



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES COMO MITIGADORES DEL
ESTRÉS SALINO: RESPUESTA FISIOLÓGICA, BIOQUÍMICA Y
CRECIMIENTO DE VARIETADES DE ALBAHACA**

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctora en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales

(Orientación en Agricultura Sustentable)

P r e s e n t a

Yuneisy Milagro Agüero Fernández

La Paz, Baja California Sur, diciembre de 2018

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 9:00 horas del día 22 del Mes de noviembre del 2018, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

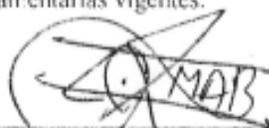
HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES COMO MITIGADORES DEL ESTRÉS SALINO: RESPUESTA FISIOLÓGICA, BIOQUÍMICA Y CRECIMIENTO DE VARIEDADES DE ALBAHACA

Presentada por el alumno: Yuneisy Milagro Agüero Fernández

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN:

AGRICULTURA SUSTENTABLE

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados, por las disposiciones reglamentarias vigentes.

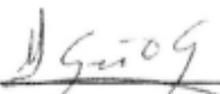


Dr. Bernardo Murillo Amador
Co-Director de Tesis

LA COMISIÓN REVISORA



Dr. Luis G. Hernández Montiel
Co-Director de Tesis



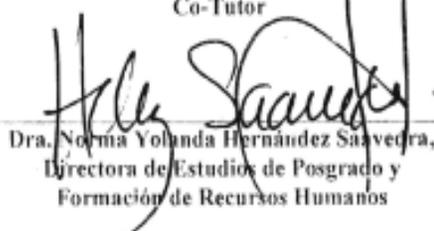
Dra. Alejandra Nieto Garibay
Co-Tutora



Dr. Enrique Troyo Diéguez
Co-Tutor



Dr. Ramón Zulueta Rodríguez
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Bernardo Murillo Amador
Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Directores de Tesis

Dra. Alejandra Nieto Garibay
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutora

Dr. Enrique Troyo Diéguez
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Tutor

Dr. Ramón Zulueta Rodríguez
Universidad Veracruzana
Co-Tutor

Comité Revisor de Tesis

Dr. Bernardo Murillo Amador
Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel
Dra. Alejandra Nieto Garibay
Dr. Enrique Troyo Diéguez
Dr. Ramón Zulueta Rodríguez

Jurado de Examen

Dr. Bernardo Murillo Amador
Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel
Dra. Alejandra Nieto Garibay
Dr. Enrique Troyo Diéguez
Dr. Alfredo Beltrán Morales

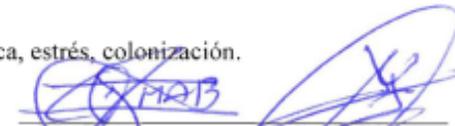
Suplentes

Dr. Arnoldo Villegas Espinoza
Dra. Lilia Alcaraz Meléndez

Resumen

El objetivo del estudio fue evaluar hongos micorrizicos arbusculares como mitigadores del estrés salino: respuesta fisiológica, bioquímica y crecimiento de variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) cv. Nufar, Genovese y Napoletano con respuesta diferencial al estrés por NaCl. La investigación se realizó en condiciones de invernadero. Para las etapas emergencia, crecimiento inicial vegetativo y producción, se aplicó un diseño completamente aleatorio con arreglo factorial considerando factor 1, variedades de albahaca, factor 2, la concentración de sal (0, 50 y 100 mM de NaCl) y factor 3, la presencia o ausencia de HMA (0 y 1 g de inóculo en emergencia y 0 y 10 g inóculo en crecimiento inicial vegetativo y producción), con cuatro repeticiones por tratamiento. Las variables de respuesta evaluadas fueron, para primera etapa experimental, el porcentaje y tasa de emergencia, altura de plántulas, longitud de la raíz, la biomasa fresca y seca de la parte aérea y la raíz, el análisis químico del sustrato se realizó para las tres etapas experimentales. En la segunda y tercera etapa experimental se evaluó a cada cosecha, el contenido relativo de agua, potencial hídrico, área foliar, biomasa fresca y seca de parte aérea y de raíz, longitud de raíz, altura de plantas, tasa fotosintética, número de esporas y porcentaje de colonización micorrizica. En la tercera etapa además de las variables anteriormente mencionadas se evaluó clorofila a, b, y total, contenido de prolina, proteína total, glutatión peroxidasa en hojas y raíz y contenido de aceite esencial. Los resultados revelaron que el sustrato fue adecuado para las tres etapas. En emergencia los resultados tanto cuando se utilizó *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* que con *R. fasciculatum* mostraron diferencias en todas las variables siendo Napoletano la variedad que mostró mayores valores en 0, 50 y 100 mM NaCl con HMA. La mayoría de las variables disminuyeron al incrementar las concentraciones de NaCl. No se encontró colonización de la raíz en ninguna plántula inoculada con HMA en esta etapa. En la etapa crecimiento inicial vegetativo se obtuvo que los valores mayores en todas las variables de respuesta correspondieron a plantas inoculadas con *R. fasciculatum* (T_{20...50}). La interacción variedad × NaCl × HMA fue mayor en las plantas control, con 0 mM NaCl inoculadas con HMA y menor en plantas tratadas con 100 mM NaCl sin HMA. En la etapa producción se observó los valores mayores en todas las variables de respuesta de plantas inoculadas con *R. fasciculatum* (T_{25...120}). La interacción variedad × NaCl × HMA fue mayor en las plantas control, con 0 mM NaCl con HMA y menor en plantas tratadas con 100 mM NaCl sin HMA. Aun cuando se observó una disminución en el porcentaje de colonización de HMA en tejido radicular de las plantas inoculadas, conforme se incrementó las concentraciones de NaCl en la etapa crecimiento inicial vegetativo y producción la respuesta para todas las variables estudiadas, en las plantas inoculadas con HMA fue mayor vs las no inoculadas. Las micrografías realizadas al tejido radicular mostraron estructura micorrizica que demuestra una auténtica colonización por parte de los HMA. Tales resultados sugieren que la inoculación de plantas de albahaca con HMA tiene un efecto positivo en la mitigación el estrés salino por NaCl y un beneficio fisiológico, bioquímico, en el crecimiento y desarrollo fenológico del cultivo.

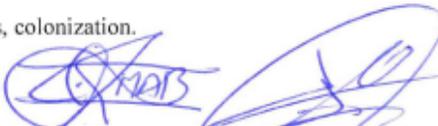
Palabras Claves: Hongo micorrizico arbuscular, albahaca, estrés, colonización.


Vo. Bø. Dr. Bernardo Murillo Amador y
Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel
Co-Directores de tesis

Summary

The objective of the study was to evaluate arbuscular mycorrhizal fungi as saline stress relievers: physiological, biochemical response and growth of basil varieties (*Ocimum basilicum* L.) cv. Nufar, Genovese and Napoletano with differential response to stress by NaCl. The research was conducted under greenhouse conditions. For the stages of emergence, initial vegetative growth and production, a completely randomized design was applied with a factorial arrangement considering Factor 1, basil varieties, factor 2, salt concentration (0, 50 and 100 mM NaCl) and factor 3, the presence or absence of AMF (0 and 1 g of inoculum in emergence and 0 and 10 g inoculum in initial vegetative growth and production), with four repetitions per treatment. The response variables evaluated were, for the first experimental stage, the percentage and emergence rate, height of the seedlings, length of the root, fresh and dry biomass of the aerial part and the root, the chemical analysis of the substrate was carried out for the three experimental stages, In the second and third experimental stage, each crop was evaluated, the relative water content, water potential, leaf area, fresh and dry biomass of aerial part and root, root length, height of plants, photosynthetic rate, number of spores and percentage of mycorrhizal colonization. In the third stage, in addition to the previously mentioned variables, chlorophyll a, b, and total, proline content, total protein, glutathione peroxidase in leaves and root and essential oil content were evaluated. The results revealed that the substrate was adequate for all three stages. In emergencies, results were obtained when *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* was used, which showed differences in *R. fasciculatum* in all variables, with Napoletano being the variety that showed the highest values in 0, 50 and 100 mM NaCl with AMF. Most of the variables decreased with increasing NaCl concentrations. No colonization of the root was found in any seedling inoculated with AMF at this stage. In the initial vegetative growth stage it was obtained that the highest values in all the response variables corresponded to plants inoculated with *R. fasciculatum* (T_{20...50}). The interaction variety × NaCl × AMF was greater in the control plants, with 0 mM NaCl inoculated with AMF and lower in plants treated with 100 mM NaCl without AMF. In the production stage, the highest values were observed in all the response variables of plants inoculated with *R. fasciculatum* (T_{25...120}). The interaction variety × NaCl × AMF was higher in the control plants, with 0 mM NaCl with AMF and lower in plants treated with 100 mM NaCl without AMF. Even when there was a decrease in the percentage of AMF colonization in the root tissue of the inoculated plants, as the NaCl concentrations increased in the initial vegetative growth stage and the response was produced for all the variables studied, in the plants inoculated with AMF it was higher vs the non-inoculated ones. The micrographs made to the root tissue showed mycorrhizal structure that shows an authentic colonization by the AMF. These results suggest that the inoculation of basil plants with AMF has a positive effect in the mitigation of saline stress by NaCl and a physiological, biochemical benefit in the growth and phenological development of the crop.

Key Words: Arbuscular mycorrhizal fungus, basil, stress, colonization.



Vo. Bo. **Dr. Bernardo Murillo Amador** y
Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel
 Co-Directores de tesis

Dedicatoria

A Dios por ser guía en todo momento de mi vida

Mi Madre: Aida Luisa Fernández Betancourt por darme la vida, por su sacrificio y trabajo duro. Un día como hoy estuviera muy feliz y orgullosa de su hija ¡Gracias mamá!

Mi hijo: Carlos Miguel Cabrera Agüero por ser mi alegría, mi motivación constante de superación

Mi esposo: Ismael Cabrera Pacheco por su apoyo y comprensión incondicional a lo largo de mi formación académica

Mi padre: Miguel Antonio Agüero Carralero, por su apoyo incondicional durante toda mi vida, por sus sabios consejos cuando más los necesité

A mis adorados sobrinos: José Luis, Sulenny, José Carlos, María Carla, Lian Josue, Kaleth y Kelly por darme tantos momentos de alegría y hacerme sentir la tía más orgullosa del mundo, mis hermanos, Daudelia, Hector, Vladimir, Madelaine y Miguel por estar a mi lado en momentos difíciles. A mi suegra Amparo por apoyarme durante los momentos más duro de mi vida que fue dejar mi hijo en Cuba para venir hacer mi doctorado.

Agradecimientos

El final de toda obra científica requiere especial esfuerzo y dedicación, lo obtenido en este documento no es más que ese resultado. Hoy quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a un grupo de personas que formaron parte de esta obra.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por su apoyo para la realización de los estudios del Doctorado, mediante la Beca Nacional No. 577971.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) por la oportunidad de alcanzar esta meta de superación profesional.

A los Proyectos AGROT 1 y 143-C: Mecanismos Antagónicos de Levadura Marinas Hacia Hongos Fitopatógenos en Poscosecha de Frutos Tropicales. Ciencia básica SEP-CONACYT No. 236240 y No. 258282.

Al Dr. Bernardo Murillo Amador, por confiar y darme la oportunidad de realizar esta investigación bajo su dirección, muy poco pudiera haber hecho sin su ayuda, entrega y dedicación durante los cuatro años del doctorado, su participación en cada una de las etapas influyó de manera notable para la realización de esta obra científica. A los miembros de mi Comité Tutorial, Dr. Bernardo Murillo Amador, Dr. Luis Guillermo Hernández Montiel, Dra. Alejandra Nieto Garibay, Dr. Enrique Troyo Diéguez, Dr. Ramón Zulueta Rodríguez, por sus sabias y oportunas sugerencias en todo el periodo de realización del doctorado. Al Dr. José Manuel Mazón Suástegui por su apoyo y valiosos aportes durante la realización de la investigación. Al personal del Programa de Posgrado del CIBNOR, Ing. Horacio Sandoval Gómez, Lic. Leticia González Rubio Rivera, Lic. Osvelia Ibarra Morales, Tania Núñez Valdés, Lic. Claudia E. Olachea, por su apoyo incondicional para cumplir y llegar al término del programa de estudios.

No llego al millón de amigos, pero fueron varios los que me alentaron a seguir adelante cuando parecía imposible:

A mis queridos amigos: Yisel Yadira Fornaris, Daulemys Batista, Carlos Michel Ojeda, Yarelis Álvarez, Silvia Edén, Yalina Montecelos, Jorge Luis Naranjo, Manuel Salvador Trasviña, Mireydis Pérez, Beatriz García, Rosa María Aguilera, Eduardo Manuel Tamayo, Idael Ruíz, Norberto Capetillo, Kristztina Zsuzasanna, Reynaldo González y Yanelis Quevedo.

A mis compañeros: Armando Falcón, Claudia Morales, Maritza Lourdes Soberanes, Gregorio Lucero, Guillermo Portillo, Yarelys Férrer, Milagros García, Ariel Sosa, Emilio García, Fernando Abasolo, A todos mis chachis gracias por soportarme, así como soy.

Quisiera, con el mismo amor que expuse lo anterior, expresar también mi gratitud al apoyo técnico del M.C. Manuel Salvador Trasviña Castro, M. C. Margarito Rodríguez Álvarez, Lic. Mirian Hernández De Haro, Lic. Alondra Martín Hernández, Lic. Griselda Peña Armenta, Lic. Lidia Hilares Lucero. Lic. María Dolores Rondero Astorga, Lic. Roberto Hernández Herrera. Al personal técnico del Campo Agrícola Experimental, José Raymundo Ceseña Nuñez, Adrian Jordan Castro, Pedro Luna García.

A mi familia, por el gran apoyo que de ellos recibí

A TODOS, infinitas y nunca suficiente *GRACIAS*.

Yuneisy Milagro Agüero Fernández
La Paz, Baja California Sur, diciembre de 2018

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iv
Lista de tablas	ix
Listas de figuras	x
Abreviaturas	xi
1. INTRODUCCIÓN	0
2. ANTECEDENTES	3
2.1 La salinidad como problema a nivel mundial	3
2.2 Origen de la salinidad de los suelos	3
2.3 Efectos de la salinidad en la fisiología de las plantas	4
2.4 Efecto de la salinidad en el desarrollo de los cultivos	8
2.5 Hongos micorrízicos arbusculares	9
2.6 Fisiología de la simbiosis micorrízica arbuscular	11
2.7 Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares en condiciones de salinidad	13
2.8 Los HMA como osmoprotectores en plantas en condiciones de estrés salino	13
2.9 Algunos resultados experimentales obtenidos con la inoculación con HMA	14
2.10 Cultivo de albahaca	19
3. JUSTIFICACIÓN	21
4. HIPÓTESIS	22
5. OBJETIVOS	23
5.1 Objetivo General	23
5.2 Objetivos Particulares	23
6. MATERIALES Y MÉTODOS	24
6.1 Evaluar el efecto de las especies de HMA, <i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglomus etunicatum</i> y <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia	24
6.1.1 Etapa de emergencia	24
6.1.1.1 Análisis químico del sustrato y del inóculo utilizados	25
6.1.1.2 Porcentaje y tasa de emergencia	26
6.1.1.3 Variables morfométricas	26
6.1.1.4 Variables fúngicas: Contenido de esporas en el inóculo y porcentaje de colonización micorrízico	26
6.1.1.4 Análisis estadístico	27
6.2 Evaluar el efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo	27
6.2.1 Etapa de crecimiento inicial vegetativo	27
6.2.1.1 Análisis químico del sustrato utilizado	29
6.2.1.2 Variables morfométricas	30

6.2.1.3 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética)	30
6.2.1.4 Variables hídricas (Contenido relativo de agua CRA y potencial hídrico Ψ_w)	30
6.2.1.5 Variables fúngicas (Contenido de esporas en el inóculo y porcentaje de colonización micorrízico).....	31
6.2.1.7 Análisis estadísticos.....	32
6.3 Evaluar <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva	32
6.3.1 Etapa productiva	32
6.3.1.1 Análisis químico del sustrato utilizado.....	33
6.3.1.2 Variables morfométricas	34
6.3.1.3 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética (TF) y pigmentos fotosintéticos (Clorofila a, b y total)	34
6.3.1.4 Variables hídricas (Contenido relativo de agua CRA y potencial hídrico Ψ_w)	35
6.3.1.5 Variables bioquímicas.....	35
6.3.1.5.1 Contenido de proteína total	35
6.3.1.5.1.1 Contenido de prolina	36
6.3.1.5.1.1.1 Actividad de glutatión peroxidasa (GPx).....	37
6.3.1.6 Variables fúngicas: Contenido de esporas en el inóculo y porcentaje de colonización micorrízico.....	37
6.3.1.7 Extracción de aceites esenciales	37
6.3.1.8 Análisis estadístico	38
7. RESULTADOS	39
7.1 Efecto de las especies de HMA, <i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglossum etunicatum</i> y <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigadores del estrés en variedades de albahaca en la etapa de emergencia	39
7.1.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)	39
7.1.2 Análisis químico del inóculo (<i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglossum etunicatum</i>)	39
7.1.3 Tasa y porcentaje de emergencia.....	39
7.1.4 Variables morfométricas	40
7.1.5 Colonización de raíces por HMA especies (<i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglossum etunicatum</i>).....	44
7.2 Efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés en variedades de albahaca en la etapa de emergencia	46
7.2.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)	46
7.2.2 Análisis químico del inóculo (<i>Rhizophagus fasciculatum</i>)	46
7.2.3 Tasa y porcentaje de emergencia.....	46
7.2.4 Variables morfométricas	47
7.2.5 Colonización de raíces por HMA especie (<i>Rhizophagus fasciculatum</i>).....	54
7.3 Efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.....	55

7.3.1	Análisis químico del sustrato (vermiculita)	55
7.3.2	Variables morfométricas evaluadas en la etapa de crecimiento inicial vegetativo	55
7.3.3	Variables hídricas: Contenido relativo de agua (CRA) y potencial hídrico (Ψ_w)	56
7.3.4	Variables fisiológicas (Tasa fotosintética).....	56
7.3.5	Porcentaje de colonización micorrízica en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.....	57
7.4	<i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva	61
7.4.1	Análisis químico del sustrato (vermiculita)	61
7.4.2	Variables morfométricas evaluadas en la etapa productiva.....	61
7.4.3	Variables hídricas: Contenido relativo de agua (CRA) y potencial hídrico (Ψ_w)	62
7.4.4	Variables fisiológicas (Tasa fotosintética (TF) y pigmentos fotosintéticos (Clorofila a, b y total)	62
7.4.5	Variable bioquímicas.....	62
7.4.6	Porcentaje de colonización micorrízica en la etapa de producción	63
7.4.7	Contenido de aceites esenciales	63
8.	DISCUSIÓN.....	67
8.1	Efecto de las especies de HMA, <i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglossum etunicatum</i> y <i>Rhizophagus fasciculatum</i> como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia	67
8.1.1	Análisis químico del sustrato e inóculo utilizados	67
8.1.2	Tasa y porcentaje de emergencia.....	67
8.1.3	Variables morfométricas	70
8.1.4	Variables fúngicas.....	72
8.2	Etapa de emergencia utilizando la especie <i>Rhizophagus fasciculatum</i> de HMA.....	73
8.2.1	Análisis químico del sustrato e inóculo utilizados	73
8.2.2	Tasa y porcentaje de emergencia.....	74
8.2.3	Variables morfométricas	76
8.2.4	Variables fúngicas.....	80
8.3	Efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento vegetativo inicial.....	80
8.3.1	Análisis químico del sustrato	80
8.3.2	Variables morfométricas	81
8.3.3	Variables hídricas	85
8.3.4	Variables fúngicas.....	87
8.3.5	Variable fisiológica	88
8.4	<i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción	

de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva	89
8.4.1 Análisis químico del sustrato	89
8.4.2 Variables morfométricas	89
8.4.3 Variables hídricas	93
8.4.4 Variables fisiológicas	94
8.4.5 Variables bioquímicas	96
8.4.6 Variables fúngicas	99
8.4.7 Contenido de aceite esencial.....	100
9. CONCLUSIONES.....	103
10. LITERATURA CITADA	105
11. ANEXOS.....	129
11.1 Artículo publicado en la Revista Nova Scientia	129
11.2 Artículo aceptado en la Revista Tropical and Subtropical Agroecosistem	129

Lista de tablas

Tabla I. Solución nutritiva a utilizar en el experimento de crecimiento inicial vegetativo para plantas de albahaca.	28
Tabla II. Respuesta de plántulas de tres variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl y la inoculación con HMA como mitigadores del estrés en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfológicas.	42
Tabla III. Efecto de las interacciones variedades \times NaCl, variedades \times HMA y NaCl \times HMA en variables morfológicas de plántulas de albahaca sometidas a estrés por NaCl y HMA como mitigadores del estrés.	43
Tabla IV. Efecto de la interacción de variedades \times NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfológicas de plántulas de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl e inoculadas con HMA como mitigadores del estrés.	44
Tabla V. Tasa, porcentaje de emergencia y variables morfológicas de plántulas de variedades de albahaca sometidas a estrés salino (NaCl) con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (<i>Rhizophagus fasciculatum</i>) como mitigador del estrés.	51
Tabla VI. Efecto de las interacciones variedades \times NaCl, variedades \times HMA y NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfológicas en plántulas de albahaca sometidas a estrés salino (NaCl) con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (<i>Rhizophagus fasciculatum</i>) como mitigador del estrés.	52
Tabla VII. Efecto de la interacción variedades \times NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfológicas en plántulas de albahaca sometidas a estrés por NaCl con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (<i>Rhizophagus fasciculatum</i>) como mitigador del estrés.	53
Tabla VIII. Interacción variedad \times NaCl \times HMA en respuesta al efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfológica de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.	58
Tabla IX. Interacción variedad \times NaCl \times HMA en respuesta al efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfológica, fisiológicas y fúngicas, de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.	59
Tabla X. Interacción variedad \times NaCl \times HMA en respuesta al efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfológicas, fisiológicas y fúngicas de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de productiva.	66
Tabla XI. Interacción variedad \times NaCl \times HMA en respuesta al efecto de <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables fisiológicas, bioquímicas, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceite esencial de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva.	67

Listas de figuras

Figura 1. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con un consorcio de HMA (<i>Funneliformis mosseae</i> + <i>Claroideoglobus etunicatum</i>) (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.....	45
Figura 2. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.....	45
Figura 3. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.	54
Figura 4. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.....	55
Figura 5. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (+ HMA). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.	60
Figura 6. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- HMA). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.....	60
Figura 7. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con <i>Rhizophagus fasciculatum</i> (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.	66
Figura 8. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.....	66

Abreviaturas

CIBNOR	Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
SEMARNAT	Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales
USA	United States of America
CE	Conducividad eléctrica
ISTA	International Seed Testing Association
HMA	Hongo Micorrízicos Arbusculares
NaCl	Cloruro de sodio
m	Metro
mM	Milimoles
Na	Sodio
Cl	Cloro
K	Potasio
Ca	Calcio
Mg	Magnesio
Cu	Cobre
Mo	Molibdeno
B	Boro
N	Nitrógeno
CO ₂	Dióxido de carbono
mg	Miligramos
cm	Centímetros
mg/g	Miligramos por gramo
ROS	Especies reactivas de oxígeno
mg/kg	Miligramo por kilogramo
NO	Óxido nítrico
ABA	Ácido absícico
mm	Milímetro
mL	Mililitros
C ₃₄ H ₂₈ N ₆ O ₁₄ S ₄	Azúl de tripano
MO	Materia orgánica
°C	Grado celsius

1. INTRODUCCIÓN

En la naturaleza las plantas se encuentran expuestas a diversas condiciones de estrés que retardan su desarrollo y disminuyen su rendimiento. Uno de los problemas agrícolas más extendidos es la acumulación de sales en la superficie del suelo (Das *et al.*, 2015; Setter *et al.*, 2016). Se estima que más de 800 millones de ha en el mundo están siendo afectadas, lo que representa una pérdida de más de 12 mil millones de dólares anuales (Khalig *et al.*, 2014). Actualmente más de 74% de los suelos dedicados a la agricultura a nivel mundial presenta problemas de salinidad (Argentel *et al.*, 2017). En México, el proceso de salinización afecta el 13 % de la tierra irrigada de su territorio (SEMARNAT, 2010) y la distribución y extensión de los suelos con problemas de salinidad, es más frecuente en las zonas áridas, donde el agua presenta concentraciones de sales minerales altas, produciendo como consecuencia un deterioro progresivo de los suelos, repercutiendo en una disminución de la productividad y en la calidad de sus cosechas (Orosco-Alcalá *et al.*, 2018). Algunas alternativas a utilizar para contrarrestar los efectos perjudiciales que causan estas sales, lo constituye el uso de inoculantes a partir de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (Zhu *et al.*, 2012). La utilización de estos hongos debe considerarse en el diseño de cualquier sistema de producción agrícola, ya que, además de ser componentes inseparables de los agroecosistemas, realizan diversas e importantes funciones en su asociación con las plantas. Entre ellas se destacan un aprovechamiento más eficiente de los nutrientes en la zona radical a partir de un aumento en el volumen de suelo explorado, mayor resistencia a las toxinas, incremento de la translocación y solubilización de elementos esenciales, aumento de la tolerancia a condiciones abióticas adversas (sequía, salinidad, etc.) (Evelin *et al.*, 2013). La inoculación de las plantas con estos hongos micorrízicos provoca, de manera general, un incremento en los procesos de absorción y translocación de nutrientes tales como P^{+3} , N^{+} , Ca^{+2} , Mg^{+2} , Zn^{+2} , Cu^{+1} , Mo^{+2} y B^{+3} que son de vital importancia para las plantas (Viera *et al.*, 2017). Los HMA son endófitos que representan un papel importante en la tolerancia de las plantas a suelos salinos. La interacción entre los HMA y las plantas incrementan la síntesis de compuestos osmoprotectores como prolina (Ouledali *et al.*, 2018), incrementa la extensión del sistema radical, mejora el aporte de nutrimentos y agua

del suelo hacia las plantas (Ildermaro *et al.*, 2017). Los HMA se consideran biomejoradores importantes para suelos salinos; está documentado que la colonización micorrízica arbuscular mejora el crecimiento y vigor de la planta, mitiga el daño de las plantas hospedadas causada por la salinización del suelo (Di-Barbaro *et al.*, 2017). Cuando las plantas se asocian en relación simbiótica con los HMA, ocurren cambios morfológicos, nutricionales y cambios fisiológicos que aumentan la tolerancia de las plantas al estrés abiótico (Wu *et al.*, 2010a).

