiao L., Xia G. 2013. Wheat oxophytodienoate reductase gene *TaOPR1* confers salinity tolerance via enhancement of abscisic acid signaling and reactive oxygen species scavenging. *Plant Physiology* 161: 1217-1228.
- Espinosa-Ruiz A., Belles J.M., Serrano R., Culiñez-Macla F.A. 1999. *Arabidopsis thaliana* ATHAL3: a flavoprotein related to salt and osmotic tolerance and plant growth. *The Plant Journal* 20: 529-539.
- Flowers T. J. 2004. Improving crop salt tolerance. *Journal Experimental Botany* 55: 145-152.



- Flowers T.J., Munns R., Colmer T.D. 2015. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany* 115: 419-431.
- Galvan-Ampudia C.S., Julkowska M.M., Darwish E., Gandullo J., Korver R.A., Brunoud G., Haring M.A., Munnik T., Vernoux T., Testerink C. 2013. Halotropism is a response of plant roots to avoid a saline environment. *Current Biology* 23: 2044-2050.
- Harris B.N., Sadras V.O., Tester M. 2010. A water-centred framework to assess the effects of salinity on the growth and yield of wheat and barley. *Plant and Soil* 336: 377-389.
- Hasegawa P.M. 2013. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and Experimental Botany* 92: 19-31.
- Hetherington A.M., Woodward, F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-918.
- Hoang T.M.L., Tran T.N., Nguyen T.K.T., Williams B., Wurm P., Bellair S., Mundree S. 2016. Improvement of salinity stress tolerance in rice: challenges and opportunities. *Agronomy* 6: 54
- Jacoby R.P., Taylor N.L., Millar A.H. 2011. The role of mitochondrial respiration in salinity tolerance. *Trends in Plant Science* 16: 614-623.
- Jung J.K.H., McCouch S. 2013. Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture. *Frontiers in Plant Science* 4:186. doi: 10.3389/fpls.2013.00186
- Khazaei H., Monneveux P., Hongbo S., Mohammady S. 2010. Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid, tetraploid and hexaploid Iranian wheat landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57: 307-314.
- Kumar V., Singh A., Mithra A.S. V., Krishnamurthy S.L., Parida S.K., Jain S., Tiwari K.K., Kumar P., Rao A.R., Sharma S.K., Khurana J.P., Singh N.K., Mohapatra T. 2015. Genome-wide association mapping of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa*). *Genome Research* 22: 133-145.
- Kupke T., Hernandez-Acosta P., Steinbacher S., Cullianez-Macia F.A. 2001. *Arabidopsis thaliana* flavoprotein AtHAL3a catalyses the decarboxylation of 4'-phosphopantothienoylcysteine to 4'-phosphopantetheine, a key step in coenzyme A biosynthesis. *Journal of Biological Chemistry* 276: 19190-19196.
- Lawson T., Blatt M.R. 2014. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology* 164: 1556-70.
- Lemoine R., La Camera S., Atanassova R., Dédaldéchamp F., Allario T., Pourtau N., Bonnemain J.L, Laloi M., Coutos-Thévenot P., Maurousset L., Faucher M., Girousse C., Lemonnier P., Parrilla J., Durand M. 2013. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science* 4: 272. doi: 10.3389/fpls.2013.00272.
- Levitt J.D. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume II. Physiological Ecology. Academic. Press. Inc. Orlando, Florida. pp. 365-488.
- Liang J.L., Qu Y.P., Yang C.G., Ma X.D., Cao G.L., Zhao Z.W., Zhang S.Y., Zhang T., Han L.Z. 2015. Identification of QTLs associated with salt or alkaline tolerance at the seedling stage in rice under salt or alkaline stress. *Euphytica* 201: 441-452.
- Liu X., Mak M., Babla M., Wang F., Chen G., Veljanoski F., Wang G., Shabala S., Zhou M., Chen Z. 2014. Linking stomatal traits and slow anion channel genes to grain yield for salinity tolerance in barley. *Frontiers in Plant Science* 5: 634. doi: 10.3389/fpls.2014.00634.