Por otro lado, la albahaca (*Ocimum basilicum* L.) es una especie cultivada altamente rentable con una demanda alta para la industria farmacéutica, la cosmética y perfumería, lo que representa una fuente de ingresos para los productores de esta especie aromática (Moncayo Luján *et al.*, 2015). Entre las limitantes del cultivo está su establecimiento en zonas donde la salinidad de los suelos es alta (Batista-Sanchez *et al.*, 2015). Las variedades que se cultivan en el Estado de Baja California Sur, aunque son comercializadas hacia el mercado nacional e internacional, presentan una sensibilidad alta a la salinidad (Reyes-Perez *et al.*, 2013b). La importancia de las micorrizas ha sido ampliamente estudiada por Elhindi *et al.* (2017); Hashem *et al.* (2015); Khalil (2013); Posada *et al.* (2012); Sinclair *et al.* (2014), especialmente lo relacionado con promover el crecimiento de algunas plantas y su tolerancia a la salinidad mediante diversos mecanismos que favorecen la adquisición de nutrientes, la producción de hormonas de crecimiento vegetal, el desarrollo de la rizósfera, e incluso las condiciones del suelo. Sin embargo, no existe un estudio sobre el efecto de la inoculación de HMA especie *Rhizophagus fasciculatum* en albahaca en condiciones de estrés salino. Los beneficios que presenta este endófito deben considerarse de importancia en estudios donde se evalué su efecto en plantas cultivadas en condiciones de estrés salino.

2. ANTECEDENTES

2.1 La salinidad como problema a nivel mundial

Entre las condiciones adversas de los sistemas agrícolas, la salinidad es el factor que más influye en el establecimiento de las poblaciones humanas y existen registros históricos de migraciones provocadas por la salinización del suelo cultivable (Wicke *et al.*, 2011). Las plantas cultivadas en condiciones de salinidad disminuyen su capacidad para absorber agua, presentan un desbalance nutricional, toxicidad, cambios fisiológicos y una reducción en el crecimiento, entre otros (Mata-Fernández *et al.*, 2014).

Por su parte, Carillo *et al.* (2011) coinciden que la salinidad es un problema para la agricultura, fundamentalmente para las regiones áridas y semiáridas, con un contenido alto de salinidad en el suelo y precipitaciones insuficientes para su lixiviación.

La salinidad es un tema que se estudia desde hace muchos años; sin embargo, cuando se realizan búsquedas en revistas de alto impacto como Science (Tester y Langridge, 2010), Nature (Schroeder *et al.*, 2013), Environmental and Experimental Botany (Yeduguri *et al.*, 2016) y Frontier in Plant Science (Bindumadhava *et al.*, 2016), se encuentran artículos recientes que estudian el efecto de la salinidad en los cultivos, porque cada día son más las áreas afectadas por sales lo cual se convierte en un indicador importante a evaluar por los investigadores y es un reto la búsqueda de alternativas ecológicas que ayuden a mitigar los daños que causa el estrés por salinidad en las especies cultivadas.

2.2 Origen de la salinidad de los suelos

El origen de la salinidad se explica por dos vías, la primera es natural, ya sea por la cercanía y la altura sobre el nivel del mar, la intemperización y la existencia de sales también son causas primarias de salinidad que se agudizan en condiciones heterogéneas de microtopografía y las propiedades físico-químicas del perfil del suelo, como son la textura, la estructura, la porosidad, la permeabilidad, la capacidad de retención de humedad y de intercambio catiónico tienen un papel importante (Smith, 2007). En regiones áridas y semiáridas esta situación es predominante, incluso, en áreas con promedios anuales altos de precipitación, como en los climas trópicos secos y templados secos, la presencia de

períodos secos más largos, condiciona la ocurrencia de procesos de salinización (Manchanda y Garg, 2008).

Además de las condiciones climáticas adversas, se deben considerar otros factores en la ocurrencia de salinidad, como son las aguas salinas subterráneas, las tierras bajas cercanas a las costas, los pantanos y las lagunas litorales, así como las áreas cercanas a minas y bóvedas salinas. La segunda causa es el resultado de las prácticas agrícolas incorrectas del suelo y el mal manejo del agua para el riego, lo cual permite la movilidad de las sales dentro del suelo y el transporte de las mismas a nuevos sitios. Esto es conocido como proceso de salinidad antrópica o secundaria convirtiéndose la salinización de los suelos en una consecuencia del desarrollo de la sociedad humana (Porcel *et al.*, 2012).

2.3 Efectos de la salinidad en la fisiología de las plantas

La salinidad afecta cada aspecto de la fisiología de la planta y su metabolismo. La concentración alta de sales le ocasiona un desequilibrio iónico y un estrés osmótico. Un estrés salino alto rompe la homeostasis del potencial hídrico y la distribución de iones (Alcaraz-Ariza, 2012). El estrés salino rompe la homeostasis iónica de las plantas al provocar un exceso tóxico de sodio (Na^+) en el citoplasma y una deficiencia de iones como el potasio (K^+). El Na^+ inhibe muchas enzimas y por eso es importante prevenir su entrada al citoplasma (Alcaraz-Ariza, 2012). Los sistemas enzimáticos de la glucólisis, ciclo de Krebs y la fotofosforilación son especialmente sensibles a las soluciones salinas y como resultado una disponibilidad menor de energía, adquisición de nutrientes y una disminución de la germinación de la semilla y del crecimiento de la planta.

El efecto osmótico detectado en suelos salinos consiste en concentraciones altas de sales que incrementan las fuerzas potenciales que retienen al agua en la solución del suelo y dificultan la extracción del agua por las raíces de las plantas. Estas sales se acumulan en la zona radicular ocasionando pérdidas en la producción debido a la disminución del crecimiento, su efecto varía con la etapa fenológica de las especies cultivadas, siendo más notable en las etapas iniciales del crecimiento ya que al reducir el potencial hídrico de la solución del suelo, disminuye la disponibilidad de agua y crea un desequilibrio nutritivo

dada la concentración elevada de elementos (Na^+ y Cl^-) que interfieren con la nutrición mineral y el metabolismo celular (Ben-Amor *et al.*, 2010).

Por otra parte, la toxicidad de las sales, inducen alteraciones en el metabolismo de las plantas, ocasionando la acumulación de productos tóxicos, afectando su balance energético, porque al aumentar la presión osmótica de la solución, sus células presentan una adaptación osmótica para absorber agua, incrementando el consumo de energía con un crecimiento menor (Aiazzi *et al.*, 2005).

Existe otra teoría de la división y el crecimiento celular que indica que se produce un engrosamiento prematuro de las paredes celulares limitando el crecimiento de forma irreversible. De igual forma la nutrición se afecta, debido a que un aumento en el pH dificulta la disponibilidad de los nutrientes y las interacciones provocadas por exceso de elementos tales como, el calcio, sodio, potasio, cloruros, nitratos y fosfatos. La presencia de ciertos iones provoca toxicidad debido a la acumulación que se produce en semillas, tallos y las hojas. La tolerancia a las sales es una habilidad relativa de las plantas para producir rendimientos satisfactorios o sostenerse en suelos salinos. La concentración total de iones en el agua del suelo, generalmente tiene más influencia afectando las plantas que en la composición precisa de la solución (Basurto *et al.*, 2008). Con el establecimiento de las plantas en los suelos, la tierra afectada por salinidad puede explotarse en forma sustentable, utilizando plantas tolerantes a la salinidad y al riego de pozos con agua salada. Existe una clasificación generalizada que agrupa las plantas en halófitas y no halófitas. Las primeras se refieren a aquellas plantas que poseen mecanismos de tolerancia a la salinidad, aunque su grado de tolerancia es muy variable, ejemplos de estas son los *Rhizophora mangle*, además, se incluyen varias especies del género *Atriplex* y algunos pastos del género *Chloris*. La mayoría de las plantas cultivadas, se consideran como no halófitas, siendo más tolerantes a sales la mayoría de este grupo e integra a cereales como la cebada (*Hordeum vulgare*), el sorgo (*Sorghum bicolor*) y el mijo (*Pennisetum americanum*).

La tolerancia a la salinidad es un fenómeno complejo que involucra cambios morfológicos y de desarrollo, en estrecha relación con los principales procesos fisiológicos y bioquímicos que se presentan en las plantas (Lamz-Piedra *et al.*, 2013) Entre los

mecanismos que explican la capacidad de las especies vegetales para tolerar el estrés por sales se encuentran:

- El ajuste osmótico, donde las plantas al crecer en condiciones de salinidad disminuyen su potencial osmótico interno para compensar el potencial osmótico externo y mantener la actividad enzimática y el transporte del floema, de esta manera evitan la deshidratación y la muerte. El ajuste osmótico está ligado a la síntesis de solutos orgánicos, como la betaína, glicina-betaína, prolina y sacarosa y/o a la acumulación de iones inorgánicos y en condiciones de salinidad se ha encontrado que las especies tolerantes acumulan más que las no tolerantes (Bargmann *et al.*, 2009).
- La exclusión de iones a nivel radicular y la retención de iones en las vacuolas de las raíces en crecimiento y en los diferentes órganos, que permiten que las plantas toleren concentraciones celulares o extracelulares muy elevadas. Muchas plantas responden al estrés salino mediante la exclusión del Na^+ y/o Cl^- de las hojas. En tal sentido, se encuentran correlaciones positivas entre la exclusión del Na^+ y el Cl^- (De Boer y Volkov, 2003). Algunas glicófitas tolerantes restringen el movimiento de iones a los brotes mediante la limitación de la entrada de iones dentro de la raíz, evitando así el riesgo de toxicidad de iones, las halófitas fácilmente absorben, translocan y acumulan los iones en las partes aéreas (Flowers y Colmer, 2008). La capacidad de exclusión de Na^+ viene dada por el control del flujo neto de absorción de Na^+ , que resulta del balance entre el flujo unidireccional de entrada y el flujo de salida al medio, así como del control de su translocación a la parte aérea, resultado de su deposición en las vacuolas de las raíces o en las células proximales del tallo evitando su acumulación en las hojas (Apse y Blumwald, 2007). A nivel radicular, los mecanismos que controlan la absorción selectiva de iones y su compartimentación intracelular inciden en la tolerancia relativa a la salinidad (Tester y Davenport, 2003). La absorción por las raíces de iones Na^+ y Cl^- provoca la alteración de la absorción y, por tanto, del contenido de otros iones, particularmente K^+ y Ca^+ (Medina-García, 2016) resultando de especial

importancia en la tolerancia a la salinidad, el mantenimiento de la selectividad entre el K^+ y el Na^+ en el citoplasma. En muchas especies glicófitas, con índices altos de K^+/Na^+ en la parte aérea, la liberación preferente de K^+ en el xilema o la reabsorción de Na^+ de la savia xilemática, conduce a una mejora en la selectividad K^+/Na^+ . Concretamente, en legumbres, existe un mecanismo de exclusión de Na^+ de la parte aérea basado en el intercambio K^+/Na^+ en las células parenquimáticas del xilema, con apariencia de células de transferencia, a nivel de las partes proximales del tallo y de la raíz (Demidchik *et al.*, 2010). Este mecanismo de exclusión de Na^+ de las hojas confiere tolerancia a una salinidad de intensidad y duración moderada, ya que las capacidades de almacenamiento de estas células son rápidamente saturadas. Para evitar la acumulación excesiva de sales en tejidos fotosintéticos, algunas plantas acumulan diferencialmente el NaCl en determinadas zonas de la hoja o en hojas maduras o lo recirculan en dirección a las raíces (Alcázar *et al.*, 2010).

- Otras plantas a través de la succulencia desarrollan habilidades para incrementar los compartimentos celulares de las hojas y retener concentraciones altas de sales en las vacuolas. Las plantas tolerantes a la salinidad son más capaces de regular la toma y translocación de iones, previendo de esta forma la acumulación alta de Na^+ y Cl^- en las hojas (Ahmed *et al.*, 2013).
- La eliminación del exceso de sales, directamente a través de glándulas o estructuras especializadas como los cabellos vesiculares. Algunas especies de plantas desarrollan estructuras especiales como glándulas y cabellos vesiculares que permiten la eliminación del exceso de sales y mantener el equilibrio iónico-osmótico del citoplasma y un buen funcionamiento en la permeabilidad de las membranas (Ahmed *et al.*, 2013). Las plantas son capaces de tolerar el estrés salino a través de la eliminación de sales, mediante la regulación de la caída de sus hojas y en casos extremos de sus frutos. De hecho, en la evolución de los mecanismos de tolerancia en las plantas al estrés, se observa la existencia de grados de tolerancia muy diferentes, tanto desde el punto de vista de los mecanismos como de la

amplitud y distribución entre las diversas especies e incluso variedades o ecotipos dentro de una misma especie.

- La capacidad de reparación del daño de secuestrar ROS y de proteger estructuras celulares sensibles mediante el incremento de la síntesis de proteínas con función antioxidante. En general, la complejidad en el grado de tolerancia y en el modelo de respuesta de las plantas al estrés salino, evidencian la diversidad de estrategias que desarrollan las plantas a través de su curso evolutivo (Tarchoune *et al.*, 2013).

2.4 Efecto de la salinidad en el desarrollo de los cultivos

El daño causado por la salinidad al vegetal puede ser osmótico, tóxico o nutricional (Morales *et al.*, 2010). Los efectos más comunes son: a) Inducción de estrés hídrico; b) toxicidad iónica específica, debido a la concentración alta de sodio y cloro; c) desbalance nutricional, debido a los niveles altos de sodio y cloro que reducen la captación de K^+ , NO^- , PO_4^{3-} ; d) Incremento de la producción de especies reactivas de oxígeno que dañan las macromoléculas (Lamz-Piedra *et al.*, 2013).

Abdel-Latef y Chaoxing (2014) mencionan que el efecto evidente ante el estrés salino es la reducción en la capacidad de absorción de agua que se manifiesta en la reducción de expansión foliar y pérdida de turgencia, es decir una célula vegetal expuesta a un medio salino equilibra su potencial hídrico perdiendo agua, lo que produce la disminución del potencial osmótico y del de turgencia. Esta situación genera señales químicas (aumenta el calibre intracelular, síntesis de ABA entre otras) que desempeñan respuestas adaptativas, aparentemente los cambios anatómicos son respuestas morfogenéticas de la planta para contrarrestar los efectos negativos de las sales, cambios que pueden ser importantes en la eficiencia del uso del agua y la tolerancia de la planta al estrés salino (Horie *et al.*, 2012).

La toxicidad metabólica del Na^+ se asocia con perturbaciones en la membrana celular y con la competencia por los sitios de enlace del K^+ esencial para el metabolismo. Una concentración alta de Na^+ desplaza los iones de Ca^{2+} de los sitios de enlace de la membrana celular de la raíz y altera su permeabilidad, lo que causa una salida de K^+ de las células y favorece la entrada de Na^+ (Porcel *et al.*, 2012).

El Cl^- por su parte, aun cuando es un elemento esencial para el crecimiento de las plantas, causa toxicidad cuando su concentración en el tejido vegetal es excesiva. Las concentraciones altas de Cl^- producen quemaduras en las hojas disminuye la fotosíntesis e inhibe la absorción de nitratos (Zuccarini y Okurowska, 2008).

La problemática que genera el estrés salino muestra dificultades impuesta por la mayor osmoregularidad del suelo y el daño celular infligido por la excesiva acumulación de iones en los tejidos de las plantas (Reyes-Pérez *et al.*, 2013a).

2.5 Hongos micorrízicos arbusculares

El vocablo micorriza que significa literalmente “raíz fungosa”, describe la relación simbiótica con los sistemas radiculares (Mirabal *et al.*, 2008). Los hongos endomicorrízicos o arbusculares penetran, sin afectar, a las células de la raíz estableciendo una membrana para el intercambio de nutrientes. Los hongos micorrízicos arbusculares detentan un gran potencial como bioprotectores (Deepika *et al.*, 2008). Existen reportes en donde se mencionan los beneficios que esta simbiosis aporta a la planta hospedera, dentro de los cuales destacan: a) El HMA tiene prolongaciones conocidas como hifas que penetran al interior de las raíces del huésped. Lo anterior conforma una interfase entre el suelo y la planta que favorece la absorción de nutrientes desde la solución del suelo, hasta el interior de las raíces (Jurkiewics *et al.*, 2010); b) Los HMA incrementan el área de contacto de la raíz con el suelo, asegurando la continuidad entre la superficie absorbente radicular y la solución del suelo. De esta manera se optimiza la interacción del suelo con las raíces (Jurkiewics *et al.*, 2010).

Las micorrizas se clasifican en base a su estructura, morfología y modo de infección en tres tipos principales, ectomicorrizas, ectendomicorriza y endomicorrizas. Este último se divide a su vez en varios subtipos, ericoides, orquidáceas y las arbusculares, que son las más comunes (Mirabal *et al.*, 2008). Las micorrizas arbusculares (MA) pertenecen al orden Glomales. El suborden Glominaceae tiene cuatro familias: Glomaceae, que comprende los géneros *Glomus* y *Sclerocystis*; Acaulosporaceae, que incluye dos géneros, *Acaulospora* y *Entrophospora*; Paraglomaceae con los géneros *Paraglomus* y *Archaesporaceae* y *Gigasporaceae*, la que a su vez incluye los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* (Redecker *et*

al., 2013).

La importancia de los hongos micorrízicos no estriba sólo en que representan la fracción mayor de la biomasa del suelo (Sosa *et al.*, 2006). Su función radica en que su micelio abundante, intra y extraradical, constituye un enlace o puente entre las plantas y el suelo (Gutjahr *et al.*, 2012; Harrison, 2012).

Cuando se forma la simbiosis micorrízica, se alteran la fisiología y exudación de radicales, lo que a su vez cambia la población microbiana circundante. Esto ha dado lugar a redefinir la rizósfera, zona de influencia directa de las raíces en la biología del suelo, como micorrizósfera (Evelin *et al.*, 2012). Además, el micelio extraradical, que en sí mismo es un sustrato alimenticio para otros microorganismos, puede extenderse y explorar mayor volumen de suelo (Nadal y Paszkowski, 2013) transfiriendo así compuestos de carbono y ampliando la esfera de influencia de la biota rizosférica a mayor distancia. Desde esta óptica, la micorriza no sólo contribuye a la nutrición de la planta, puesto que explora un volumen de suelo mayor que el de la raíz sola, sino también a la nutrición del suelo (Nadal y Paszkowski, 2013) por cuanto incrementa la actividad microbiana.

Son múltiples y variados los efectos benéficos que se le atribuyen a los HMA, los que poseen aspectos que van desde los nutricionales y del desarrollo vegetativo hasta los relacionados con la protección de las plantas, no todos estudiados de la misma forma, ni logrando la uniformidad de criterio entre los investigadores, dado esto por la existencia de interacciones múltiples entre los HMA, las plantas, el suelo, la microflora, la microfauna y el ambiente circundante (Xiao *et al.*, 2010).

Según Rivera (2003) en la penetración y distribución del hongo en las raíces ocurren modificaciones fisiológicas tales como:

- Incremento de la actividad nuclear de la masa citoplasmática y del grado de vacuolación de las células corticales y generación de nuevos orgánulos.
- Aumento de la diferenciación de los tejidos vasculares.
- Aumento de la tasa fotosintética.
- Incremento de la síntesis de proteínas, clorofila, sustancias de crecimiento y metabolitos secundarios.

- Activación de los sistemas enzimáticos.
- Favorecimiento de la absorción, traslocación de nutrientes y agua.
- El establecimiento del hongo representa un drenaje neto de fotosintatos desde la parte aérea hasta la zona radical, donde, de la parte que toma el simbionte, la mayoría se utiliza para producir energía metabólica, lo que asegura a través de esta vía su mantenimiento y desarrollo, y el resto se moviliza en forma de azúcares y lípidos dentro de la masa fúngica intra y extrarradical (Smith y Read, 2009).

2.6 Fisiología de la simbiosis micorrízica arbuscular

Los HMA establecen una asociación mutualista con las raíces de las plantas formando las micorrizas arbusculares. En esta asociación, el hongo ofrece un beneficio a su huésped a cambio de recibir otro, es decir, existe un beneficio mutuo producto de un intercambio bidireccional “hongo-planta”. La planta suministra al hongo fuentes de carbono procedentes de la fotosíntesis (proceso que el hongo no puede realizar) y le brinda protección, mientras que el hongo le facilita a la planta la absorción de agua y nutrimentos como fósforo y nitrógeno, recursos del suelo que en condiciones extremas la planta difícilmente obtendría eficientemente sin la ayuda del hongo (Xie *et al.*, 2014).

Los HMA se caracterizan por desarrollar una estructura en forma de un diminuto arbolillo en las células del parénquima radical, estructura llamada “arbúsculo” que es el sitio de intercambio entre la planta y el hongo. Además, el sistema micorrízico está formado por un conjunto de hifas (micelio) que están conectadas con el tejido de la raíz y que salen de ella ramificándose en el suelo. El micelio que se encuentra en el suelo forma una red de hifas capaces de interconectar a las raíces de plantas y de permitir el flujo de agua y nutrimentos entre las raíces de éstas (Hajiboland *et al.*, 2010).

La colonización de ecosistemas terrestres por parte de las plantas, se debe en gran parte a la asociación de estas con HMA, siendo la colonización espacial, el beneficio al hospedero y la tolerancia ambiental, la explicación de su importancia en ecosistemas naturales y su distribución amplia en todo el planeta (Bonfante y Genre, 2008).

El hongo inicialmente crece en medio de las células corticales, pero rápidamente penetra en la pared celular de la célula hospedera, creciendo con ella. A medida que se presenta este crecimiento, la membrana celular de la célula hospedera sufre una invaginación que envuelve al hongo, creando un compartimiento apoplástico, allí se acumula material de alta complejidad molecular. Esta invaginación impide el contacto directo del citoplasma de la célula del hongo con el de la célula de la planta y permite una zona de intercambio de nutrientes, muy eficiente entre los simbioses (Rivera, 2013).

Las hifas, estructuras de colonización de los HMA con características colonizadoras e infectivas (intraradicales) o exploradoras y de absorción de nutrientes (extraradicales) emergen de la raíz y se extienden en el suelo varios centímetros, incluso metros, generando micelio externo como sistema de absorción de nutrientes y agua (Wang *et al.*, 2010).

Los compuestos exudados por las raíces de las plantas (flavonoides, auxinas, strigolactona) permiten el reconocimiento de la micorriza, estimulando la germinación de esporas y el crecimiento y ramificación de las hifas (Akiyama *et al.*, 2005). Esto implica que la diversidad de las plantas y su edad (especialmente en cultivos perennes y semiperennes) desempeñan un papel importante en las comunidades de micorrizas en suelo, siendo remplazadas las especies de micorrizas según el estado fenológico del cultivo (Arriagada *et al.*, 2010).

La posibilidad que las micorrizas sean heterocariotes, incluye que estos núcleos estén o no presentes en las nuevas generaciones de esporas, lo que implica que cada generación se constituye como un individuo genéticamente diferente a sus parentales, lo cual tiene gran influencia en la simbiosis y eficiencia de la asociación que se establece con las plantas (Hijri y Sanders, 2005). Igualmente, al presentar hifas aseptadas hay alta probabilidad de que estos núcleos puedan moverse a través de ellas (Sanders y Croll, 2010). Esta expresión génica es observada en los genes del micelio intra y extraradical de modo diferenciado, como respuesta inicial al daño causado por las especies reactivas de oxígeno (ROS) siendo posiblemente el primer aporte de la simbiosis planta hongo (Hildebrandt *et al.*, 2007).

Otro efecto benéfico de la tolerancia a los diferentes tipos de estrés (salino) a través del uso de HMA, es el aumento y proliferación de raíces de tipo secundario (raicillas) con las cuales la planta simbiote, aumenta el área superficial de exploración lo que le permite mayor captación de elementos importante para el desarrollo fisiológico de las plantas aún en estas condiciones (Smith *et al.*, 2010).

2.7 Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares en condiciones de salinidad

Los HMA tienen la habilidad de proteger a las plantas del estrés provocado por la salinidad, pero los mecanismos que ocurren no están muy claros. No obstante, los pocos datos disponibles indican que estos hongos tienen el potencial de aumentar los beneficios derivados de los cultivos tolerantes a las sales cuando se seleccionan y combinan adecuadamente (Medina-García *et al.*, 2016). Es conocida su existencia en ambientes salinos, donde mejoran precozmente el crecimiento de plantas tolerantes a la salinidad (Medina-García *et al.*, 2016). Se considera que, en suelos salinos, los HMA mejoran el suministro de nutrientes minerales a las plantas, (Martín y Rivera, 2015). Adicionalmente a la mejora nutricional, los HMA benefician procesos fisiológicos como la capacidad de absorción de agua por las plantas, al incrementar la conductividad hidráulica de las raíces y favorecer la adaptación del balance osmótico y la composición de carbohidratos, de esta manera, estos hongos atenúan los efectos adversos del exceso de sal acumulada en las raíces (Medina-García *et al.*, 2016).

2.8 Los HMA como osmoprotectores en plantas en condiciones de estrés salino

En todos los ecosistemas, principalmente en los áridos y semiáridos, la salinidad de los suelos se convierte en una limitante para el desarrollo de las plantas, debido a estas condiciones las plantas deben ajustar sus procesos fisiológicos para contrarrestar dicho estrés, como la producción de compuestos osmoprotectores como prolina, glicina betaína y glutatión y osmosensores como el ácido abscísico, que regulan procesos como la apertura de estomas y el incremento en la tasa de fijación de oxígeno mediante fotorrespiración para mantener la proporción necesaria de ATP/NADPH en el ciclo de reducción del carbono fotosintético (Yokota *et al.*, 2006). La simbiosis micorrízica arbuscular estimula cada uno

de los mecanismos fisiológicos de las plantas para hacer frente al estrés salino (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012) con relación a las plantas no micorrizadas.

La inoculación con HMA en las plantas favorece la acumulación de prolina y otros solutos orgánicos (Aggarwal *et al.*, 2012), al mantener relaciones más favorables K^+/Na^+ , aumentar el transporte de agua de la raíz (Aroca *et al.*, 2012) y mejorar la capacidad antioxidante (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012). Los HMA no solamente favorecen la asimilación de nutrimentos, sino también la adquisición de agua en diversas especies vegetales. Por ejemplo, el desarrollo del micelio externo del HMA en el suelo mejora la absorción de agua por la planta (Ildermaro *et al.*, 2017) y la presencia de HMA disminuye la peroxidación de lípidos, aumentando las relaciones K^+/Na^+ y de Ca^{2+}/Na^+ e incrementa la producción de glicina betaína y prolina (Garg y Manchanda, 2009). La interacción entre los HMA y las plantas incrementan la síntesis de compuestos osmoprotectores (aminoácidos, azúcares, polialcoholes, entre otros), (Smith *et al.*, 2010). La prolina es un aminoácido que se encuentra en cantidades pequeñas en las plantas cuando estas crecen en condiciones óptimas. En condiciones de estrés, se reporta que el contenido de prolina aumenta para actuar como un agente osmótico, protegiendo a la planta de la deshidratación. Muchas especies de planta acumulan prolina libre en respuesta a la salinidad cuando son inoculadas con HMA (Tajdoost *et al.*, 2012). La prolina participa en múltiples roles en la tolerancia de las plantas al estrés, actuando como un mediador del ajuste osmótico, estabilizador de proteínas y membranas, inductor de genes relacionados a estrés osmótico fuente de carbono y nitrógeno fácilmente disponible en la rehidratación celular, fuente de equivalentes de reducción (del catabolismo de prolina) para sostener la fosforilación oxidativa y la generación de ATP durante la recuperación del estrés, además, ayuda al control de la acidosis del citosol y puede mantener la relación $NADH/NAD(x)$ a valores compatibles con el metabolismo en la detoxificación del exceso de NH_4^+ ayuda a las células a superar la tensión oxidativa (cosechador de especies reactivas de oxígeno) (Sharma *et al.*, 2012).

2.9 Algunos resultados experimentales obtenidos con la inoculación con HMA

Qiang-Sheng *et al.* (2010) realizaron un estudio para determinar el efecto de micorrizas arbusculares (AM) especies *Glomus mosseae* y *Paraglomus occultum* en condiciones de estrés salino por NaCl (0 y 100 mM). Las variables evaluadas fueron, fotosíntesis, diámetro

del tallo, longitud de la raíz, biomasa total, transpiración y conductancia estomática en plantas de cítricos (*mandarina Citrus Hort. ex Tanaka*) en semillero. Las plántulas de ochenta y cinco días de edad se expusieron a concentraciones de 100 mM de NaCl durante 60 días para inducir estrés salino. La colonización micorrízica de las plántulas de semillero de cítricos no fue afectada por la salinidad cuando se asocia con *P. occultum*, pero disminuyó significativamente cuando se inoculó con *G. mosseae*. Sin embargo, cuando se comparó el resultado de las plantas inoculadas con la no inoculadas (Control) se observó que las plántulas inoculadas generalmente tenían mayor altura de planta, diámetro del tallo, longitud de la raíz, biomasa total, la tasa de fotosintética, transpiración y conductancia estomática en condiciones de 0 y 100 mM de NaCl resultando ser eficiente el uso de inóculos micorrízicos para mitigar el estrés salino por NaCl en cítrico.

Anaya *et al.* (2011) realizaron un experimento evaluar el efecto de la aplicación de fuentes y dosis de fertilización fosfórica en presencia o no de micorrizas arbusculares en el desarrollo del cultivo del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en un suelo ferrasol, al emplear diferentes fuentes de fósforo (superfosfato simple y fosfato de sodio) y tres dosis de fertilizantes fosfórico (0, 30 y 60 kg P₂O₅. ha⁻¹) con las especies micorrízicas *Glomus manihotis* y *Glomus fasciculatum*. Los resultados mostraron que hubo un efecto mayor en la aplicación de las distintas dosis de fertilizantes, al aumentar la respuesta de la producción a medida que estas se incrementan. Este efecto se vio potenciado con la aplicación de la especie *Glomus fasciculatum*, al encontrar incrementos en el rendimiento de hasta 25 %.

En un estudio desarrollado por Harris *et al.* (2011) evaluaron el efecto de un inóculo mixto y un consorcio de siete especies de HMA nativas del Desierto Sonorense asociados con *Cucurbita pepo* var. *Pepo* cultivado en sequía, así como salinidad alta y baja. La respuesta de estos inóculos se comparó con un HMA procedente de una región templada y el testigo. Los resultados mostraron que las variables evaluadas, peso seco del vástago y raíz, porcentaje de humedad foliar, potencial hídrico y osmótico, porcentaje de colonización radicular incrementaron con el inóculo mixto de HMA de cepas nativas en el cual disminuyó el estrés fisiológico en *C. pepo* var. *pepo* causado por la sequía y la salinidad.

Navarro *et al.* (2012) realizaron un estudio con el objetivo investigar el efecto de diferentes valores de conductividad eléctrica (CE) (1, 3 y 6 dS m⁻¹) del agua de riego sobre las variables, crecimiento, calidad de las plantas y absorción de iones en plantas de clavel en maceta inoculadas con diferentes cepas de HMA de las especies *Glomus intraradices*, *GII* y *GIII*, que crecieron en un sustrato comercial (turba). La colonización de micorrizas más alto fue de 26% y se alcanzó en plantas inoculadas con *GIII* y regadas con agua fresca, mientras que, con el aumento de la salinidad en el agua de riego, ambas especies demostraron menos éxito en la colonización micorrízica. Los resultados expresan que la tolerancia a la sal en clavel se incrementa cuando las raíces fueron colonizadas por *G. intraradices*. Un efecto benéfico se presentó en las variables de crecimiento de las plantas, número y tamaño de las flores, hojas y flores de color, resultando ser muy efectivo el uso de micorrizas para mitigar el estrés salino por NaCl.

Blanco y Salas *et al.* (2012) obtuvieron en plantaciones de cebolla (*Allium cepa* L.), 560 kg ha⁻¹ adicionales en las plantas tratadas con HMA contra el tratamiento convencional de producción empleado por el agricultor.

Estudios desarrollados por Mujica y Fuentes (2012) para determinar el efecto de la inoculación con HMA en tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en condiciones de estrés salino utilizaron la especie *Glomus cubense*. Se observó que para altura de la planta (cm), número de flores, número de frutos y rendimiento (t ha⁻¹) hubo mayor resultado en ambas formas de inoculación de HMA. Se obtuvo un aumento en el rendimiento del cultivo en función de la época establecida, lo que comprueba que el uso de los HMA en formulación sólida y líquida beneficia la siembra del cultivo del tomate aún cuando esta se realizó fuera de época y en condiciones de estrés por salinidad.

La inoculación con hongos micorrízicos constituye una tecnología que favorece el trasplante y el desarrollo posterior de los cultivos y aporta un nivel de protección frente a condiciones adversas. Estos factores redundan en la protección del medio productivo y la conservación de los recursos naturales porque se reduce el aporte de insumos químicos, fertilizantes o productos fitosanitarios. La micorrización es un factor esencial para la fertilidad del suelo. La inoculación artificial con hongos seleccionados tiene un significado

especial en cultivos con un alto valor económico y en prácticas viveristas intensivas (Rivera, 2013).

Estudios realizados por Khalil (2013) con el objetivo evaluar la eficiencia de los hongos micorrízicos arbusculares especie *Rhizophagus intraradices* en tres portainjertos de *Vitis* en estrés salino, utilizaron tres patrones de *Vitis*, *Dogridge*, *1103 Paulsen* y *armonía*, se regaron con tres concentraciones de NaCl (0.65, 1.56 y 4.68 dS m⁻¹). Las variables evaluadas fueron, altura de planta, diámetro del tallo, área foliar, número de hojas totales/planta y el peso seco total. Las plantas inoculadas con HMA mostraron incremento significativamente mayor en el crecimiento en comparación con las plantas no inoculadas. Al aumentar el nivel de salinidad la tendencia fue aumentar la acumulación de prolina y las concentraciones de N⁺, Na⁺ y Cl⁻ en las hojas, mientras que el contenido de clorofila, hidratos de carbono totales y la concentración de P⁺ y K⁺ disminuyeron. Por el contrario, las plantas que se inocularon con HMA aumentaron los niveles en el contenido de clorofila, prolina, hidratos de carbono totales y las concentraciones P⁺ y K⁺ en las hojas con valores significativos con respecto a las plantas no inoculadas.

Aroca *et al.* (2013) evaluaron el efecto de la salinidad en la colonización de las raíces, el rendimiento y producción de plantas de lechuga inoculadas con HMA especie *Glomus intraradices*, valoraron utilizaron tres concentraciones de NaCl (0, 40 y 80 mM de NaCl) y se valoraron las variables, biomasa vegetal, conductancia estomática, eficiencia fotosintética, así como el contenido de ABA y producción estrigolactona. También se analizó la expresión de genes de la biosíntesis de ABA. Las plantas inoculadas con HMA mostraron mayor tasa de crecimiento, parámetros fisiológicos superior tales como la conductancia estomática y la eficiencia fotosintética que las plantas no micorrizadas en estrés salino desde etapas muy tempranas. Por otra parte, los niveles de ABA fueron más bajos en esas plantas, lo que sugiere que estaban menos estresadas que las plantas no colonizadas, también se muestra que tanto la simbiosis micorrízica como la salinidad influyen sobre la producción de estrigolactona.

Sinclair *et al.* (2014) realizaron un estudio para determinar el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares especies *Funneliformis caledonius*, *Funneliformis mosseae* y

Rhizophagus irregularis en la fresa (*Fragaria ananassa* Duch) cultivares *Albion*, *Charlotte* y *Marina*, en cuatro concentraciones de NaCl. Los resultados muestran que la biomasa vegetal disminuyó con el aumento de la salinidad. Los cultivares respondieron de manera diferente tanto a la inoculación con HMA como a la salinidad. *Marina* resultó ser la más tolerante a la salinidad que los otros cultivares. Los tratamientos inoculados con HMA mostraron incremento en el crecimiento de las plantas y tolerancia al NaCl. La mezcla de dos especies de HMA aumentó la longitud de la raíz, la biomasa en un grado superior a cada especie solo en salinidad baja (0-50 mM) pero redujo la calidad del fruto. En los niveles más altos (100 y 200 mM de NaCl), la especie *Rhizophagus irregularis* mostró ser efectiva para reducir el estrés salino y aumentar la calidad de la fruta respecto a las otras especies de HMA.

Estudios realizados por Nelson *et al.* (2015) en el uso y manejo de HMA y humus de lombriz en *Solanum lycopersicum* L en sistema protegido, evaluaron altura de las plantas, biomasa seca, rendimiento final y la calidad bromatológica de los frutos. Los resultados mostraron que la aplicación de HMA, fue más eficiente que el humus de lombriz. La aplicación combinada de los HMA y humus de lombriz, mejoraron la calidad bromatológica de los frutos de tomate con respecto a los parámetros de sólidos solubles totales (Brix) y vitamina C.

Estudios realizados por Boyer *et al.* (2015) sobre el efecto de la inoculación con dos especies de HMA (*Glomus mosseae* y *Funneliformis geosporus*) en el crecimiento y tolerancia a la sequía de *Fragaria ananassa*. Se observó una colonización mayor de la raíz en estrés hídrico, este aumento de la colonización se acompaña a menudo con cantidades reducidas de ADN fúngico en la raíz. La especie *Glomus mosseae* mostró ser más abundantes en relación a *Funneliformis geosporus* en estrés hídrico. La adición de inóculos de HMA en plantas en estrés hídrico incrementó el crecimiento en las plantas micorrizadas. La eficiencia del uso del agua de las plantas fue mayor en el régimen de riego deficitario controlado (RDC) en las plantas inoculadas con HMA. Este estudio demostró que el aumento de crecimiento de las plantas influyó directamente por un aumento en la colonización de las raíces por HMA cuando se examinaron las plantas individuales.

Hashem *et al.* (2015) realizaron un estudio para determinar el efecto de los HMA sobre el crecimiento, la peroxidación lipídica, actividad de enzimas antioxidantes y atributos físico-bioquímicos clave en caupí (*Vigna unguiculata* L. Walp.) con estrés salino. El resultado mostró mayor resultado en los tratamientos inoculados con HMA mitigando el efecto negativo de la salinidad sobre los parámetros de crecimiento estudiados. La actividad de enzimas antioxidantes tales como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa (POD) y glutatión reductasa (GR) aumentó con la inoculación HMA y por lo tanto hubo un estímulo en el sistema de defensa de las plantas. El contenido de prolina aumentó en plantas en condiciones salinas y micorrizadas. Se observó un aumento de la absorción de elementos minerales que tienen impacto directo en la osmorregulación de las plantas, siendo evidente el efecto benéfico que reporta este endófito en *Vigna unguiculata* L. Walp.

Estudios desarrollados por Elhindi *et al.* (2017) en albahaca en condiciones de estrés salino con 5 y 10 dS m⁻¹, encontró un incremento en las variables de crecimiento, contenido de clorofila, intercambio de gases, eficiencia fotosintética, contenido de prolina, uso eficiente del agua y en la absorción de nutrientes en las plantas de albahaca micorrizadas con HMA especie *Glomus deserticola* lo cual mejoró la productividad en condiciones de estrés salino.

Wang *et al.* (2018) evaluaron los efectos de la colonización con dos especies de HMA, *Funneliformis mosseae* y *Diversispora versiformis*, solas y en combinación, sobre el crecimiento y la absorción de nutrientes de *Chrysanthemum morifolium* en condiciones de estrés por NaCl (0, 50 y 200 mM de NaCl). Las variables evaluadas, longitud de la raíz, peso seco de brote y raíz, peso seco y la concentración de N en la raíz fueron mayores en las plantas inoculadas respecto a las no inoculadas.

2.10 Cultivo de albahaca

La albahaca (*Ocimum basilicum* L.) es una especie con diversos usos en la industria farmacéutica, cosmética y perfumería, lo que representa una fuente de ingresos para los productores de esta especie aromática. Es originaria de Asia Meridional la cultivan varios países como Estados Unidos, México y España, presenta cualidades medicinales, aromática, ornamentales y melíferas. La albahaca es una de las especies aromáticas más cultivadas y esto se debe a su composición química (metil chavicol, eugenol y linalol) y

cantidad de aceites esenciales que se encuentran en las hojas y otras partes de la planta (Ramirez *et al.*, 2013).

En la actualidad se producen alrededor de 42.5 t año⁻¹ de aceites esenciales en el mundo. Los países donde se producen los volúmenes mayores de este cultivo son, Francia, España, Italia, Egipto y México, en este último constituye gran importancia para la economía (Fenech, 2008), con una producción anual de 1723.61 toneladas y un rendimiento de 7.25 t ha⁻¹, distribuidos en los Estados de Nayarit, Morelos, Puebla, Guerrero, Baja California y Baja California Sur (BCS), este último reporta producciones mayores en México, con 684.28 toneladas con un rendimiento de 7.98 t ha⁻¹ al cierre de 2017 (SIAP, 2018). Es necesario destacar que debido a las condiciones de suelo y clima en BCS, la producción ha disminuido con respecto al cierre del 2016, donde Baja California Sur reportó 1763.50 toneladas y un rendimiento de 8.44 t ha⁻¹.

3. JUSTIFICACIÓN

La salinidad es uno de los factores abióticos principales que limita la productividad agrícola debido a que la mayoría de las plantas cultivadas son sensibles a estas condiciones. El efecto más común sobre las plantas es la reducción del desarrollo debido a una disminución del potencial osmótico del medio de crecimiento y en consecuencia de su potencial hídrico, la toxicidad iónica normalmente asociada con la absorción excesiva de Na^+ , Cl^- y un desequilibrio nutricional debido a la interferencia de iones salinos con la absorción de nutrientes esenciales que requiere la planta. La agricultura actual en las regiones áridas afronta limitantes que hacen que estos sistemas sean insostenibles, siendo uno de ellos la salinidad de los suelos o del agua para riego, por lo que es necesario encontrar alternativas biológicas que permitan el establecimiento de cultivos de importancia económica en zonas afectadas por la salinidad. Los hongos micorrízicos se consideran componentes inherentes de las plantas, actúan como agentes atenuantes del estrés salino en los sistemas agrícolas. El estudio de los HMA en la agricultura puede mejorar el uso del agua, disminuir el uso de fertilizantes, agentes químicos que contaminan suelos, agua y aire, así como también el beneficio que reportan para los suelos y su efecto mitigador del estrés abiótico que es tan perjudicial para el crecimiento y desarrollo de los cultivos.

4. HIPÓTESIS

Si los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) incrementan la tolerancia al estrés abiótico en especies vegetales, se espera que la inoculación de HMA estimule el crecimiento, los mecanismos fisiológicos, bioquímicos y la producción de compuestos osmoprotectores en plantas de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo General

Determinar el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (*Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum*) como mitigadores del estrés abiótico en el crecimiento, mecanismos fisiológicos, bioquímicos y producción de sustancias osmoprotectoras en variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) sometidas a estrés por NaCl.

5.2 Objetivos Particulares

1. Evaluar el efecto de las especies de HMA, *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum* como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia.
2. Evaluar *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.
3. Evaluar *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Evaluar el efecto de las especies de HMA, *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia

6.1.1 Etapa de emergencia

Se realizaron dos experimentos, utilizando diferentes especies de hongos micorrízicos arbusculares. Un primer experimento se realizó del 15 de mayo al 5 de junio de 2015 y un segundo experimento del 23 de octubre al 13 de noviembre del 2015 en una estructura de malla sombra (40% de sombreo, color negro, modelo 20 mesh) en el campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) localizado al noroeste de la Ciudad de La Paz, Baja California Sur, México, a los 24°08'10.03 LN y 110°25'35.31 LO, a 7 m.s.n.m. La temperatura media, máxima y mínima dentro de la malla sombra durante el período de experimentación fueron, 25.57 ± 5.96 , 41.40 ± 6.06 y 14.40 ± 5.81 °C, respectivamente, con $57.36 \pm 16.98\%$ de humedad relativa durante el primer experimento y para el segundo experimento la temperatura media, máxima y mínima fueron 25.59 ± 4.14 , 34.7 ± 4.12 y 16.9 ± 4.11 °C, respectivamente, con $69.29 \pm 13.31\%$ de humedad relativa. Los datos de las variables climatológicas que se registraron en ambos experimentos, se obtuvieron de una estación meteorológica portátil (Vantage Pro2[®] Davis Instruments, USA) que se colocó dentro de la estructura de malla sombra. El sitio experimental tiene un clima del tipo Bw (h') hw (e) considerado como semiárido, con vegetación xerófila (García, 2004). Se utilizaron semillas de albahaca de las variedades Napoletano, Genovese y Nufar (Vis Seed Company[®], Arcadia, Cal., USA) con respuesta diferencial al estrés por NaCl de acuerdo con Reyes-Pérez *et al.* (2013a, 2013b, 2013c, 2014). Estas semillas se desinfectaron previamente mediante la inmersión por 5 min en una solución de hipoclorito de calcio, conteniendo 5% de cloro activo y posteriormente se lavaron con agua destilada esterilizada. Con el objetivo de evaluar la calidad de las semillas de las variedades a evaluar, previo al experimento se realizó un ensayo de germinación mediante la metodología propuesta por ISTA (2010). Los experimentos se

establecieron en un diseño completamente al azar con arreglo factorial con tres factores en estudio, considerando como factor 1 a las variedades de albahaca (Nufar, Genovese y Napoletano), el factor 2 fue el estrés por NaCl (0, 50 y 100 mM) y el factor 3 los hongos micorrízicos arbusculares (0 -control- y 1 g del inóculo de HMA) que contenía las especies *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglobus etunicatum* en el primer experimento y *Rhizophagus fasciculatum* en el segundo experimento, con cuatro repeticiones de 30 semillas cada una. Las semillas se inocularon al momento de la siembra utilizando el método de recubrimiento de las semillas propuesto por Fernández *et al.* (2000). El contenido de esporas del consorcio *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglobus etunicatum* fue de 50-100 esporas g⁻¹ de sustrato y del inóculo que contenía la especie *Rhizophagus fasciculatum* fue de 25-50 esporas g⁻¹ de sustrato. Las semillas se sembraron en charolas de poliestireno de 200 cavidades las cuales contenían sustrato comercial previamente esterilizado (vermiculita, fabricado en México por la Empresa Termolita[®] S.A de C.V, con tamaño medio). Para mantener la humedad del sustrato se irrigó todos los días con el tratamiento correspondiente, control (agua destilada) o solución de NaCl correspondiente. La aplicación del NaCl (0, 50 y 100 mM) se realizó desde el momento de la siembra de las semillas en las charolas.