- López-Climent M.F., Arbona V., Pérez-Clemente R.M., Gómez-Cadenas A. 2008. Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. *Environmental and Experimental Botany* 62: 176-184.
- Mahajan S., Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 444: 139-158.
- Mata-Fernández I., Rodríguez-Gamiño M.L., López-Blanco J., Vela-Correa G. 2014. Dinámica de la salinidad en los suelos. *Revista Digital del Departamento. El Hombre y su Ambiente* 1: 26-35.
- Munns R.H., Tester M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review Plant Biology* 59: 651-681.
- Munns R., Gilliland M. 2015. Salinity tolerance of crops-what is the cost? *New Phytologist* 208: 668-673.
- Nakayama H., Yoshida K., Shinmyo A. 2004. Yeast plasma membrane Ena1p ATPase alters alkali-cation homeostasis and confers increased salt tolerance in tobacco cultured cells. *Biotechnology Bioengineering* 85: 776-789.
- Negrão S., Schmöckel S.M., Tester M. 2017. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany* 119: 1-11.
- Penella C., Landi M., Guidi L., Nebauer S.G., Pellegrini E., San Bautista A., Remorino D., Nali C., López-Galarza S., Calatayud A. 2016. Salt-tolerant rootstock increases yield of pepper under salinity through maintenance of photosynthetic performance and sinks strength. *Journal of Plant Physiology* 193: 1-11.
- Qadir M., Quillerou E., Nangia V., Nangia V., Murtaza G., Singh M., Thomas R.J., Drechsel P., Noble A.D. 2014. Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum* 38: 282-295.
- Rengasamy P. 2010. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. *Functional Plant Biology* 37: 613-620.
- Rogers E.D., Benfey P.N. 2015. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology* 32: 93-98.
- Roy S.J., Negrão S., Tester M. 2014. Salt resistant crop plants. *Current Opinion in Biotechnology* 26: 115-124.
- Rozema J., Flowers T. 2008. Crops for a salinized world. *Science* 322: 1478-1480.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2009. El Medio Ambiente en México: En Resumen 2009. México. Gobierno Federal. (www.semarnat.gob.mx) pp. 20-23.
- Schroeder J.I., Delhaize E., Frommer W.B., Guerinot M.L., Harrison M.J., Herrera-Estrella L., Tsay Y.F. 2013. Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. *Nature* 497: 60-66.
- Shabala S. 2013. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Annals of Botany* 112: 1209-1221.
- Shabala S. and Pottosin I. 2014. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiology Plant* 151: 257-279.
- Suzuki K., Costa A., Nakayama H., Katsuhara M., Shinmyo A. and Horie T. 2016. OsHKT2; 2/1-mediated Na⁺ influx over K⁺ uptake roots potentially increase toxic Na⁺ accumulation in a salt-tolerance landrace of rice Nona Bokra upon salinity stress. *Journal Plant Research* 129: 67-77.
- Taiz L., Zeiger E. 2010. *Plants Physiology*. Fifth edition. Sinauer Associates Inc., Publisher. Sunderland, Massachusetts, USA. 782 p.

- Venema K., Quintero F.J., Pardo J.M. and Donaire J.P. 2002. The Arabidopsis Na⁺/H⁺Exchanger AtNHX1 Catalyzes Low Affinity Na⁺ and K⁺ Transport in Reconstituted Liposomes. *Journal Biology Chemistry* 277: 2413-2418.
- Wang S., Cao M., Ma X., Chen W., Zhao J., Sun C., Tan L. and Liu F. 2017. Integrated RNA Sequencing and QTL Mapping to Identify Candidate Genes from *Oryza rufipogon* Associated with Salt Tolerance at the Seedling Stage. *Frontier in Plant Science* 8: 1427. doi: 10.3389/fpls.2017.01427
- Xu Y. 2016. Envirotyping for deciphering environmental impacts on crop plants. *Theoretical and Applied Genetics* 129: 653-673.
- Zhu J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 53: 247-273.
- Zhu M., Zhou M., Shabala L., Shabala S. 2015. Linking osmotic adjustment and stomatal characteristics with salinity stress tolerance in contrasting barley accessions. *Functional Plant Biology* 42: 252-63.