6.1.1.1 Análisis químico del sustrato y del inóculo utilizados

Se tomaron muestras del sustrato y del inóculo utilizados y se tamizó con malla número 10 (2 mm). Se midió el pH y la conductividad eléctrica con una relación suelo solución de 1:5 y se utilizó un potenciómetro (Hanna[®], modelo 211, USA) (Jackson, 1958). La conductividad eléctrica (CE, dS m⁻¹) se midió con conductímetro (Hach[®], Modelo Sension5, Loveland, Colorado, USA) (Jackson, 1976). El fósforo asimilable (P⁺³, mg kg⁻¹) se midió del extracto acuoso, con una relación suelo: solución 1:5 y se utilizó Multiskan Acent[®] (Modelo Labsystems, No. 354, Finland) (Jackson, 1976). El potasio extractable (K⁺¹, mg kg⁻¹) se determinó por espectrofotómetro de absorción atómica de flama (GBC[®], modelo Avanta[®], Australia) (Van Loon, 1985). El calcio y magnesio (Ca²⁺, Mg²⁺) extractable se midieron por complexometría, método volumétrico por titulación (valoración con EDTA 0.01 N), acorde con Cheng y Bray (1951). El contenido de materia orgánica

(M.O. en %) se determinó por el método de Walkley y Black (NOM-021 SEMARNAT 2000 Método AS-07, 12) utilizando la malla número 35 (0.5 mm). El nitrógeno total (N⁺) se determinó por el método de Dumas (Leco[®], modelo FP-528, USA) utilizando la malla número 100 (0.150 mm) (Bremner, 1965).

6.1.1.2 Porcentaje y tasa de emergencia

La tasa de emergencia se registró diariamente y el porcentaje final se determinó a los catorce días. La tasa de emergencia se calculó utilizando la ecuación de Maguire (1962):

$$M = n_1/t_1 + n_2/t_2 + \dots + n_{30}/t_{14}; \quad (1)$$

donde n_1, n_2, \dots, n_{30} son el número de semillas germinadas en los tiempos t_1, t_2, \dots, t_{14} (hasta los 14 días) y se consideraron emergidas cuando la plántula rompió y surgió a través de la superficie del sustrato.

6.1.1.3 Variables morfométricas

Después de 21 días de aplicar los tratamientos salinos, se eligieron al azar 10 plántulas por repetición, de las cuales, cinco plántulas se utilizaron para medir variables morfométricas y las otras cinco para determinar porcentaje de colonización en sus raíces. Las variables morfométricas que se midieron fueron altura de las plántulas (cm), longitud de raíz (cm), biomasa fresca y seca de parte aérea y de la raíz (g), mismas que se determinaron por el método destructivo al dividir cada plántula en raíz y parte aérea y pesar cada una por separado, utilizando una balanza analítica (Mettler[®] Toledo, AG204, USA). El peso fresco y seco de parte aérea y raíz se obtuvo al colocar estos tejidos en bolsas de papel e introducirlos en una estufa de secado (Shel-Lab[®], FX-5, serie-1000203, USA) a una temperatura de 70°C por 72 horas hasta obtener peso constante. Posteriormente se pesaron en balanza analítica (Mettler Toledo[®], AG204, USA).

6.1.1.4 Variables fúngicas: Contenido de esporas en el inóculo y porcentaje de colonización micorrízico

La extracción de esporas de HMA se desarrolló mediante la técnica de tamizado húmedo y decantación descrita por Gerdemann y Nicolson (1963) en combinación con la técnica de flotación en azúcar de Walker (1997) luego con la ayuda de un microscopio de disección se

procedió al conteo de esporas presente en cada inóculo. Para la evaluación de la colonización de micorrizas se utilizó la metodología de Phillips y Hayman (1970) y se aplicó como colorante el azul de tripano ($C_{34}H_{28}N_6O_{14}S_4$). La colonización se evaluó tomando en cuenta la presencia de vesículas, arbusculos y/o hifas cenocíticas (hifas) típicas de los HMA.

6.1.1.4 Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza y comparaciones múltiples de medias (Tukey HSD $p=0.05$). Los valores de porcentaje de emergencia se transformaron mediante arcoseno (Little y Hills, 1989; Steel y Torrie, 1995) para cumplir con el supuesto de normalidad. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico Statistica v. 10.0 para Windows (StatSoft[®], Inc., 2011).

6.2 Evaluar el efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo

6.2.1 Etapa de crecimiento inicial vegetativo

El experimento se realizó durante el periodo comprendido del 23 de agosto (fecha del trasplante) al 23 de octubre de 2015 en una estructura de malla sombra (malla antiáfidos de color blanco, 30% de sombreo, modelo 55 mesh) debajo de la misma se colocó una malla (color negro, 35 % de sombreo, modelo 20 mesh), con un sombreo total de 54.5%, estructura ubicada en el campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) localizado al noroeste de la Ciudad de La Paz, Baja California Sur, México, a los 24°08'10.03 LN y 110°25'35.31 LO, a 7 m.s.n.m. Durante el periodo de experimentación, las temperaturas promedio, máxima y mínima fueron 29, 30 y 20°C, respectivamente; la humedad relativa promedio fue de 69%, el punto de rocío de 22°C, se presentó una precipitación total de 14.6 mm y la radiación solar promedio fue de 293.3 W m². Estas variables se registraron con una estación meteorológica portátil (Vantage Pro2 Davis[®] Instruments, USA) que se colocó dentro de la casa de malla. El sitio experimental tiene un clima del tipo Bw (h') hw (e) considerado como semiárido, con vegetación xerófila (García, 2004). Se utilizó un diseño completamente al azar con arreglo factorial (3×3×2)

considerando como factor 1 a las variedades de albahaca (Nufar, Genovese y Napoletano), factor 2, estrés por NaCl (0, 50 y 100 mM) y factor 3, HMA (control y 10 g del inóculo) con la especie *Rhizophagus fasciculatum* con cuatro repeticiones de cuatro plantas por repetición. Estas semillas se desinfectaron previamente mediante la inmersión por 5 min en una solución de hipoclorito de calcio, conteniendo 5% de cloro activo, posteriormente se lavaron con agua destilada esterilizada. Las semillas se sembraron en charolas de poliestireno de 50 cavidades, las cuales contenían un sustrato comercial esteril (vermiculita, fabricado en México por la Empresa Termolita[®] S.A de C.V, con tamaño medio) según etiqueta. La inoculación se realizó al momento del trasplante utilizando 10 g de inóculo por cada maceta (Rivera *et al.*, 2003). Para mantener la humedad, se aplicó riego todos los días con el fin de lograr una emergencia homogénea de las plántulas. El trasplante se realizó cuando las plántulas lograron una altura promedio de 15 cm, estas se establecieron en macetas de aproximadamente 1 kg, con el sustrato mencionado anteriormente. En cada maceta se colocó una planta con el fin de asegurar el éxito del trasplante. Una vez transplantadas se inició con la aplicación del riego todos los días, utilizando agua de la desaladora la misma presentó una conductividad eléctrica (CE) de de 0.35 dS m⁻¹ y pH de 6.7 la cual contenía una solución nutritiva preparada de acuerdo a Samperio (1997) según se muestra en la tabla I modificada en el contenido de fósforo acorde con Swift (2002).

Tabla I. Solución nutritiva a utilizar en el experimento de crecimiento inicial vegetativo para plantas de albahaca.

Sustancias	Cantidad (g 5 L ⁻¹)
Nitrato de Potasio	160
Nitrato de Amonio	30.6
Fosfato Mono amónico	26
Nitrato de Calcio	180.6
Sulfato de Magnesio	126
Sulfato Ferroso	6
Sulfato de Manganeso	1.5
Sulfato de Zinc	0.3
Sulfato de Cobre	0.3
Ácido Bórico	0.3

Fuente: Samperio (1997)

Después de una semana de transplantadas, se inició con la aplicación de los tratamientos de NaCl como se describe a continuación, el tratamiento 1 consistió de agua de la desaladora más la solución nutritiva, este tratamiento fue de 0 mM de NaCl, mientras que a los tratamientos 2 y 3 se les aplicaron 25 mM de NaCl, por un período de dos días consecutivos. Los siguientes dos días a la aplicación, el tratamiento 1 mantuvo la concentración salina asignada, mientras que al tratamiento 2 y 3 se incrementó a una concentración de 50 mM de NaCl. Luego de dos días de la aplicación, el tratamiento 2 mantuvo 50 mM de NaCl y el tratamiento 3 se incrementó a 75 mM de NaCl. Posterior a dos días de aplicación, el tratamiento 3 se incrementó a 100 mM de NaCl, continuando posteriormente cada tratamiento con su aplicación correspondiente, acorde con la metodología propuesta por Murillo-Amador *et al.* (2007). La cantidad aplicada en cada riego fue de 250 mL, consiguiendo que la solución aplicada drenara a través de los orificios de las macetas y con ello evitar efecto residual del NaCl en el sustrato que pudiera alterar los tratamientos a base de NaCl. Al momento de la preparación de cada concentración de NaCl, se registró el valor del pH y de la conductividad eléctrica de cada tratamiento de NaCl y se registraron de nuevo al obtener una muestra del líquido que drenó de cada maceta. Se realizaron dos cosechas a los 20 y 50 días de aplicación de los tratamientos de NaCl, las plantas se trasladaron al laboratorio y se procedió a evaluar variables correspondientes.

6.2.1.1 Análisis químico del sustrato utilizado

Se tomaron muestras del sustrato utilizado, el cual se tamizó con malla número 10 (2 mm). Se midió el pH y la conductividad eléctrica con una relación suelo, solución de 1:5, se utilizó un potenciómetro (Hanna[®], modelo 211, USA) (Jackson, 1958). La conductividad eléctrica (CE, dS m^{-1}) se midió con conductímetro (Hach[®], Modelo Sension5, Loveland, Colorado, USA) (Jackson, 1976). El fósforo asimilable (P^{+3} , mg kg^{-1}) se midió del extracto acuoso, con una relación suelo, solución 1:5 y se utilizó Multiskan Acent[®] (Modelo Labsystems, No. 354, Finland) (Jackson, 1976). El potasio extractable (K^+ , mg kg^{-1}) se determinó por espectrofotómetro de absorción atómica de flama (GBC[®], modelo Avanta, Australia) (Van Loon, 1985). El calcio y magnesio (Ca^{2+} , Mg^{2+}) extractable se midió por

complexometría, método volumétrico por titulación (valoración con EDTA 0.01 N), acorde con Cheng y Bray (1951). El contenido de materia orgánica (M.O, %) se determinó por el método de Walkley y Black (NOM-021 SEMARNAT 2000 Método AS-07, 12) utilizando la malla número 35 (0.5 mm). El nitrógeno total (N^+) se determinó por el método de Dumas (Leco[®], modelo FP-528, USA) utilizando la malla número 100 (0.150 mm) (Bremner, 1965).

6.2.1.2 Variables morfométricas

Las muestras de la primera y segunda cosecha de biomasa, se trasladaron al laboratorio de Fisiotécnia Vegetal y se determinó el área foliar (cm^2) mediante un integrador de área foliar (Li-Cor[®], modelo-LI-3000A, serie PAM 1701, USA). La biomasa fresca y seca (g) de la parte aérea se midió con una balanza analítica (Mettler Toledo[®], modelo AG204, Switzerland). La biomasa seca se obtuvo colocando hojas y tallos en bolsas de papel que se introdujeron en una estufa (Shel-Lab[®], modelo FX-5, serie-1000203, USA) a una temperatura de 70 °C, hasta obtener peso constante (72 h). La cosecha de biomasa total se realizó a los 50 días e incluyó la colecta de la planta completa y la separación de hojas, tallos y raíces en el laboratorio, donde previamente se procedió a medir altura de las plantas (cm), longitud de raíz (cm), biomasa (g) fresca y seca (g) de parte aérea (hoja y tallos) y de raíz, así como el área foliar (cm^2).

6.2.1.3 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética)

La tasa de fotosintética (A) se determinó con el medidor de fotosíntesis marca Li-Cor, modelo 6400XT (Li-cor[®], Lincoln, Nebraska, USA). Las mediciones se realizaron en hojas completamente expandidas, en horario crítico del día (12:00 horas) dos veces durante el período de desarrollo del experimento.

6.2.1.4 Variables hídricas (Contenido relativo de agua CRA y potencial hídrico Ψ_w)

El contenido relativo de agua se evaluó a los 20 y 50 días después de aplicar los tratamientos de NaCl, mediante el método de Yamasaki y Dillenburg (1999). Las hojas se colectaron de la parte media de cada planta para disminuir el efecto de la edad. Las muestras se colectaron y trasladaron al laboratorio donde se procedió a cortar de cada hoja tres discos de 3.14 cm^2 con un sacabocado (modelo DIN[®] 7200, México), que

posteriormente se pesaron para obtener el peso fresco (PF) y el peso turgente (PT); éste último se obtuvo al colocar los discos en agua destilada dentro de una caja petri cerrada. Durante el proceso de imbibición, los discos se pesaron periódicamente, después de eliminar el agua de la superficie con papel absorbente. Al final del periodo de imbibición, los discos se colocaron en un horno a 80°C por 48 h, con el fin de obtener el peso seco (PS). El peso fresco, peso turgente y peso seco se obtuvieron utilizando una báscula analítica con precisión de 0.0001 g (Marca Mettler Toledo[®], Modelo AG204, Switzerland). Los valores de PF, PT y PS se utilizaron para calcular el contenido relativo de agua utilizando la siguiente ecuación:

$$CRA (\%) = \frac{(PF-PS)}{(PT-PS)} \times 100 \quad (2)$$

El potencial hídrico (Ψ_w) se midió a los 20 y 50 días después de aplicar los tratamientos de NaCl. Las hojas se tomaron a la hora más crítica (12:00 horas), considerando el intervalo en el cual se presentaron las temperaturas más altas del día. El Ψ_w (MPa) se determinó con medidor de potencial hídrico (Dewpoint Water Potential Meter modelo WP4-T, Decagon[®] Devices, USA) de suelos y muestras botánicas (granos, semillas, hojas, tejidos vegetales en general) el cual funciona mediante el principio de punto de rocío, con sensores, un espejo de condensación y temperatura infrarroja. a partir de las hojas colectadas se obtuvieron discos de 9.60 cm² utilizando un sacabocado (modelo DIN[®] 7200, México) y posteriormente cada disco se colocó dentro de la cubeta del equipo.

6.2.1.5 Variables fúngicas (Contenido de esporas en el inóculo y porcentaje de colonización micorrízico)

La inoculación de *R. fasciculatum* se realizó al momento del trasplante, aplicando 10 g de HMA a cada plántula, equivalentes a un contenido promedio de 20-50 esporas por gramo del producto. Previo a la inoculación se procedió a la extracción de esporas mediante el método de tamizado húmedo y decantación, descrito por Daniels y Skipper (1982) y modificado por Utobo *et al.* (2011). El porcentaje de colonización se calculó mediante la metodología descrita por Hashem *et al.* (2014), utilizando la fórmula siguiente:

$$\text{Porcentaje de colonización} = \frac{\text{Total de segmentos colonizados}}{\text{Total de segmentos estudiados}} \times 100 \quad (3)$$

6.2.1.7 Análisis estadísticos

Se realizaron análisis de varianza y comparaciones múltiples de medias (Tukey HSD $p=0.05$). Los valores de porcentaje de colonización se transformaron mediante arcoseno (Little y Hills, 1989; Steel y Torrie, 1995) para cumplir con el supuesto de normalidad. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico Statistica v. 10.0 para Windows (StatSoft[®], 2011).

6.3 Evaluar *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva

6.3.1 Etapa productiva

El experimento se realizó en el periodo del 16 de enero al 15 de mayo de 2017 en una estructura de casa de malla (malla antiáfidos de color blanco, 30% de sombreo, modelo 55 mesh) debajo de la misma se colocó una malla (color negro, 35 % de sombreo, modelo 20 mesh) con un sombreo total de 54.5%. La estructura de casa de malla se ubica en el campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) localizado al noroeste de la Ciudad de La Paz, Baja California Sur, México, a los 24°08'10.03 LN y 110°25'35.31 LO, a 7 m.s.n.m. Las temperaturas promedio, máxima y mínima fueron 29, 30 y 25°C, respectivamente; la humedad relativa promedio fue de 67%, el punto de rocío de 21°C, se presentó una precipitación total de 14.6 mm y la radiación solar promedio fue de 293.3 Wm², variables que se registraron por una estación meteorológica portátil (Vantage Pro2[®] Davis Instruments, USA) que se colocó dentro de la estructura de casa de malla. El sitio experimental tiene un clima del tipo Bw (h') hw (e) considerado como semiárido, con vegetación xerófila (García, 2004). Se utilizaron semillas de las variedades de albahaca con mejor respuesta a NaCl (0, 50 y 100 mM) en las etapas fenológicas anteriores y a la inoculación con HMA especie *Glomus fasciculatum*. Estas semillas se desinfectaron previamente mediante la inmersión por 5 min en una solución de hipoclorito de calcio, conteniendo 5% de cloro activo. Posteriormente se lavaron con agua destilada esterilizada. Las semillas se sembraron en charolas de poliestireno de 50 cavidades, con un sustrato comercial estéril (vermiculita, fabricado en México por la

Empresa Termolita[®] S.A de C.V, con tamaño medio) según etiqueta, para la obtención de las plántulas. El riego se aplicó a las bandejas diariamente con el fin de lograr una emergencia homogénea de las plantas. El diseño experimental fue completamente al azar con arreglo factorial, donde el factor 1, fueron variedades de albahaca (Napoletano y Nufar), el factor 2 las concentraciones de NaCl (0. 50 y 100 mM) y el factor 3 los HMA especie *Rhizophagus fasciculatum* (control y 10 g del inóculo) mismo que se aplicó al momento del trasplante según (Rivera *et al.*, 2003). El trasplante se realizó cuando las plántulas presentaron una altura promedio de 15 cm, colocándolas en macetas de aproximadamente 10 kg, que contenía un sustrato comercial antes descrito. En cada maceta se sembró una planta con el fin de asegurar el éxito del trasplante. Una vez trasplantadas, se inició con la aplicación diaria del riego, utilizando para ello agua de la desaladora del CIBNOR con solución nutritiva preparada para albahaca según Samperio (1997). La solución nutritiva utilizada se muestra en la tabla I. Después de una semana del transplante, cuando las plantas estaban establecidas, se inició con la aplicación gradual de los tratamientos de NaCl, de la misma manera que en el experimento de la etapa de crecimiento inicial vegetativo. La cantidad aplicada en cada riego fue de 500 mL, consiguiendo con esto que la solución aplicada drenara a través de los orificios de las macetas, con el fin de evitar la acumulación de sales en el sustrato. Para evitar la acumulación del NaCl en las macetas, cada vez que se preparaba la solución salina con sus respectivos nutrientes, se tomaron lecturas del pH y de la conductividad eléctrica de cada tratamiento y después de regar cada maceta, se tomaron muestras de cada solución drenada por las macetas para comparar tanto el pH como la conductividad eléctrica de cada solución.

6.3.1.1 Análisis químico del sustrato utilizado

Se tomaron muestras del sustrato utilizado, que se tamizó con malla número 10 (2 mm). Se midió el pH y conductividad eléctrica con una relación suelo, solución de 1:5 y se utilizó un potenciómetro (Hanna[®], modelo 211, USA) (Jackson, 1958). La conductividad eléctrica (CE, dS m⁻¹) se midió con conductímetro (Hach[®], Modelo Sension5, Loveland, Colorado, USA) (Jackson, 1976). El fósforo asimilable (P⁺³, mg kg⁻¹) se midió del extracto acuoso, con una relación suelo, solución 1:5 y se utilizó Multiskan Acent[®] (Modelo Labsystems,

No. 354, Finland) (Jackson, 1976). El potasio extractable (K^+ , $mg\ kg^{-1}$) se determinó por espectrofotómetro de absorción atómica de flama (GBC[®], modelo Avanta, Australia) (Van Loon, 1985). El calcio y magnesio (Ca^{+2} , Mg^{+2}) extractable se midió por complexometría, método volumétrico por titulación (valoración con EDTA 0.01 N), acorde con Cheng y Bray (1951). El contenido de materia orgánica (M.O., %) se determinó por el método de Walkley y Black (NOM-021 SEMARNAT 2000 Método AS-07, 12) utilizando la malla número 35 (0.5 mm). El nitrógeno total (N^+) se determinó por el método de Dumas (Leco[®], modelo FP-528, USA) utilizando la malla número 100 (0.150 mm) (Bremner, 1965).

6.3.1.2 Variables morfométricas

Las muestras de las cuatro cosechas de biomasa, se trasladaron al laboratorio de Fisiotecnia Vegetal y se determinó el área foliar (cm^2) mediante un integrador de área foliar (Li-Cor[®], modelo-LI-3000A, serie PAM 1701, USA). La biomasa fresca y seca (g) de la parte aérea se midió con una balanza analítica (Mettler Toledo[®], modelo AG204, Switzerland). La biomasa seca se obtuvo colocando hojas y tallos en bolsas de papel que se introdujeron en una estufa (Shel-Lab[®], modelo FX-5, serie-1000203, USA) a una temperatura de 50 °C, hasta obtener peso constante (72 h). La cosecha de biomasa total se realizó a los 120 días e incluyó la colecta de la planta completa y la separación de hojas, tallos y raíces en el laboratorio, donde previamente se procedió a medir altura de las plantas (cm), longitud de raíz (cm), biomasa (g) fresca y seca (g) de parte aérea (hoja y tallos) y de raíz, así como el área foliar (cm^2).

6.3.1.3 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética (TF) y pigmentos fotosintéticos (Clorofila a, b y total)

La tasa fotosintética (TF) se determinó con el medidor de fotosíntesis marca Li-Cor, modelo 6400XT (Li-cor[®], Lincoln, Nebraska, USA). Las mediciones se realizaron en hojas completamente expandidas, en un muestreo en horario crítico del día (12:00 horas) cuatro veces durante el período de desarrollo del experimento.

Se utilizó una planta por repetición para determinar la clorofila (a, b y total) a las muestras de las 4 cosechas realizadas después de aplicar los tratamientos de NaCl. La concentración de clorofila se calculó usando las ecuaciones (2 y 3) propuestas por Strain y Svec (1966).

6.3.1.4 Variables hídricas (Contenido relativo de agua CRA y potencial hídrico Ψ_w)

El contenido relativo de agua se evaluó en las cuatro cosechas realizadas, mediante el método de Yamasaki y Dillenburg (1999). Las hojas se colectaron de la parte media de cada planta para disminuir el efecto de la edad. Las muestras se colectaron y trasladaron al laboratorio donde se procedió a cortar tres discos de 3.14 cm² de cada hoja con un sacabocado (modelo DIN[®] 7200, México), que posteriormente se pesaron para obtener el peso fresco (PF) y el peso turgente (PT); éste último se obtuvo al colocar los discos en agua destilada dentro de una caja Petri cerrada. Durante el proceso de imbibición, los discos se pesaron periódicamente, después de eliminar el agua de la superficie con papel absorbente. Al final del periodo de imbibición, los discos se colocaron en un horno a 80°C por 48 h, con el fin de obtener el peso seco (PS). El peso fresco, peso turgente y peso seco se obtuvieron utilizando una báscula analítica con precisión de 0.0001 g (Marca Mettler Toledo[®], Modelo AG204, Switzerland). Los valores de PF, PT y PS se utilizaron para calcular el contenido relativo de agua utilizando la ecuación 2.

El potencial hídrico (Ψ_w) se evaluó en las cuatro cosechas realizadas. Las hojas se tomaron a la hora más crítica (12:00 horas), considerando el intervalo en el cual se presentaron las temperaturas más altas del día. El Ψ_w (MPa) se determinó con medidor de potencial hídrico (Dewpoint Water Potential Meter modelo WP4-T, Decagon Devices[®], USA) de suelos y muestras botánicas (granos, semillas, hojas, tejidos vegetales en general) el cual funciona mediante el principio de punto de rocío, con sensores, un espejo de condensación y temperatura infrarroja. A partir de las hojas colectadas se obtuvieron discos de 9.60 cm² utilizando un sacabocado (modelo DIN[®] 7200, México) y posteriormente cada disco se colocó dentro de la cubeta del equipo.

6.3.1.5 Variables bioquímicas

6.3.1.5.1 Contenido de proteína total

El contenido de proteínas totales se determinó en muestras de tejidos vegetales de cada tratamiento mediante la técnica del ácido bicinconínico o BCA (Fujimoto *et al.*, 1985) que se basa en el principio que las proteínas reducen los iones cúpricos a iones cuprosos bajo condiciones alcalinas. Los iones cuprosos reaccionan con el ácido bicinconínico, sal sódica

(verdoso) para formar un color morado. El color formado es proporcional al contenido proteico de la muestra. Se utilizó una solución reactiva comercial de Sigma (solución de ácido bicinónico B9643 y solución de sulfato de cobre II C2284).

Una alícuota de 25µL del homogeneizado se puso a digerir en 500µL de NaOH 0.1N durante 120 minutos, posteriormente se tomaron 25µL del digerido o muestra diluida, se colocó en el fondo de una microplaca y se le agregó el reactivo preparado de BCA. Luego se incubó a 60°C durante 15 minutos y se leyó la absorbancia en un espectrofotómetro de placas (Termo, Multiskan spectrum, Vantaa-Finlandia) a 562 nm. Se utilizó una solución estándar con una concentración de 1mg/mL de albúmina bovina, la cual se diluyó en proporción 1:2 en solución salina hasta tener concentraciones, de 1, 0.5, 0.25, 0.125, .0625 y 0.03125 mg/mL de proteína y solución salina como blanco. Cada muestra se analizó por triplicado, los resultados se expresaron en mg/g.

6.3.1.5.1.1 Contenido de prolina

La prolina se determinó acorde al método descrito por Bates *et al.* (1973). Se tomaron muestras de 100 mg de tejido vegetal de cada tratamiento, se depositaron en tubos eppendorf de 2 mL y se homogenizaron en 2 mL de ácido sulfosalicílico al 3%. Posteriormente se centrifugó a 3500 rpm durante 10 min para evitar interferencia por sólidos. Luego se pipetearon en tubos de boro silicato de 5 mL, limpios y etiquetados, 0,5 mL de muestra del sobrenadante y se le agregó a cada tubo 0.5 mL de reactivo de ninhidrina (1.25g ninhidrina + 30 mL ácido acético + 20 mL ácido fosfórico 6M). Posteriormente los tubos se calentaron en baño maría a ebullición durante 1 h. Enseguida se enfrió en baño de agua, se agregó 1 mL de tolueno a cada tubo y se mezcló con vórtex. Se separó la fase de tolueno midiéndose la absorbancia a 520 nm utilizando un espectrofotómetro (Termo Helios Omega, Vantaa-Finlandia) con celdas de cuarzo de 1 cm de paso de luz, se utilizó como blanco tolueno.

Para la curva de calibración se utilizó una solución de prolina a partir de 0.5 mg/mL, la cual se diluyó en proporción 1:2 en agua destilada hasta tener concentraciones, de 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625, 0.03125 y 0.015625 mg/mL de prolina y solución de ácido sulfosalicílico al 3% como blanco. Cada muestra se analizó por triplicado, los resultados se expresaron en

mg/g.

6.3.1.5.1.1.1 Actividad de glutatión peroxidasa (GPx)

La actividad de glutatión peroxidasa se determinó de acuerdo al método descrito por Folh  y G nzler (1984). Esta enzima cataliza la reacci n del per xido de hidr geno con glutat n reducido. El principio consiste en monitorear el decremento continuo de NADPH al mantener constantes los niveles de glutat n reducido. La mezcla de ensayo se compuso por 100  L de soluci n amortiguadora de fosfatos 500 mM, 10  L de EDTA 60 mM, 100  L de azida de sodio 20 mM, 100  L de glutat n reductasa 15 U mL⁻¹, 100  L de NADPH 1.5 mM, 500  L de agua desionizada, 20  L de glutat n reducido 250 mM, 50  L de muestra y 20  L de H₂O₂. Se midi  el cambio de absorbancia a 340 nm (Beckman Coulter DU 800) cada 3 s durante 40 s. Una unidad de GPx se define como la cantidad de enzima que oxida 1  mol de NADPH por minuto. Cada muestra se analiz  por triplicado. Los resultados se expresan como unidades de GPx en mg de prote na.

6.3.1.6 Variables f ngicas: Contenido de esporas en el in culo y porcentaje de colonizaci n micorr zico

La inoculaci n de *R. fasciculatum* se realiz  al momento del trasplante, aplicando 10 g de HMA a cada pl ntula, equivalentes a un contenido promedio de 20-50 esporas por gramo del in culo. Previo a la inoculaci n se procedi  a la extracci n de esporas mediante el m todo de tamizado h medo y decantaci n, descrito por Daniels y Skipper (1982) y modificado por Utobo *et al.* (2011). El porcentaje de colonizaci n se calcul  mediante la metodolog a descrita por Hashem *et al.* (2014), utilizando la f rmula 3.

6.3.1.7 Extracci n de aceites esenciales

Se realiz  mediante hidrodestilaci n con el equipo (D-18 Clevenger[®], USA) que se compone por un matraz redondo con capacidad de 1.5 L, donde se depositaron 60 g de materia prima triturada (hojas de albahaca deshidratada producto de las cuatro cosechas realizadas), se le agregaron 600 mL de agua destilada y se calent  constantemente con la ayuda de una mantilla de base redonda. Un condensador va acoplado al matraz y una conexi n en forma de D; el vapor circundante es “arrastrado”, corriente arriba hacia el tope del hidrodestilador. La mezcla, vapor saturado y aceite esencial, fluye hacia el condensador,

mediante un “cuello de cisne” o prolongación curvada del conducto de salida del hidroddestilador. En el condensador, la mezcla se condensa y enfría, hasta la temperatura ambiental. A la salida del condensador, se obtiene una emulsión líquida inestable la cual se separa en un decantador dinámico. Este equipo está lleno de agua fría al inicio de la operación y el aceite esencial se va acumulando, debido a su casi inmiscibilidad en el agua y a la diferencia de densidad y viscosidad con el agua. Posee un ramal lateral, por el cual, el agua se desplaza para favorecer la acumulación del aceite. Se colectó la muestra de aceite esencial de cada tratamiento y se registró el volumen (mL), se vertieron en viales ámbar con tapón de rosca y se agregó una porción de BHT (1:10 v/v) posteriormente se resguardó en refrigeración a 5 °C, evitando la exposición prolongada de luz.

6.3.1.8 Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza y comparaciones múltiples de medias (Tukey HSD $p=0.05$). Los valores de variables expresadas en porcentaje, se transformaron mediante arcoseno (Little y Hills, 1989; Steel y Torrie, 1995) para cumplir con el supuesto de normalidad. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico Statistica v. 10.0 para Windows (StatSoft[®], 2011).

7. RESULTADOS

7.1 Efecto de las especies de HMA, *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigadores del estrés en variedades de albahaca en la etapa de emergencia

7.1.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)

Al sustrato (vermiculita) se le realizó análisis químico previo a la siembra, que si bien no era parte del objetivo del experimento si es de vital importancia para el estudio con HMA. El sustrato presentó una fertilidad química muy baja con un contenido medio de Mg^{2+} (4.9 mg kg^{-1}), disponibilidad baja de K^+ intercambiable (18.2 mg kg^{-1}), muy baja de P asimilable (10.0 mg kg^{-1}), contenido bajo de N (0.02%), cero contenidos de materia orgánica, cero contenido de calcio, pH ligeramente ácido a neutro (6.4) y conductividad eléctrica muy baja (0.015 dS m^{-1}).

7.1.2 Análisis químico del inóculo (*Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum*)

El análisis químico del inóculo no forma parte del objetivo del experimento, pero revierte gran importancia para este estudio. El inóculo presentó una fertilidad química media con un contenido de 3.5 mg kg^{-1} de Mg^{2+} , disponibilidad media de K^+ intercambiable (23.44 mg kg^{-1}), media de P asimilable (20.0 mg kg^{-1}), bajo en Ca^{2+} (1.00 mg kg^{-1}), contenido bajo de N (0.20%), 3.7% de materia orgánica, pH prácticamente neutro (7.3) y conductividad eléctrica muy baja (0.088 dS m^{-1}).

7.1.3 Tasa y porcentaje de emergencia

Para tasa de emergencia (TE) se encontraron diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=107.96$, $p \leq 0.0001$), NaCl ($F_{2,54}=15.91$, $p \leq 0.0001$), HMA ($F_{1,54}=170.70$, $p \leq 0.0001$) y en la triple interacción variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=2.60$, $p \leq 0.04$), mientras que para las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=0.76$, $p \geq 0.55$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=0.008$, $p \geq 0.99$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}=2.28$, $p \geq 0.11$) no se encontraron diferencias significativas. Al analizar el factor variedades se observó que Napoletano mostró tasa de emergencia mayor, seguida por Nufar y Genovese (Tabla II). Para el factor NaCl, se observó que la tasa de emergencia disminuyó significativamente conforme los niveles de NaCl incrementaron,

registrándose la TE mayor en 0 mM de NaCl (Tabla II). El análisis del factor HMA mostró que la TE fue mayor en aquellas semillas inoculadas con HMA (CM) con respecto al control (SM) (Tabla II). En relación a la triple interacción de los factores, variedades \times NaCl \times HMA, los resultados revelaron que la TE fue mayor en Napoletano en los tres niveles de NaCl y con HMA, mientras que los valores inferiores se observaron en la variedad Genovese en 100 mM NaCl y sin HMA (Tabla IV).

El porcentaje de emergencia (PE) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=31.69$, $p\leq 0.0001$), NaCl ($F_{2,54}=20.04$, $p\leq 0.0001$), HMA ($F_{1,54}=78.25$, $p\leq 0.0001$) y en la triple interacción variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=3.26$, $p\leq 0.01$), mientras que para las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=1.88$, $p\geq 0.12$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=0.75$, $p\geq 0.47$) y NaCl \times HMA ($F_{2,54}=2.17$, $p\geq 0.12$) no se encontraron diferencias significativas. La respuesta de las variedades fue diferencial, aunque Napoletano y Nufar mostraron igualdad estadística en esta variable, mientras que Genovese mostró el PE menor (Tabla II). Conforme se incrementaron los niveles de NaCl se observó un decremento del PE, siendo el tratamiento control (0 mM de NaCl) el de mayor porcentaje de emergencia (Tabla II) y en el mismo sentido, esta variable (PE) mostró valores superiores en aquellas semillas tratadas con el consorcio de HMA (Tabla II). En relación a la interacción de los factores variedad \times NaCl \times HMA mostró porcentaje de emergencia mayor Napoletano con 0 mM de NaCl y con HMA y menor en Genovese en 100 mM de NaCl y sin HMA (Tabla IV).

7.1.4 Variables morfométricas

Altura de plántulas (AP) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=42.14$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=59.52$, $p\leq 0.0001$), la interacción variedades \times NaCl ($F_{4,54}=3.45$, $p\leq 0.014$), mientras que para NaCl ($F_{2,54}=0.61$, $p\geq 0.54$), las interacciones variedades \times HMA ($F_{2,54}=0.90$, $p\geq 0.41$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}=1.48$, $p\geq 0.23$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=1.96$, $p\geq 0.11$) no se presentaron diferencias significativas. La AP entre variedades fue mayor en Napoletano y Genovese, mientras que Nufar presentó valor inferior (Tabla II). Respecto a la inoculación con HMA, la altura fue mayor en aquellas plántulas procedentes de semillas inoculadas con HMA (Tabla II). En la interacción

variedades \times NaCl, la AP fue mayor en Napoletano y Nufar con respecto a Genovese (Tabla III).

Longitud de la raíz (LR) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2, 54}=28.77$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2, 54}=7.73$, $p\leq 0.001$), HMA ($F_{1, 54}=63.87$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4, 54}=3.018$, $p\leq 0.025$), NaCl \times HMA ($F_{2, 54}=6.01$, $p\leq 0.004$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4, 54}=3.61$, $p\leq 0.01$). La interacción variedades \times HMA ($F_{2, 54}=1.73$, $p\geq 0.186$) no mostró diferencias significativas para esta variable. El análisis del factor variedades mostró a Napoletano con LR mayor respecto a las otras dos variedades en estudio (Tabla II). Esta variable mostró valor superior en 0 mM de NaCl y disminuyó conforme los niveles de NaCl incrementaron (Tabla II). Asimismo, la LR fue mayor en aquellas plantas cuyas semillas se inocularon con HMA (Tabla II). Al descomponer la interacción variedades \times NaCl para esta variable, se observó que las plántulas de Napoletano en 0 y 50 mM de NaCl mostraron LR mayor, seguido de Napoletano en 100 mM de NaCl, mientras que Genovese en 100 mM de NaCl mostró el valor inferior de esta variable (Tabla III). La interacción NaCl \times HMA mostró que la LR fue superior en aquellas plántulas del control (0 mM de NaCl) con HMA, seguido de aquellas plantas sometidas a 50 y 100 mM de NaCl, ambas con HMA (Tabla III). La interacción variedades \times NaCl \times HMA mostró que las plántulas de Napoletano sometidas a 100 mM de NaCl cuyas semillas se inocularon con HMA mostraron LR mayor, mientras que las plántulas de la variedad Genovese presentaron LR menor en 100 mM de NaCl y sin HMA (Tabla IV).

Para la variable biomasa fresca de parte aérea (BFPA) se observaron diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=31.50$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=16.18$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=87.84$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=19.39$, $p\leq 0.00001$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=9.81$, $p\leq 0.0002$) NaCl \times HMA ($F_{2,54}=5.34$, $p\leq 0.00076$) y para la triple interacción variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=8.40$, $p\leq 0.00001$). El análisis del factor variedades mostró que la BFPA fue mayor en Napoletano seguida por Nufar (Tabla II). La BFPA no disminuyó conforme los niveles de NaCl se incrementaron, ya que ésta fue mayor en 50 y 100 mM de NaCl (Tabla II). La BFPA fue superior en las plántulas provenientes de semillas inoculadas con HMA (Tabla II). El análisis de la

interacción variedades \times NaCl mostró que la BFPA fue mayor en Napoletano en 50 y 100 mM de NaCl (Tabla III).

Tabla II. Respuesta de plántulas de tres variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl y la inoculación con HMA como mitigadores del estrés en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfométricas.

Variedades	TE	PE (%)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	
Genovese	2.62 c	63.33 b	1.38 a	4.33 b	0.178 b	
Napoletano	4.14 a	81.66 a	1.42 a	5.49 a	0.234 a	
Nufar	3.11 b	75.97 a	1.17b	4.41 b	0.187 b	
NaCl (mM)	TE	PE (%)	LR (cm)	BFPA (g)	BFR (g)	
0	3.59 a	80.69 a	5.12 a	0.175 b	0.094 a	
50	3.29 b	73.75 b	4.64 b	0.214 a	0.089 a	
100	2.99 c	66.52 c	4.47 b	0.210 a	0.069 b	
HMA	TE	PE (%)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	BFR(g)
CM	3.85 a	82.22 a	1.42 a	5.30 a	0.229 a	0.100 a
SM	2.73 b	65.09 b	1.23 b	4.19 b	0.171 b	0.068 b

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongos micorrízicos arbusculares, SM= sin HMA (control), CM= con HMA (1 g del inóculo de HMA), TE= Tasa de emergencia, PE= Porcentaje de emergencia (%), AP= Altura de plántulas (cm), LR= Longitud de raíz (cm), BFPA= Biomasa fresca de parte aérea (g), BFR= Biomasa fresca de raíz (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

En la interacción variedades \times HMA, la BFPA fue mayor en Napoletano con HMA y menor en Genovese sin HMA (Tabla III). Considerando la interacción NaCl \times HMA, la BFPA fue mayor en 50 y 100 mM de NaCl con HMA, mientras que el valor inferior se presentó en 0 mM de NaCl con HMA (Tabla III). Con respecto a la triple interacción variedades \times NaCl \times HMA la BFPA fue mayor en Napoletano en 50 mM de NaCl y con HMA, mientras que la BFPA menor la presentó Genovese en 0 mM de NaCl sin HMA (Tabla IV).

Para biomasa seca de parte aérea (BSPA) no se observaron diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=1.13$, $p\geq 0.33$), NaCl ($F_{2,54}=0.92$, $p\geq 0.40$), HMA ($F_{1,54}=0.029$, $p\geq 0.86$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=1.04$, $p\geq 0.39$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=0.80$, $p\geq 0.45$) NaCl \times HMA ($F_{2,54}=0.72$, $p\geq 0.48$) y para la triple interacción variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=0.67$, $p\geq 0.61$). Igualmente, biomasa seca de raíz (BSR) no mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=2.06$, $p\geq 0.13$), NaCl ($F_{2,54}=2.03$, $p\geq 0.14$), HMA ($F_{1,54}=0.43$, $p\geq 0.51$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=2.39$, $p\geq 0.06$), variedades

× HMA ($F_{2,54}=0.58$, $p \geq 0.56$) NaCl × HMA ($F_{2,54}=1.28$, $p \geq 0.28$) y para la triple interacción variedades × NaCl × HMA ($F_{4,54}=0.80$, $p \geq 0.52$).

Tabla III. Efecto de las interacciones variedades × NaCl, variedades × HMA y NaCl × HMA en variables morfológicas de plántulas de albahaca sometidas a estrés por NaCl y HMA como mitigadores del estrés.

Variedades	NaCl (mM)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	BFR(g)
Genovese	0	1.13 c	5.02 ab	0.156 b	0.079 c
	50	1.17 c	4.19 bcd	0.180 b	0.086 abc
	100	1.20 c	3.79 cd	0.171 b	0.069 c
Napoletano	0	1.37 ab	5.55 a	0.182 b	0.081 bc
	50	1.43 ab	5.71 a	0.283 a	0.124 a
	100	1.47 a	5.23 ab	0.264 a	0.072 c
Nufar	0	1.43 ab	4.80 abc	0.188 b	0.123 ab
	50	1.43 ab	4.03 cde	0.177 b	0.055 c
	100	1.29 bc	4.41 abcd	0.197 b	0.068 c

Variedades	HMA	BFPA (g)	NaCl	HMA	BFPA (g)	LR (cm)
Genovese	CM	0.188 c	0	CM	0.154 c	5.74 a
	SM	0.167 cd	0	SM	0.196 b	4.51 c
Napoletano	CM	0.278 a	50	CM	0.258 a	4.88 bc
	SM	0.190 bc	50	SM	0.170 bc	4.4.1 c
Nufar	CM	0.220 b	100	CM	0.233 a	5.30 ab
	SM	0.154 d	100	SM	0.188 b	3.65 d

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongos micorrízicos arbusculares, SM= sin HMA (control), CM= con HMA (1 g del inóculo de HMA), AP= Altura de plántulas (cm), LR= Longitud de raíz (cm), BFPA= Biomasa fresca de parte aérea (g), BFR= Biomasa fresca de raíz (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

Para biomasa fresca de la raíz (BFR) se observaron diferencias significativas entre NaCl ($F_{2,54}=5.79$, $p \leq 0.0052$), HMA ($F_{1,54}=26.15$, $p \leq 0.00001$) y la interacción variedades × NaCl ($F_{4,54}=9.47$, $p \leq 0.00001$), mientras que entre variedades ($F_{2,54}=1.83$, $p \geq 0.16$), las interacciones variedades × HMA ($F_{2,54}=0.66$, $p \geq 0.52$), NaCl × HMA ($F_{2,54}=0.013$, $p \geq 0.98$) y variedades × NaCl × HMA ($F_{4,54}=0.49$, $p \geq 0.73$) no se presentaron diferencias significativas. El análisis de este variable considerando el factor NaCl mostró que la BFR fue mayor en 0 mM de NaCl y disminuyó conforme se incrementaron los niveles de NaCl (Tabla II). Esta variable también fue superior en aquellas plántulas cuya semilla se inoculó con HMA (Tabla II). El análisis de la interacción variedades × NaCl mostró que la BFR fue

superior para Napoletano en 50 mM de NaCl, seguido por Nufar en 0 mM de NaCl, mientras que la BFR menor la mostró Nufar en 50 mM de NaCl (Tabla III).

Tabla IV. Efecto de la interacción de variedades \times NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfométricas de plántulas de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl e inoculadas con HMA como mitigadores del estrés.

Variedades	NaCl (mM)	HMA (g)	TE	PE (%)	BFPA (g)	LR (cm)
Genovese	0	CM	3.51 cd	71.66 bcde	0.191 cdefg	6.08 ab
	50	CM	3.18 cdef	63.33 de	0.191 cdefg	4.69 bcdef
	100	CM	2.8 cdef	73.33 bcde	0.183 cdefg	4.27 cdef
	0	SM	2.53 efg	65.83 cde	0.134 g	3.96 ef
	50	SM	2.28 fg	60.83 e	0.189 cdefg	3.70 ef
	100	SM	1.37 hi	37.50 f	0.159 efg	3.32 f
Napoletano	0	CM	4.95 a	99.16 a	0.172 defg	6.10 ab
	50	CM	4.66 ab	87.50 abc	0.377 a	5.75 abc
	100	CM	4.51 ab	83.33 abcd	0.280 b	6.49 a
	0	SM	3.79 bc	80.83 abcd	0.191 cdefg	5.00 abcde
	50	SM	3.53 cd	79.16 abcde	0.172 defg	5.67 abcd
	100	SM	3.38 cde	67.50 bcde	0.248 bc	3.96 ef
Nufar	0	CM	3.76 bcd	87.50 abc	0.219 bcde	5.04 abcd
	50	CM	3.90 bc	88.33 ab	0.205 cdef	4.21 def
	100	CM	3.35 cde	78.33 abcde	0.238 bcd	5.13 abcde
	0	SM	2.97 cdefg	71.66 bcde	0.157 efg	4.57 bcdef
	50	SM	2.53 efg	70.83 bcde	0.150 fg	3.86 ef
	100	SM	2.14 h	59.16 ef	0.155 efg	3.69 ef

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongos micorrízicos arbusculares, SM= sin HMA (control), CM= con HMA (1 g del inóculo de HMA), TE= Tasa de emergencia, PE= Porcentaje de emergencia (%), BFPA= Biomasa fresca de parte aérea (g), LR= Longitud de raíz (cm). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

7.1.5 Colonización de raíces por HMA especies (*Funneliformis mosseae* + *Claroideoglossum etunicatum*)

En esta etapa fenológica, ninguna de las raíces de las plántulas de las variedades en estudio mostraron presencia de vesículas, arbusculos y/o hifas cenocíticas (hifas) típicas de los HMA. Sin embargo, a los 21 días después de la siembra, en aquellas plántulas cuyas semillas se inocularon con HMA se mostró un inicio del proceso observándose el micelio del hongo estableciendo contacto en el interior de las raíces de las plántulas, pero no una auténtica colonización (Fig. 1). En las raíces de las plántulas cuya semilla no se inoculó con HMA, no se observó ningún indicio de colonización (Fig. 2).

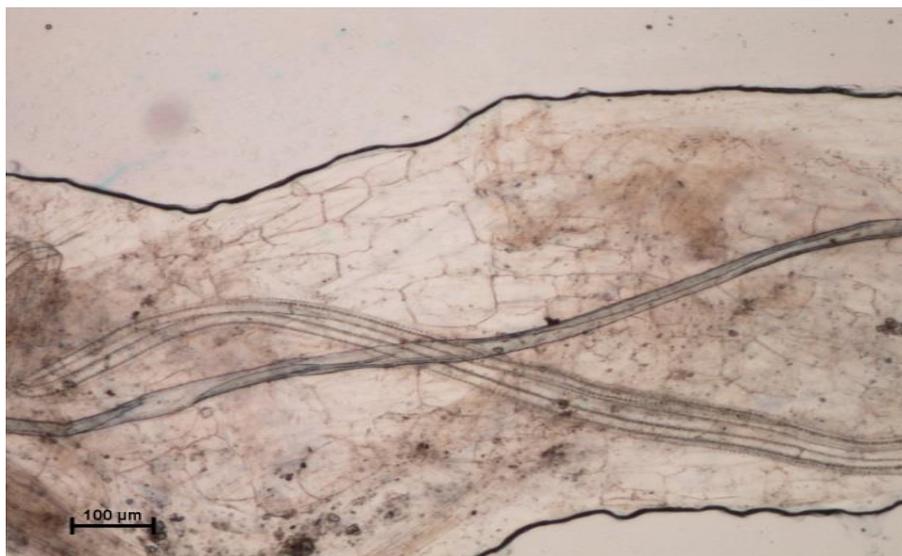


Figura 1. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con un consorcio de HMA (*Funneliformis mosseae* + *Claroideoglobus etunicatum*) (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.



Figura 2. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.

7.2 Efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés en variedades de albahaca en la etapa de emergencia

7.2.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)

Al sustrato (vermiculita) se le realizó análisis químico previo a la siembra que si bien no era parte del objetivo del experimento si es de vital importancia para el estudio con HMA. La vermiculita utilizada como sustrato presentó fertilidad muy baja con un contenido promedio de 4.9 mg kg^{-1} de Mg^{2+} , disponibilidad baja de K^+ intercambiable (18.2 mg kg^{-1}), muy baja de P asimilable (10.0 mg kg^{-1}), contenido bajo de N (0.02%), cero contenidos de materia orgánica y de calcio, pH ligeramente ácido a neutro (6.4) y conductividad eléctrica muy baja (0.015 dS m^{-1}).

7.2.2 Análisis químico del inóculo (*Rhizophagus fasciculatum*)

El análisis químico del inóculo no forma parte del objetivo del experimento, pero revierte gran importancia para este estudio. El mismo presentó una fertilidad media con 9.7 mg kg^{-1} de Mg^{2+} , disponibilidad media de K^+ intercambiable (20.24 mg kg^{-1}), media de P asimilable (30.0 mg kg^{-1}), contenido bajo de Ca^{2+} (72.1 mg kg^{-1}) contenido bajo de N (0.065%), 2.7% de materia orgánica, pH prácticamente neutro (7.7) y conductividad eléctrica muy baja (0.023 dS m^{-1}). El sustrato contenido en el inóculo se caracterizó como apto para el desarrollo de la especie presente en el mismo de acuerdo con Swift (2002).

7.2.3 Tasa y porcentaje de emergencia

La tasa de emergencia (TE) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=224.99$, $p \leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=31.55$, $p \leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=541.22$, $p \leq 0.00001$), la interacción variedades \times NaCl ($F_{4,54}=10.39$, $p \leq 0.00001$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}= 7.38$ $p \leq 0.0014$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=5.17$, $p \leq 0.0013$). La TE no mostró diferencias entre la interacción variedades \times HMA ($F_{2,54}=0.49$, $p \geq 0.61$). El análisis de las variedades indicó que Napoletano mostró una TE mayor, seguida por Nufar y Genovese (Tabla V). Para el factor NaCl, la TE fue mayor en 0 y 50 mM de NaCl y menor

en 100 mM de NaCl (Tabla V) Las semillas inoculadas con HMA mostraron TE mayor (Tabla V). La interacción variedades \times NaCl mostró TE mayor en Napoletano y Nufar con 0 y 50 mM de NaCl mientras que Genovese en 50 mM NaCl mostró TE menor (Tabla VI). La interacción NaCl \times HMA mostró TE mayor en 0 mM NaCl con HMA, mientras que la TE menor fue con 100 mM sin HMA (Tabla VI). El análisis de la interacción variedades \times NaCl \times HMA mostró que la TE fue mayor en Napoletano con 0 mM NaCl con HMA y Nufar con 0 mM de NaCl con HMA, mientras que la variedad Genovese en 100 mM NaCl sin HMA fue la que mostró TE menor (Tabla VII).

Porcentaje de emergencia (PE) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=115.46$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=7.06$, $p\leq 0.001$), HMA ($F_{1,54}=168.23$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=10.86$, $p\leq 0.000002$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=15.08$, $p\leq 0.000006$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}= 8.71$ $p\leq 0.0005$), mientras que interacción variedades \times NaCl \times HMA no mostró diferencias significativas ($F_{4,54}=1.20$, $p>0.32$). El análisis de las variedades mostró a Napoletano con PE mayor, seguida por Nufar y Genovese (Tabla V). En el factor NaCl, el PE fue mayor en 0 y 50 mM y menor en 100 mM (Tabla V). El PE fue mayor en aquellas semillas tratadas con HMA (Tabla V). La interacción variedades \times NaCl mostró el PE mayor en Napoletano en 0 y 50 mM, pero disminuyó para Genovese en 50 mM (Tabla VI). La interacción variedades \times HMA mostró a Napoletano con HMA con mayor PE mientras este disminuyó en Genovese sin HMA (Tabla VI). La interacción NaCl \times HMA mostró PE mayor en 0 mM con HMA, disminuyendo en 100 mM sin HMA (Tabla VI).

7.2.4 Variables morfométricas

Altura de plántulas (AP) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2, 54}=222.85$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=228.46$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=161.38$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=103.79$, $p\leq 0.00001$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=65.38$, $p\leq 0.00001$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}= 46.86$ $p\leq 0.00001$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=64.30$, $p\leq 0.00001$). Respecto a variedades, Napoletano mostró AP mayor seguida por Nufar y Genovese (Tabla V). La altura mayor se presentó en 0 mM de NaCl y disminuyó conforme la concentración de NaCl incrementó (Tabla V). La AP fue mayor en

las plántulas cuyas semillas se inocularon con el HMA (Tabla V). En la interacción variedades \times NaCl la AP fue mayor en Napoletano en 0 mM de NaCl y en todas las variedades disminuyó conforme la concentración de NaCl incrementó (Tabla VI). La interacción variedades \times HMA mostró a Napoletano con HMA con AP mayor mientras que Genovese sin HMA presentó AP menor (Tabla VI). Respecto a la interacción NaCl \times HMA la AP fue mayor en 0 mM con HMA, pero disminuyó en 100 mM sin HMA (Tabla VI). Para la interacción variedades \times NaCl \times HMA, Napoletano en 0 mM con HMA mostró AP mayor, mientras que la variedad Genovese en 100 mM sin HMA disminuyó significativamente la AP (Tabla VII).

Longitud de la raíz (LR) presentó diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=172.39$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=37.00$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=59.20$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=6.52$, $p\leq 0.0002$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=3.24$, $p\leq 0.018$). Esta variable no mostró diferencias entre las interacciones variedades \times HMA ($F_{2,54}=2.66$, $p\geq 0.078$) y NaCl \times HMA ($F_{2,54}=2.75$, $p\geq 0.072$). La LR fue mayor en Napoletano seguida por Nufar y Genovese (Tabla V). La LR fue mayor en 0 mM de NaCl y disminuyó conforme las concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla V). Los tratamientos inoculados con HMA mostraron mayor LR (Tabla V). Al analizar la interacción variedades \times NaCl la LR fue mayor en 0 mM de NaCl tanto en Nufar como en Napoletano, disminuyendo en las tres variedades conforme las concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla VI). Para la interacción variedades \times NaCl \times HMA la LR fue mayor en la variedad Napoletano con 0 mM de NaCl y con HMA y menor LR en la variedad Genovese con 100 mM de NaCl y sin HMA. (Tabla VII).

Biomasa fresca de parte aérea (BFPA) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=387.04$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=64.01$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=113.03$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=30.19$, $p\leq 0.00001$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=108.87$, $p\leq 0.00001$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}=97.77$, $p\leq 0.00001$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=26.08$, $p\leq 0.00001$). La BFPA fue mayor en Napoletano seguido por Nufar y Genovese (Tabla V). La BFPA fue mayor en 0 mM de NaCl, pero disminuyó conforme las concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla V). Asimismo, esta variable

fue superior en plántulas cuya semilla se inoculó con HMA (Tabla V). En la interacción variedades \times NaCl, la BFPA fue superior en Napoletano en 0 mM disminuyendo en todas las variedades conforme las concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla VI). La BFPA en la interacción variedades \times HMA fue superior en Napoletano con HMA y disminuyó en Genovese sin HMA (Tabla VI). La interacción NaCl \times HMA mostró mayor BFPA en 0 mM con HMA y disminuyó en 100 mM sin HMA (Tabla VI). En la interacción variedades \times NaCl \times HMA la BFPA fue superior en Napoletano con 0 mM con HMA e inferior en Genovese con 50 mM con HMA (Tabla VII).

Biomasa seca de parte aerea (BSPA) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=16.47$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=7.84$, $p\leq 0.001$), HMA ($F_{1,54}=4.61$, $p\leq 0.03$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=19.31$, $p\leq 0.00001$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=3.26$, $p\leq 0.04$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}= 3.25$ $p\leq 0.04$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=2.81$, $p\leq 0.03$). La BSPA fue mayor en Napoletano mientras que Nufar y Genovese mostraron lo contrario (Tabla V). La BSPA fue superior en 0 mM, pero disminuyó en 100 mM (Tabla V). Esta variable también se incrementó en aquellas plántulas cuya semilla se inoculó con HMA (Tabla V). Respecto a la interacción variedades \times NaCl, la BSPA fue superior en Napoletano en 0 mM y disminuyó en todas las variedades conforme se incrementaron las concentraciones salinas (Tabla VI). La interacción variedades \times HMA mostró una BSPA mayor en Napoletano con y sin HMA y en Nufar con HMA (Tabla VI). La BSPA considerando la interacción NaCl \times HMA fue mayor en 0 mM con HMA, siguiendo una tendencia de incrementar en aquellas plantas inoculadas con HMA (Tabla VI). En la interacción variedades \times NaCl \times HMA la BSPA mostró valores altos en Napoletano con 0 y 50 mM NaCl con HMA y en Nufar en 0 mM con HMA (Tabla VII).

Biomasa fresca de raíz (BFR) presentó diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=82.46$, $p\leq 0.00001$), NaCl ($F_{2,54}=74.19$, $p\leq 0.00001$), HMA ($F_{1,54}=22.07$, $p\leq 0.00001$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=20.28$, $p\leq 0.00001$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=4.31$, $p\leq 0.01$), NaCl \times HMA ($F_{2,54}= 12.88$ $p\leq 0.00002$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=3.59$, $p\leq 0.01$). Napoletano se destaca del resto de las variedades con valor superior de BFR (Tabla V). Esta variable fue mayor en 0 mM y disminuyó conforme las

concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla V). Asimismo, BFR fue superior en las plántulas cuyas semillas se inocularon con HMA (Tabla V). Para la interacción variedades \times NaCl, la BFR presentó una tendencia de disminuir en las tres variedades conforme las concentraciones de NaCl incrementaron, siendo Napoletano en 0 mM la que mostró valor superior (Tabla VI). La interacción variedades \times HMA mostró que todas las variedades incrementaron BFR con HMA, con valor superior en la variedad Napoletano (Tabla VI). La BFR respecto a la interacción NaCl \times HMA siempre fue superior en las plántulas cuya semilla se inoculó con HMA aunque el promedio mayor fue en 0 mM (Tabla VI). Para la interacción variedades \times NaCl \times HMA, Napoletano en 0 mM de NaCl y con HMA mostró un valor superior de BFR mientras que Genovese en 100 mM de NaCl y sin HMA mostró valores inferiores (Tabla VII).

La biomasa seca de raíz (BSR) mostró diferencias significativas entre variedades ($F_{2,54}=8.95$, $p\leq 0.0004$), NaCl ($F_{2,54}=5.21$, $p\leq 0.008$), HMA ($F_{1,54}=6.00$, $p\leq 0.01$), las interacciones variedades \times NaCl ($F_{4,54}=4.14$, $p\leq 0.005$), variedades \times HMA ($F_{2,54}=4.59$, $p\leq 0.01$) y variedades \times NaCl \times HMA ($F_{4,54}=4.85$, $p\leq 0.002$) mientras que la interacción NaCl \times HMA no presentó diferencias significativas ($F_{2,54}= 3.11$ $p\geq 0.052$). La BSR fue superior en Napoletano respecto a Nufar y Genovese (Tabla V). Esta variable presentó un valor promedio mayor en 0 mM y disminuyó conforme las concentraciones de NaCl incrementaron (Tabla V). Aquellas plántulas inoculadas con HMA mostraron BSR mayor (Tabla V). En la interacción variedades \times NaCl Napoletano en 0 mM mostró un valor promedio superior de BSR (Tabla VI). La BSR en la interacción variedades \times HMA mostró a Napoletano con HMA con el valor promedio superior respecto a Nufar y Genovese (Tabla VI). El análisis de la interacción variedades \times NaCl \times HMA mostró que BSR fue superior en Napoletano 0 mM de NaCl con HMA con respecto a las demás variedades donde la BSR obtuvo resultados inferiores (Tabla VII).

Tabla V. Tasa, porcentaje de emergencia y variables morfométricas de plántulas de variedades de albahaca sometidas a estrés salino (NaCl) con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (*Rhizophagus fasciculatum*) como mitigador del estrés.

Variedades	TE	PE (%)	AP(cm)	LR(cm)	BFPA(g)	BSPA(g)	BFR (g)	BSR (g)
Genovese	2.59 c	61.66 c	1.18 c	2.02 c	0.148 c	0.018 b	0.041 c	0.013 b
Napoletano	401 a	81.94 a	2.12 a	4.32 a	0.334 a	0.121 a	0.163 a	0.049 a
Nufar	3.63 b	78.05 b	1.60 b	3.97 b	0.223 b	0.059 b	0.096 b	0.010 b
NaCl (mM)	TE	PE (%)	AP (cm)	LR(cm)	BFPA(g)	BSPA(g)	BFR (g)	BSR (g)
0	3.64 a	75.69 a	2.18 a	4.07 a	0.278 a	0.099 a	0.166 a	0.043 a
50	3.48 a	75.13 a	1.40 b	3.28 b	0.219 b	0.071 ab	0.081 b	0.017 b
100	3.10 b	70.83 b	1.32 b	2.96 b	0.208 b	0.028b	0.054 c	0.012 b
HMA (g)	TE	PE (%)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA(g)	BSPA(g)	BFR (g)	BSR (g)
CM	4.07 a	81.38 a	1.86 a	3.86 a	0.264 a	0.088 a	0.119 a	0.034 a
SM	2.75 b	66.38 b	1.40 b	3.02 b	0.206 b	0.050 b	0.082 b	0.014 b

NaCl=Cloruro de sodio (mM), HMA=Hongos micorrízicos arbusculares, SM=sin HMA (control), CM=con HMA (1 g del inóculo de HMA). TE=Tasa de emergencia, PE=Porcentaje de emergencia (%), AP=Altura de plántulas (cm), LR=Longitud de raíz (cm), BFPA=Biomasa fresca de parte aérea (g), BSPA=Biomasa seca de parte aérea (g), BFR=Biomasa fresca de raíz (g), BSR=Biomasa seca de raíz (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

Tabla VI. Efecto de las interacciones variedades \times NaCl, variedades \times HMA y NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfométricas en plántulas de albahaca sometidas a estrés salino (NaCl) con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (*Rhizophagus fasciculatum*) como mitigador del estrés.

Variedades	NaCl (mM)	TE	PE (%)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)	BSR (g)
Genovese	0	2.62 d	62.08 c	1.34 cd	2.26 e	0.180 c	0.023 c	0.052 d	0.010 b
	50	2.51 d	59.16 c	1.08 d	1.98 e	0.098 d	0.021 c	0.036 d	0.016 b
	100	2.63 d	63.75 c	1.12 cd	1.81 e	0.167 c	0.010 c	0.033 d	0.012 b
Napoletano	0	4.30 a	87.50 a	3.40 a	4.83 ab	0.414 a	0.274 a	0.292 a	0.101 a
	50	4.24 a	86.66 a	1.53 c	4.22 bc	0.325 b	0.049bc	0.127 bc	0.025 b
	100	3.47 bc	71.66 b	1.42 c	3.91 c	0.263 c	0.040 bc	0.072 d	0.020 b
Nufar	0	3.99 ab	77.50 b	1.80 b	5.14 a	0.242 c	0.141 b	0.153 b	0.017 b
	50	3.70 ab	79.58 b	1.59 bc	3.63 cd	0.236 c	0.024 c	0.081 cd	0.009 b
	100	3.21 c	77.08 b	1.42 c	3.15 d	0.192 c	0.012 c	0.056 d	0.004 b
Variedades	HMA(g)	PE (%)	AP (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)	BSR (g)		
Genovese	CM	73.05 c	1.22 d	0.130 d	0.020 b	0.043 c	0.015 b		
	SM	50.27 d	1.13 d	0.167 c	0.016 b	0.038 c	0.010 b		
Napoletano	CM	89.44 a	2.64 a	0.415 a	0.124 a	0.189 a	0.077 a		
	SM	74.44 c	1.60 bc	0.253 b	0.118 a	0.138 b	0.021 b		
Nufar	CM	81.66 b	1.73 b	0.249 b	0.101 a	0.124 b	0.010 b		
	SM	74.44 c	1.47 c	0.198 b	0.017 b	0.069 c	0.010 b		
NaCl (mM)	HMA (g)	TE	PE (%)	AP (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)		
0	CM	4.44 a	86.38 a	2.66 a	0.360 a	0.113 a	0.212 a		
	SM	2.83 de	65.00 cd	1.70 b	0.197 cd	0.029 bc	0.119 b		
50	CM	4.10 b	80.00 b	1.52 bc	0.209 bcd	0.031 bc	0.083 bc		
	SM	2.87 d	70.27 c	1.27 d	0.230 b	0.025 c	0.079 bc		
100	CM	3.65 c	77.77 b	1.41 cd	0.224 bc	0.101 ab	0.061 c		
	SM	2.55 e	63.88 d	1.23 d	0.191 d	0.097 bc	0.047 c		

NaCl=Cloruro de sodio (mM), HMA=Hongo micorrízico arbuscular, SM= sin HMA (control), CM=con HMA (1 g del inóculo de HMA). TE=Tasa de emergencia, PE=Porcentaje de emergencia (%), AP=Altura de plántulas (cm), LR=Longitud de raíz (cm), BFPA=Biomasa fresca de parte aérea (g), BSPA=Biomasa seca de parte aérea (g), BFR=Biomasa fresca de raíz (g), BSR=Biomasa seca de raíz (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

Tabla VII. Efecto de la interacción variedades \times NaCl \times HMA en la tasa, porcentaje de emergencia y variables morfométricas en plántulas de albahaca sometidas a estrés por NaCl con semillas inoculadas con una cepa de HMA especie (*Rhizophagus fasciculatum*) como mitigador del estrés.

Variedades	NaCl (mM)	HMA(g)	TE	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)	BFR (g)	BSR (g)
Genovese	0	CM	3.29 f	1.36 defgh	2.52 fgh	0.185 fgh	0.026 b	0.059 def	0.009 b
	50		3.10 ef	1.10 gh	2.04 hi	0.019 i	0.022 b	0.034 ef	0.021 b
	100		3.41 ef	1.21 fgh	2.40 ghi	0.185 fgh	0.013 b	0.036 ef	0.016 b
	0	SM	1.94 g	1.32 fgh	2.00 hi	0.174 gh	0.021 b	0.045 ef	0.011 b
	50		1.92 g	1.06 gh	1.92 hi	0.176 gh	0.019 b	0.039 ef	0.011 b
	100		1.85 g	1.02 h	1.23 j	0.150 h	0.008 b	0.031 f	0.008 b
Napoletano	0	CM	5.15 a	4.75 a	5.88 a	0.581 a	0.275 a	0.373 a	0.181 a
	50		4.84 b	1.72 bcde	4.70 abc	0.377 b	0.273 a	0.118 cde	0.027 b
	100		4.06 cd	1.45 defg	4.17 cd	0.286 cd	0.042b	0.077 def	0.022 b
	0	SM	3.46 def	2.06 b	3.78 cde	0.247 de	0.056 b	0.211 b	0.022 b
	50		3.65 de	1.34 efgh	3.75 cde	0.273 cd	0.038 b	0.135 bcd	0.022 b
	100		2.88 f	1.40 defgh	3.65 cdef	0.241 def	0.042 b	0.067 def	0.018 b
Nufar	0	CM	4.89 ab	1.87 bc	5.62 ab	0.313 c	0.259 a	0.204 bc	0.013 b
	50		4.36 bc	1.76 bcd	3.98 cde	0.232 defg	0.031 b	0.098 def	0.013 b
	100		3.49 def	1.56 cdef	3.42 defg	0.202 efgh	0.014 b	0.069 def	0.005 b
	0	SM	3.08 ef	1.73 bcd	4.66 bc	0.171 gh	0.022 b	0.102 def	0.021 b
	50		3.03 ef	1.42 defgh	3.28 defg	0.240 def	0.017 b	0.064 def	0.006 b
	100		2.92 f	1.28 fgh	2.88 efgh	0.183 fgh	0.011 b	0.042 ef	0.003 b

NaCl=Cloruro de sodio (mM), HMA=Hongo micorrízico arbuscular, SM=sin HMA (control), CM=con HMA (1 g del inóculo de HMA). TE=Tasa de emergencia, AP=Altura de plántulas (cm), LR=Longitud de raíz (cm), BFPA=Biomasa fresca de parte aérea (g), BSPA=Biomasa seca de parte aérea (g), BFR=Biomasa fresca de raíz (g), BSR=Biomasa seca de raíz (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$).

7.2.5 Colonización de raíces por HMA especie (*Rhizophagus fasciculatum*)

El número de esporas encontrado en el inóculo fue de 25-50 esporas por gramo de sustrato. Respecto al porcentaje de colonización, no se observaron raíces colonizadas en esta etapa fenológica de plántulas de albahaca, determinándose que los 21 días fue un periodo muy corto para que se estableciera la simbiosis micorrízica, aunque se observó un inicio del proceso donde el micelio de *Rhizophagus fasciculatum* establece contacto con las raíces de las plántulas (Fig. 3). En aquellas raíces de las plántulas procedentes de semilla no inoculada con *Rhizophagus fasciculatum*, no se observaron indicios de colonización (Fig. 4).

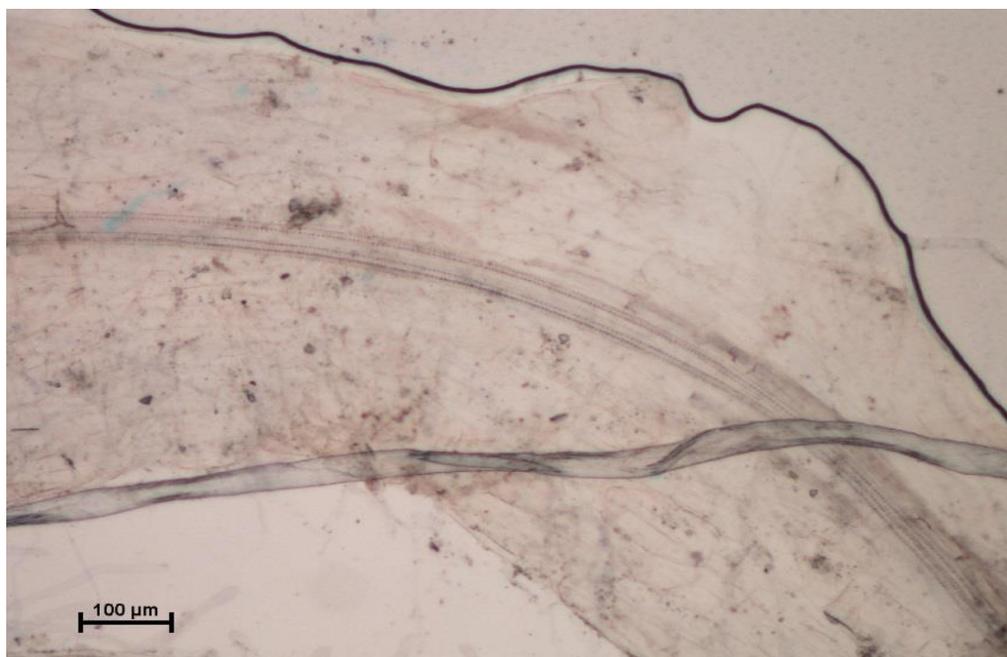


Figura 3. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con *Rhizophagus fasciculatum* (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.

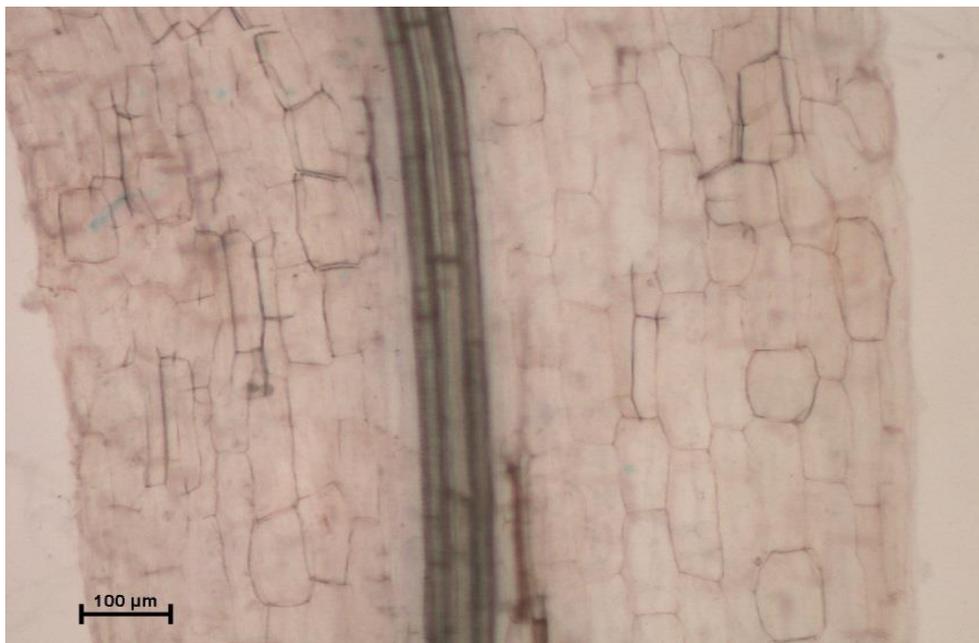


Figura 4. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2015.

7.3 Efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo

7.3.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)

La vermiculita utilizada mostró fertilidad química muy baja con un contenido promedio de 18.20 mg kg⁻¹ de Mg²⁺, disponibilidad baja de K⁺ intercambiable (37.43 mg kg⁻¹), muy baja de P asimilable (0.95 mg kg⁻¹), contenido bajo de N (0.14 %), 0 contenido de materia orgánica, 90.2 mg kg⁻¹ de calcio, pH ligeramente ácido a neutro (7.21) y conductividad eléctrica baja (0.17 dS m⁻¹). Con estos análisis se confirmó que este sustrato es adecuado para el desarrollo de la cepa de HMA utilizado (Castellanos *et al.*, 2000).

7.3.2 Variables morfométricas evaluadas en la etapa de crecimiento inicial vegetativo

Altura de planta (AP) para la interacción variedad × NaCl × HMA (Tabla VIII) mostró diferencias significativas, donde el valor mayor lo obtuvo Nufar en 0 mM de NaCl con HMA y el valor menor Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA.

La longitud de la raíz (LR) (Tabla VIII) para los factores en estudio mostró diferencias significativas, donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA y Genovese en 100 mM NaCl sin HMA mostraron los valores mayores y menores, respectivamente.

La biomasa fresca de la parte aérea (BFPA) (Tabla VIII) no mostró diferencia significativa para la interacción de los factores; sin embargo, numéricamente se observaron diferencias, donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró valores mayores y Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA los valores menores. Biomasa seca parte aérea (BSPA) (Tabla VIII) mostró diferencias significativas en la interacción de los factores en estudio, observándose los valores mayores en Nufar en 0 mM de NaCl con HMA y valores menores en Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA.

Área foliar (AF) (Tabla IX) mostró diferencias significativas en la triple interacción donde los valores mayores los presentó Nufar en 0 mM de NaCl con HMA y valores menores Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA.

Biomasa fresca y seca de la raíz (BFR) (Tabla IX) mostraron diferencias significativas para la triple interacción donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA presentó valor mayor mientras lo contrario lo mostró Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA.

7.3.3 Variables hídricas: Contenido relativo de agua (CRA) y potencial hídrico (Ψ_w)

Contenido relativo de agua y potencial hídrico (Tabla IX) mostraron diferencias significativas en la triple interacción donde el valor mayor de CRA lo mostró Nufar en 0 mM de NaCl con HMA y Genovese en 100 mM de NaCl sin HMA el CRA menor. El potencial hídrico menos negativo lo presentó Nufar en 0 NaCl con HMA y el más negativo Genovese en 100 mM sin HMA.

7.3.4 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética)

La tasa fotosintética (Tabla IX) no mostró diferencias significativas en la triple interacción; sin embargo, numéricamente la tasa fotosintética fue mayor en Napoletano y Nufar en 0 mM de NaCl con HMA.

7.3.5 Porcentaje de colonización micorrízica en la etapa de crecimiento inicial vegetativo

El porcentaje de colonización micorrízica mostró diferencias significativas en la triple interacción de los factores en estudio (Tabla IX), donde Nufar y Napoletano incrementaron el porcentaje de colonización en 0 mM de NaCl con HMA mientras que lo contrario presentó Genovese. En la fig. 5 se observa la estructura micorrízica, lo cual indica que hubo una autentica colonización. La fig. 6 no mostró estructura micorrízica debido a que los tratamientos no inoculados estuvieron libres de cepas capaces de colonizar el sistema radicular de las plantas de albahaca.

Tabla VIII. Interacción variedad × NaCl × HMA en respuesta al efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfológica de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.

Variedades	NaCl (mM)	HMA (g)	AP (cm)	LR (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)
Genovese	0	CM	36.75±0.96b	29.25±0.50cde	71.43±4.57a	10.50±0.44ef
	50	CM	28.25±0.96cd	27.00±0.82ef	47.74±2.70a	8.81±0.11ghi
	100	CM	25.75±0.50de	25.00±0.82fg	37.27±1.76a	7.72±0.23ijk
	0	SM	32.75±2.22bc	26.75±0.96ef	53.42±3.38a	8.60±0.34hij
	50	SM	16.50±1.00gh	22.00±1.41gh	40.48±3.33a	6.63±0.37k
	100	SM	13.00±0.82h	19.25±1.71h	29.18±1.22a	5.38±0.30l
Napoletano	0	CM	35.00±5.23b	33.50±1.91b	90.32±4.30a	15.38±0.26b
	50	CM	27.25±2.22d	29.50±1.73cde	60.67±2.88a	9.78±0.50fg
	100	CM	20.50±1.00fg	28.00±2.16def	42.57±2.36a	8.45±0.25hij
	0	SM	27.00±2.16d	29.75±0.96cde	73.55±2.73a	11.41±0.43de
	50	SM	21.75±1.50ef	27.75±0.50def	53.76±3.48a	7.62±0.36jk
	100	SM	16.50±3.42gh	25.50±0.58f	37.45±2.81a	6.76±0.40k
Nufar	0	CM	45.25±0.96a	40.50±0.58a	121.66±3.63a	26.55±0.74a
	50	CM	35.75±0.50b	31.50±1.29bc	80.31±2.06a	13.91±0.38c
	100	CM	29.75±0.50cd	29.75±0.50cde	71.53±0.78a	11.70±0.56d
	0	SM	36.75±0.96b	32.00±0.82bc	93.51±4.36a	14.42±0.91bc
	50	SM	26.75±0.50de	30.25±0.50cd	63.89±2.96a	11.35±0.14de
	100	SM	25.00±2.22def	27.50±1.29def	54.83±3.52a	9.46±0.23fgh
<i>Nivel de significancia</i>			***	***	ns	***

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongo micorrízicos arbusculares (CM= Con HMA, SM= Sin HMA) (g), AP= Altura de planta (cm), LR= Longitud de raíz (cm), BFPA= Biomasa fresca de parte aérea (g), BSPA= Biomasa seca de parte aérea (g). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$). Nivel de significación: *= $P \leq 0.05$. **= $P \leq 0.01$. ***= $P \leq 0.001$ (medias ± desviación estándar).

Tabla IX. Interacción variedad × NaCl × HMA en respuesta al efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfométrica, fisiológicas y fúngicas, de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.

Variedades	NaCl (mM)	HMA (g)	BFR(g)	BSR (g)	AF (cm ²)	Ψ _w (MPa)	CRA (%)	TF (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Col (%)
Genovese	0	CM	70.67±8.63de	8.75±0.95bcd	1413.19±29.14d	-1.22±0.23cde	67.31±0.86fg	3.24±0.94a	43.75±0.96cd
	50	CM	47.32±4.78g	4.12±1.09fg	1070.12±97.53ij	-1.74±0.16fgh	61.82±3.06hi	3.45±0.79a	40.75±0.96de
	100	CM	47.25±4.47g	3.52±0.67fg	805.05±41.80m	-2.14±0.11hij	56.94±1.40ij	2.48±0.77a	32.50±1.912f
	0	SM	60.05±2.46ef	7.12±0.33cde	1185.08±27.26ghi	-1.94±0.09ghi	59.66±1.40hi	2.41±0.71a	0.00±0.00g
	50	SM	46.85±6.44g	4.42±0.99efg	849.80±73.90lm	-2.30±0.33ij	53.19±0.81jk	1.90±0.08a	0.00±0.00g
	100	SM	40.80±3.47g	3.35±0.64g	537.67±58.17n	-3.17±0.16k	43.29±2.95l	1.95±0.31a	0.00±0.00g
Napoletano	0	CM	92.32±3.82bc	10.92±0.99b	1656.69±42.04c	-0.58±0.20ab	85.36±1.37b	6.98±0.93a	64.25±2.22a
	50	CM	81.05±1.90cd	8.90±0.36bc	1439.22±37.46d	-1.15±0.10cd	76.25±2.39cd	6.00±1.24a	53.75±1.71b
	100	CM	62.82±6.01ef	8.10±0.24bcde	978.68±50.83jkl	-1.60±0.07efg	64.78±4.49gh	4.26±0.33a	39.25±1.71e
	0	SM	86.42±2.78bc	10.45±1.08bc	1347.78±41.72ef	-1.36±0.08def	75.30±0.28cde	4.16±0.50a	0.00±0.00g
	50	SM	61.42±3.39ef	7.05±1.63cdfg	881.67±53.69klm	-1.90±0.10ghi	70.20±2.63ef	1.91±1.27a	0.00±0.00g
	100	SM	50.57±1.06fg	5.12±0.41defg	649.28±53.16n	-2.51±0.16j	51.49±1.86k	2.85±0.72a	0.00±0.00g
Nufar	0	CM	125.08±6.60a	27.534.79±a	2186.41±87.88a	-0.18±0.03a	96.55±1.49a	6.11±0.61a	64.50±3.00a
	50	CM	95.65±4.59b	10.75±0.74bc	1310.75±33.29efg	-1.02±0.14cd	80.33±0.98bc	4.06±0.68a	56.25±4.35b
	100	CM	81.07±2.60cd	10.02±0.53bc	1117.86±28.86hij	-1.42±0.06def	72.53±1.96def	3.26±0.52a	46.50±2.08c
	0	SM	97.95±1.43b	11.35±1.27b	1833.86±106.43b	-0.84±0.15bc	84.72±1.90b	4.52±0.77a	0.00±0.00g
	50	SM	92.42±5.31bc	9.52±0.74bc	1234.34±43.18fgh	-1.26±0.11de	72.90±1.11de	3.24±0.95a	0.00±0.00g
	100	SM	69.87±7.32de	8.00±1.30bcde	1014.45±65.29jk	-1.98±0.23ghi	61.60±1.28hi	3.04±1.31a	0.00±0.00g
<i>Nivel de significancia</i>			***	***	***	***	***	ns	***

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongo micorrízicos arbusculares (CM= Con HMA, SM= Sin HMA) (g), BFR= Biomasa fresca de raíz (g) BSR= Biomasa seca de raíz (g), AF= Área Foliar (cm²), Ψ_w= Potencial hídrico (MPa), CRA = Contenido relativo de agua (%), TF= Tasa fotosintética (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), Col (%)= Porcentaje de colonización micorrízica (%). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, *p*=0.05). Nivel de significación: * = *P* ≤ 0.05. ** = *P* ≤ 0.01. *** = *P* ≤ 0.001 (medias ± desviación estandar).

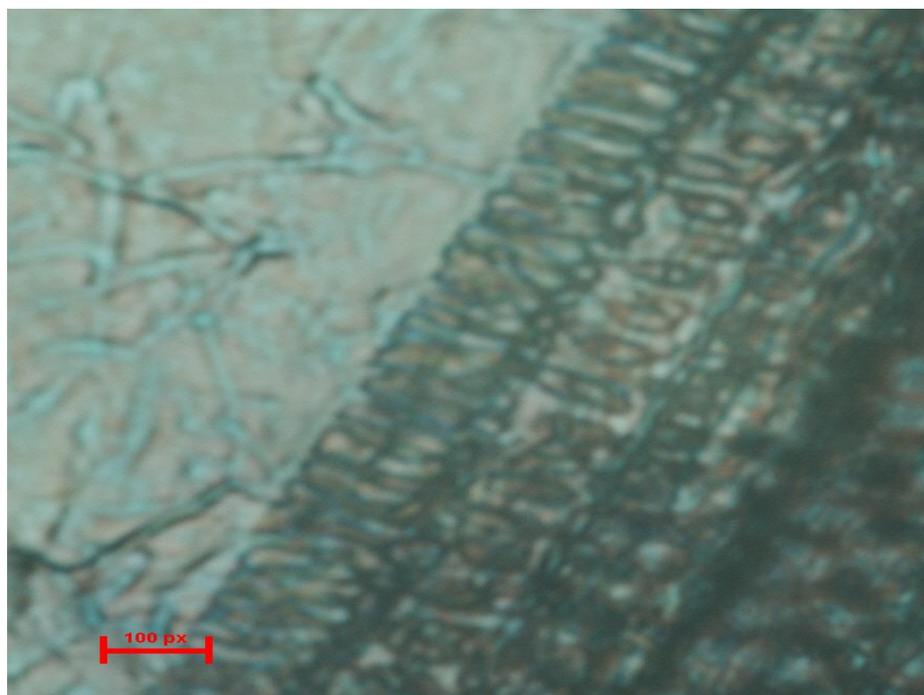


Figura 5. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con *Rhizophagus fasciculatum* (+ HMA). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.

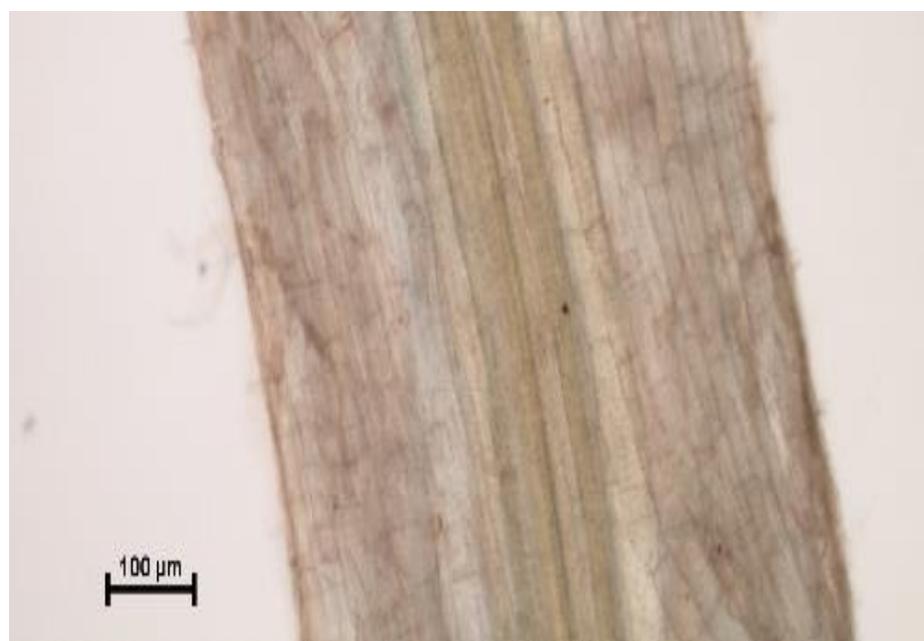


Figura 6. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- HMA). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.

7.4 *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva

7.4.1 Análisis químico del sustrato (vermiculita)

La vermiculita utilizada mostró fertilidad química muy baja con un contenido promedio de 12.20 mg kg⁻¹ de Mg²⁺, disponibilidad baja de K⁺ intercambiable (34.43 mg kg⁻¹), muy baja de P asimilable (12.95 mg kg⁻¹), contenido bajo de N (0.059 %), 0 contenido de materia orgánica, 40.10 mg kg⁻¹ de calcio, pH ligeramente ácido a neutro (7.46) y conductividad eléctrica baja (0.15 dS m⁻¹). Con estos análisis se confirmó que este sustrato es adecuado para el desarrollo de la cepa de HMA utilizado (Castellanos *et al.*, 2000).

7.4.2 Variables morfométricas evaluadas en la etapa productiva

Altura de planta (Tabla X) mostró diferencias significativas en la triple interacción de los factores en estudio donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró valores mayores, mientras que Napoletano los valores menores en 100 mM de NaCl sin HMA.

Biomasa fresca y seca de parte aérea (Tabla X) mostraron diferencias significativas en la interacción de los factores variedad × NaCl × HMA, donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA obtuvo valores mayores mientras Napoletano mostró lo contrario en 100 mM de NaCl sin HMA.

El área foliar mostró diferencias significativas en la triple interacción de los factores en estudio (Tabla X) donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró valores mayores y Napoletano los valores menores en 100 mM de NaCl sin HMA.

La longitud de la raíz mostró diferencias significativas para la triple interacción de los factores en estudio (Tabla X) donde Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró valores mayores mientras que Napoletano presentó los valores menores en 100 mM de NaCl sin HMA.

La biomasa fresca y seca de la raíz mostraron diferencias significativa para la triple interacción de los factores en estudio (Tabla X) siendo Nufar en 0 mM de NaCl con HMA la que mostró valores mayores y lo contrario lo presentó Napoletano en 100 mM de NaCl sin HMA.

7.4.3 Variables hídricas: Contenido relativo de agua (CRA) y potencial hídrico (Ψ_w)

El contenido relativo de agua y el potencial hídrico mostraron diferencias significativas en la triple interacción de los factores (Tabla X). Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró valores mayores en el CRA y Napoletano en 100 mM de NaCl sin HMA los valores menores. Para el potencial hídrico (Tabla X) Nufar en 0 mM de NaCl con HMA mostró el potencial hídrico menos negativo, mientras que lo contrario lo mostró Napoletano en 100 mM de NaCl sin HMA.

7.4.4 Variables fisiológicas (Tasa fotosintética (TF) y pigmentos fotosintéticos (Clorofila a, b y total))

La tasa fotosintética no mostró diferencias significativas en la interacción de los factores en estudio (Tabla XI); sin embargo, numéricamente se presentaron mayores valores de la tasa fotosintética en las plantas inoculadas con HMA respecto a las no inoculadas.

La clorofila a, b y total, no mostraron diferencias significativas en la interacción de los factores en estudio (Tabla XI); sin embargo, se presentó una tendencia de incrementar el contenido de clorofila en las plantas inoculadas con la cepa del HMA, respecto a las plantas no inoculadas.

7.4.5 Variable bioquímicas

El contenido de prolina mostró diferencias significativas para la triple interacción (Tabla XI). Se observó en parte aérea que, Nufar en 50 mM de NaCl con HMA mostró los valores mayores y Napoletano en 0 mM de NaCl sin HMA presentó los valores menores, mientras que en raíz Nufar en 100 mM de NaCl con HMA mostró un incremento de esta variable y Napoletano en 0 mM de NaCl con y sin HMA experimentó un decremento.

El contenido de proteína total (PT) mostró diferencias significativas para parte aérea en la triple interacción de los factores (Tabla XI). La variedad Nufar en 0 mM de NaCl con HMA incrementó PT y Napoletano en 100 mM de NaCl sin HMA disminuyó el contenido de PT. Para raíz no se encontró diferencia significativa en esta variable, pero si numérica, el valor mayor se observó en Nufar y Napoletano en 0 mM de NaCl con HMA.

La actividad de glutatión peroxidasa mostró diferencias significativas para la triple interacción (Tabla XI). Para la parte aérea Napoletano en 50 y 100 mM de NaCl con HMA presentó un incremento de glutatión peroxidasa. Mientras que, para raíz, Napoletano en 100 Mm de NaCl con HMA mostró mayor actividad de glutatión peroxidasa, de forma general hubo una tendencia al incremento de la actividad de glutatión peroxidasa cuando aumentó las concentraciones salinas.

7.4.6 Porcentaje de colonización micorrízica en la etapa de producción

El porcentaje de colonización micorrízica mostró diferencias significativas en la triple interacción (Tabla X) donde Nufar y Napoletano en 0 mM de NaCl con HMA mostraron los valores mayores. En la fig. 7 se muestra una micrografía de raíces de albahaca inoculada con HMA donde se observa estructura micorrízica, lo cual demuestra que hubo colonización de esta especie al tejido radicular de albahaca. En la fig. 8 se muestra la ausencia de estructura micorrízica lo cual corrobora que no había cepas presentes en el sustrato que pudieran colonizar el cultivo.

7.4.7 Contenido de aceites esenciales

El contenido de aceite esencial (Tabla XI) mostró diferencias significativas para la triple interacción donde Nufar incrementó el contenido de aceite esencial en 100 mM con HMA.

Tabla X. Interacción variedad × NaCl × HMA en respuesta al efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables morfométricas, fisiológicas y fúngicas de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa de productiva.

Variedades	NaCl (mM)	HMA (g)	AP (cm)	BFPA (g)	BSPA (g)	AF (cm ²)	LR (cm)	BFR (g)	BSR (g)	CRA (%)	Ψ _w (MPa)	Colonización (%)
Napoletano	0	CM	33.50±0.50e	149.72±2.12c	23.95±0.27b	1293.17±15.19c	44.67±0.56b	194.88±9.20c	56.36±6.33c	84.06±1.69b	-1.31±0.24b	64.50±0.58a
	50		28.05±0.58fg	127.63±0.14f	20.06±0.27d	1062.45±13.78f	29.25±0.13fg	139.72±0.66ef	38.47±0.07ef	70.56±1.83c	-2.08±0.09c	50.00±0.00c
	100		25.67±0.15gh	116.44±1.04g	16.09±0.02g	811.84±9.52h	25.50±0.58hi	131.60±1.80f	28.92±0.42hi	55.63±2.53f	-2.78±0.06e	37.75±0.50e
	0	SM	29.07±0.13f	132.13±0.66e	19.04±0.06e	1113.79±2.66e	35.77±0.82e	166.89±4.06cde	30.25±0.69hi	70.10±1.53c	-3.15±0.14f	0.00±0.00f
	50		26.00±0.34gh	113.72±0.07h	15.59±0.37g	903.53±30.75g	28.37±0.25gh	131.35±0.53f	24.73±0.31ij	55.72±2.33f	-3.53±0.20g	0.00±0.00f
	100		24.67±0.55h	104.41±1.09i	14.28±0.10h	717.59±4.78i	24.47±0.427i	119.69±0.90f	21.32±1.16j	36.15±2.62g	-4.10±0.19h	0.00±0.00f
Nufar	0	CM	54.52±2.66a	184.12±1.48a	30.04±0.34a	1835.76±27.68a	54.48±1.71a	324.62±36.55a	75.54±1.99a	94.80±1.11a	-0.35±0.02a	65.25±2.06a
	50		37.94±0.43c	149.83±1.34c	23.75±0.11b	1458.36±10.38b	40.80±0.54cd	234.23±4.68b	49.35±0.70d	82.55±0.51b	-1.29±0.04b	58.50±0.58b
	100		36.23±0.25cd	143.52±0.64d	19.27±0.29e	1082.84±13.16ef	38.97±0.15de	165.17±3.21de	36.92±0.90fg	73.05±0.92c	-1.35±0.04b	44.00±1.15d
	0	SM	40.81±0.52b	160.45±0.86b	22.09±0.08c	1463.85±8.54b	42.30±2.12bc	253.81±14.11b	64.55±0.33b	82.65±2.31b	-2.25±0.06cd	0.00±0.00f
	50		34.05±0.47de	133.32±0.52e	17.25±0.32f	1167.63±17.38d	38.70±0.74de	184.07±4.59cd	44.14±4.27de	65.32±1.08d	-2.45±0.09d	0.00±0.00f
	100		33.23±1.75e	133.62±0.27e	17.20±0.31f	925.66±37.71g	31.82±3.457f	162.98±3.47de	31.40±1.05gh	60.64±0.22e	-3.13±0.09f	0.00±0.00f
<i>Nivel de significancia</i>			***	***	***	***	*	**	***	***	***	***

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongo micorrízicos arbusculares (CM= Con HMA, SM= Sin HMA) (g), AP= Altura de plantas (cm), BFPA= Biomasa fresca de parte aérea (g), BSPA= Biomasa seca de parte aérea (g), AF= Área Foliar (cm²), LR= Longitud de raíz (cm), BFR= Biomasa fresca de raíz (g), BSR= Biomasa seca de raíz (g), CRA= Contenido Relativo de agua (%), Ψ_w= Potencial hídrico (MPa), % de colon= Porcentaje de colonización micorrízica (%). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, $p=0.05$). Nivel de significación: * = $P \leq 0.05$. ** = $P \leq 0.01$. *** = $P \leq 0.001$ (medias ± desviación estándar).

Tabla XI. Interacción variedad × NaCl × HMA en respuesta al efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en variables fisiológicas, bioquímicas, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceite esencial de variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva.

Variedades	NaCl (mM)	HMA(g)	Aceite (ml)	Prolina PA(mg/g)	Proteína T PA (mg/g)	Glutación PA (U/mg proteína)	Prolina R (mg/g)	Proteína T R (mg/g)	Glutación R (U/mg proteína)	TF (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Clorofila (a) μg/cm ²	Clorofila (b) μg/cm ²	Clorofila Total μg/cm ²
Napoletano	0	CM	0.30±0.00c	0.24±0.00d	22.59±0.13b	0.96±0.00c	0.21±0.00i	16.37±0.109a	0.83±0.02e	12.73±1.49a	25.40±1.50a	8.63±0.55a	34.03±2.02a
Napoletano	50	CM	0.40±0.00b	0.35±0.00b	9.56±0.03g	1.45±0.03ab	0.28±0.00de	6.55±0.36a	2.23±0.00b	12.06±1.56a	26.64±2.05a	9.07±0.57a	35.72±2.59a
Napoletano	100	CM	0.40±0.00b	0.36±0.00b	9.48±0.00g	1.50±0.02a	0.30±0.00c	6.13±0.01a	3.19±0.01a	11.21±0.93a	22.70±3.45a	8.13±1.32a	30.84±4.73a
Napoletano	0	SM	0.36±0.06bc	0.22±0.00e	22.20±0.14c	0.97±0.01c	0.21±0.00i	16.17±0.06a	0.74±0.19e	10.71±1.19a	18.50±1.60a	6.82±1.10a	25.32±2.68a
Napoletano	50	SM	0.30±0.00c	0.29±0.00c	9.29±0.00gh	1.43±0.03b	0.21±0.00i	6.40±0.13a	2.02±0.04c	9.26±1.28a	16.83±1.32a	6.07±0.57a	22.91±1.86a
Napoletano	100	SM	0.30±0.00c	0.30±0.01c	9.14±0.00h	1.44±0.04b	0.26±0.01fg	6.10±0.00a	2.10±0.04bc	10.30±1.32a	20.17±1.86a	7.19±0.88a	27.37±2.73a
Nufar	0	CM	0.36±0.06bc	0.25±0.01d	24.96±0.15a	0.98±0.01c	0.26±0.00g	16.48±0.06a	0.83±0.01e	14.50±1.19a	31.70±1.82a	10.37±0.84a	42.08±3.66a
Nufar	50	CM	0.40±0.00b	0.46±0.01a	19.44±0.11d	0.44±0.01d	0.32±0.01b	12.86±0.09a	1.71±0.07d	13.02±0.99a	28.08±1.81a	8.94±0.66a	37.03±2.46a
Nufar	100	CM	0.50±0.00a	0.37±0.01b	18.85±0.11e	0.45±0.01d	0.44±0.00a	12.60±0.27a	1.74±0.02d	12.33±0.91a	26.08±0.94a	8.51±0.32a	34.60±1.25a
Nufar	0	SM	0.30±0.00c	0.25±0.00d	22.59±0.13b	0.96±0.00c	0.25±0.00h	16.42±0.03a	0.82±0.01e	12.37±1.24a	21.84±4.76a	7.62±1.77a	29.47±6.52a
Nufar	50	SM	0.30±0.00c	0.30±0.01c	18.22±0.12f	0.44±0.02d	0.27±0.00ef	12.55±0.31a	1.76±0.05d	12.22±0.80a	21.73±1.72a	7.44±0.62a	29.17±2.33a
Nufar	100	SM	0.40±0.00b	0.30±0.00c	18.51±0.12f	0.45±0.00d	0.29±0.00d	12.15±0.09a	1.75±0.02d	10.47±0.58a	25.55±1.30a	8.73±0.75a	34.78±2.71a
<i>Nivel de significancia</i>			**	***	***	**	***	<i>ns</i>	***	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

NaCl= Cloruro de sodio (mM), HMA= Hongo micorrízicos arbusculares (CM= Con HMA, SM= Sin HMA) (g), Prolina PA = Prolina en la parte aérea (mg/g), Proteína T PA = Proteína total en la parte aérea (mg/g), Glutación PA = Glutación en la parte aérea (U/mg de proteína), Prolina R= Prolina en la raíz (mg/g), Proteína T R = Proteína total en la raíz (mg/g), Glutación R = Glutación en la raíz (U/mg de proteína), TF: Tasa fotosintética (μmol CO₂m⁻²s⁻¹). Medias con letras distintas en una misma columna difieren estadísticamente (Tukey HSD, *p*=0.05). Nivel de significación: * = *P* ≤ 0.05. ** = *P* ≤ 0.01. *** = *P* ≤ 0.001 (medias ± desviación estandar).

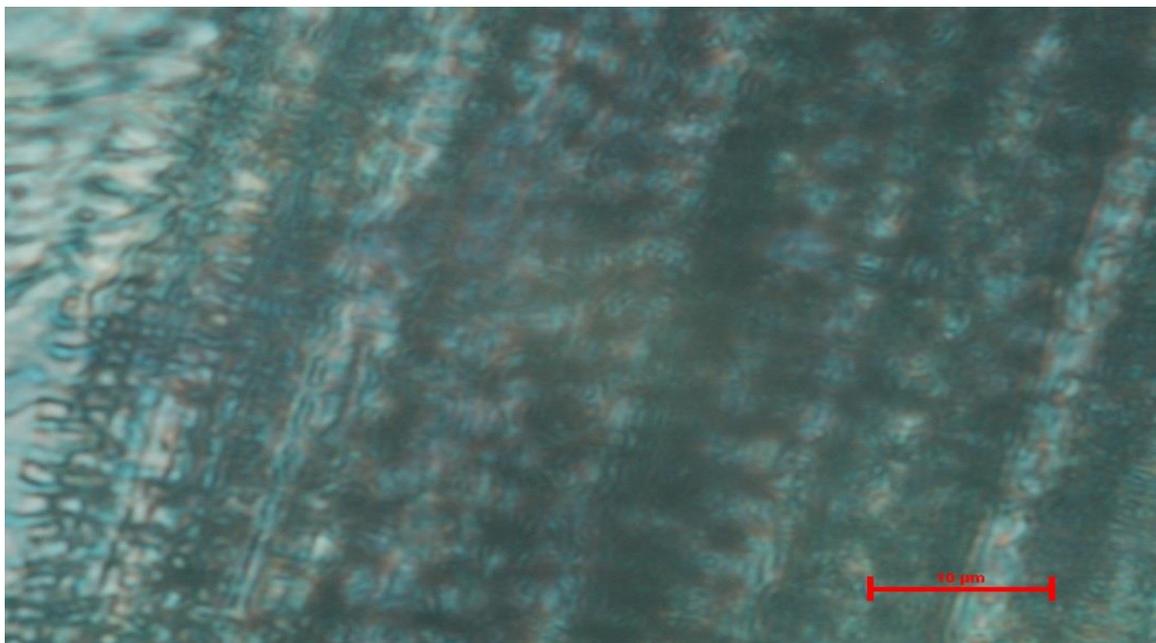


Figura 7. Micrografía de raíces de albahaca inoculadas con *Rhizophagus fasciculatum* (+ AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 2016.

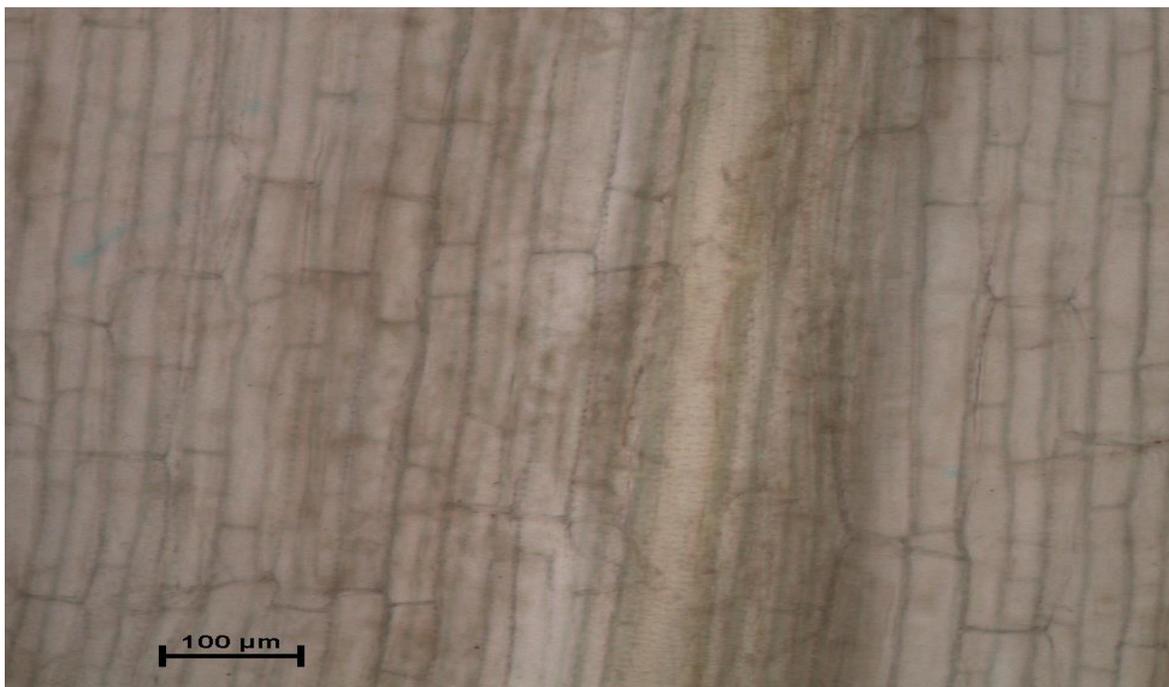


Figura 8. Micrografía de raíces de albahaca sin inocular (- AMF). La Paz, BCS, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

8. DISCUSIÓN

8.1 Efecto de las especies de HMA, *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglomus etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum* como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia

8.1.1 Análisis químico del sustrato e inóculo utilizados

El sustrato contenido en el inóculo que se utilizó en este estudio se caracterizó como apto para el desarrollo de las especies de HMA evaluadas (Swift, 2002) y para albahaca de acuerdo con Castellanos *et al.* (2000). Un aspecto importante al momento de utilizar suelo o sustratos comerciales para estudios con HMA depende del contenido de P^{+3} , ya que éste se relaciona con la colonización radicular por HMA. Si existe un nivel bajo de P^{+3} se reduce el nivel de fosfolípidos en la membrana vegetal que conduce a una exudación radicular mayor lo cual trae como consecuencia una estimulación en la colonización del endófito (Smith y Read, 2008). Desde el punto de vista nutricional, el beneficio mayor de las plantas por la micorrización deriva en un crecimiento superior por un incremento de la absorción de P^{+3} cuando este elemento es limitante en el suelo, mientras que cuando no es limitante, el beneficio es nulo o reducido, según el grado de dependencia micorrízica de la planta. Swift (2002) estiman que los niveles de P^{+3} contenidos en un suelo donde se pretende conocer esencialmente la eficiencia de los HMA deben mantenerse alrededor de 50 ppm, para lo cual insisten en la necesidad de realizar de manera anticipada un análisis del sustrato que se utilizará. Fernández-Martin (2003) reporta que niveles altos de P^{+3} inhiben el proceso simbiótico. En un estudio se evaluó un concentrado de cepas de HMA en diferentes tipos de suelos y encontraron que en los suelos donde el P^{+3} fue inferior de 50 ppm se presentó mayor actividad micorrízica (Fernández *et al.*, 1999).

8.1.2 Tasa y porcentaje de emergencia

Las diferencias mostradas entre las variedades para tasa y porcentaje de emergencia se atribuyen a la respuesta de éstas al estrés salino, porque al incrementarse la concentración de NaCl impide la imbibición correcta y la emergencia se ve inhibida. Gomes-Filho *et al.* (1983) establecen que existe una gran variabilidad entre variedades en respuesta al estrés salino, esta es una característica que desde el punto de vista del mejoramiento genético

debe aprovecharse. Los resultados de este estudio demuestran que la tolerancia de las plántulas al estrés salino por NaCl no solo varía entre especies sino entre variedades de la misma especie y que debe considerarse al momento de realizar estos estudios. De acuerdo con Reyes-Pérez *et al.* (2013) es importante seleccionar y clasificar las variedades de especies de plantas por su tolerancia o sensibilidad a la salinidad en las primeras etapas fenológicas porque una comparación de tolerancia durante la emergencia da pauta para utilizar diferentes criterios y condiciones para efectuar la evaluación de la respuesta de la planta en posteriores etapas fenológicas. Asimismo, es importante considerar que los criterios potenciales y mejores de selección para tolerancia a salinidad son entre otros el porcentaje de emergencia, la sobrevivencia de plántulas y las variables morfométricas (Reyes-Pérez *et al.*, 2013). La disminución de la tasa y porcentaje de emergencia de plántulas conforme las concentraciones de NaCl incrementaron, coincide con los resultados reportados en otras especies de plantas halofitas y glicófitas, en las cuales se encontró una emergencia mayor en los tratamientos de concentración de NaCl menor (Gorai y Neffati, 2007). Resultados similares encontró Batista-Sánchez *et al.* (2015) en tres variedades de albahaca donde la tasa y el porcentaje de emergencia disminuyeron conforme la concentración de NaCl se incrementó. Asimismo, coinciden con lo reportado por González *et al.* (2000) quienes en una investigación con estrés salino (NaCl) en cultivares de *Vigna unguiculata* L., encontraron que a medida que incrementaron las concentraciones de NaCl se redujo la tasa y porcentaje de emergencia de las plántulas, confirmando que el NaCl tiene un efecto adverso en esta etapa fenológica. Uno de los efectos primarios del estrés por NaCl es retardar la emergencia de plántulas (Batista-Sánchez *et al.*, 2015) debido a la inhibición del crecimiento del eje embrionario por un retraso de la movilización de reservas y a los disturbios de la membrana causado por la salinidad, el cual es evidenciado por el incremento de la pérdida de materiales del eje embrionario (Lamz-Piedra *et al.*, 2013; Van, 2015). Según Páres *et al.* (2008) la salinidad reduce el crecimiento al afectar negativamente la germinación y/o la capacidad de emerger de las plántulas. La salinidad es uno de los factores abióticos principales que limitan la germinación y emergencia de las semillas, el efecto más común sobre las plantas es la reducción del desarrollo debido a una disminución del potencial osmótico del medio de crecimiento y, en consecuencia, de su potencial

hídrico, la toxicidad iónica normalmente se asocia con la absorción excesiva de Na^+ y de Cl^- y un desequilibrio nutricional debido a la interferencia de los iones salinos con la absorción de los nutrientes esenciales que requiere la planta (García-Garrido *et al.*, 2009). El hecho de que la tasa y el porcentaje de emergencia de plántulas de albahaca fueron mayores en los tratamientos inoculados con HMA se atribuye a la fertilidad del sustrato del inóculo, pues en esta etapa no se encontró colonización. En estudios realizados por Colla *et al.* (2008) encontraron que el arbusculo, estructura micorrízica que garantiza el intercambio de sustancias esenciales durante la simbiosis, debe estar presente para que la planta obtenga los beneficios del endófito. En el presente estudio no se encontró arbusculo por lo que en esta etapa no hubo beneficio de los HMA en las plántulas. El hecho que la tasa y el porcentaje de emergencia se incrementó en aquellas plántulas cuyas semillas se trataron con el consorcio de HMA, se atribuye a la capacidad de respuesta de cada variedad y no como un producto de la inoculación con los HMA, pues en esta etapa no se encontró colonización en la raíz de las plántulas. Estos resultados coinciden con los reportados por Fernández-Martin (2003) quien indica que los HMA requieren de un periodo considerable para su establecimiento y reconocimiento de las raíces que está en dependencia de la edad del cultivo y del proceso de fotosíntesis. El presente estudio se realizó en la etapa fenológica de emergencia, por lo que indudablemente el tiempo no fue suficiente para que se estableciera una simbiosis micorrízica (Fernández-Martin, 2003), aunque se observó un inicio del proceso con la presencia de micelio vegetativo penetrando en las raíces (Figura. 1). Napoletano mostró valores superiores en la tasa y porcentaje de emergencia en la interacción de los factores, resultado que se relaciona con la capacidad de respuesta de esta variedad a la salinidad, la cual se clasificó previamente como tolerante al NaCl (Batista-Sánchez *et al.*, 2015; Reyes-Pérez *et al.*, 2013a, 2013b, 2013c, 2014). En este estudio, Genovese mostró valores inferiores de tasa y porcentaje de emergencia. Reyes-Pérez *et al.* (2013a) también reportó que la variedad Genovese fue la más sensible al estrés por NaCl.

8.1.3 Variables morfométricas

También las variedades mostraron diferencias en las variables morfométricas con respuesta diferencial a los tratamientos de NaCl y HMA aplicados. La altura de las plántulas fue mayor en Napoletano y Nufar y menor en. La altura de la plántula es el resultado de la asimilación de nutrientes y los procesos de división y elongación celular de manera normal, su respuesta en condiciones de salinidad alude a la tolerancia de la planta ante la interferencia en la nutrición mineral, la toxicidad iónica y a los daños en el aparato fotosintético (Paellob, 2010). La altura de plántula fue mayor en aquellas que procedían de semillas inoculadas con HMA; sin embargo, este resultado pudiera estar relacionado con las características propias de la variedad y no a la inoculación pues en esta etapa no se manifestó el beneficio dado por este simbiote debido a la etapa fenológica del cultivo ya que fue muy poco tiempo para que se estableciera la simbiosis. Las afectaciones en el crecimiento y la acumulación de biomasa en las plantas en condiciones salinas, se mantienen a través de todo su ciclo vegetativo. Sin embargo, se requiere atención especial durante el período inicial de crecimiento de las plántulas, una vez aplicado el estrés abiótico, el cual se caracteriza por las variaciones que ocurren en los procesos del metabolismo de las plántulas (Khaliq *et al.*, 2014). Estos resultados se atribuyen a la restricción en el crecimiento celular que provoca el estrés salino a las plántulas, debido a la interferencia de los iones salinos con la nutrición de las plántulas o a la toxicidad de iones acumulados que conducen a la muerte celular y esto a su vez afecta la biomasa fresca de la raíz (Chávez y Gonzáles, 2009). Argentel *et al.* (2006) en plantas de trigo, encontraron que conforme se incrementaban los niveles de salinidad se redujo la altura de las plántulas, biomasa fresca y la longitud de la raíz, lo cual se atribuye a una disminución del crecimiento celular debido a una sequía fisiológica de la planta y a la interferencia de los iones salinos como son el Na^+ y el Cl^- (Bray *et al.*, 2000). Por su parte, Batista-Sánchez *et al.* (2017) plantean que la biomasa y la altura de la plántula son características importantes para conocer la tolerancia a la salinidad, a su vez la morfometría es uno de los principales factores que influyen en el crecimiento de las plantas. Los resultados del presente estudio muestran como tolerantes a la salinidad en la etapa de emergencia a Napoletano y Genovese como la más sensible. Las disminuciones en la altura de las plántulas es el

resultado de una pérdida de turgencia a nivel celular, provocada por la disminución del potencial osmótico en el medio de crecimiento de los cultivares (Heidari y Jamshid, 2010). Estos daños son el resultado de los trastornos provocados en el metabolismo de las plántulas, principalmente por los cambios en el potencial osmótico del suelo, el desbalance nutricional por la interacción entre los iones tóxicos y los nutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo, así como el estrés oxidativo, inducido a partir de los diferentes efectos por el aumento de las especies reactivas de oxígeno (ERO) en los componentes celulares (Nawaz *et al.*, 2010).

La acumulación de biomasa fresca de parte aérea en estudios relacionados con la salinidad se atribuye al efecto osmótico que resulta de las concentraciones elevadas de sales disueltas que disminuyen el potencial osmótico de la solución del suelo y consecuentemente la disponibilidad del agua para la planta, tal efecto negativo trae como resultados una disminución de la biomasa fresca en las plántulas (Tadeo y Gómez-Cadena, 2008). El hecho que la biomasa fresca de parte aérea fue mayor en 100 mM de NaCl con respecto a 0 mM de NaCl se atribuye a que al analizar por separado el factor NaCl, se consideran los valores de las tres variedades y en este caso los valores de Napoletano fueron superiores para esta variable lo que ocasiona que se incrementen estos valores por ser una variedad tolerante al estrés por NaCl. Esta respuesta también se debe a que la biomasa fresca de parte aérea se considera una variable representativa en los estudios de estrés abiótico, ya que un valor alto de ésta, indica que la planta fue capaz de tolerar el estrés a que fue sometida.

Los resultados del presente estudio en relación a la biomasa fresca de la raíz están en correspondencia con los obtenidos por Meloni (2012) quién reportó en algodón, que a medida que se incrementan los niveles de NaCl, disminuyó el crecimiento de las raíces y de la biomasa fresca. El efecto de la salinidad retarda el crecimiento de las plántulas a través de su efecto sobre varios procesos fisiológicos tales como fotosíntesis, conductividad estomática, ajuste osmótico, absorción de iones, síntesis de ácidos nucleicos, actividad enzimática y balance hormonal; además afecta el proceso de transporte de agua e iones, lo que promueve toxicidad iónica y desbalance nutricional y en consecuencia las variables de

crecimiento como son altura de la planta y biomasa fresca de la raíz son afectadas (Evelin *et al.*, 2012). Uno de los principales efectos fisiológicos que provoca el estrés salino en las plantas es la reducción del crecimiento debido a una disminución en la capacidad de absorber agua por éstas, por lo que la variable altura de las plantas se convierte en un indicador muy importante para evaluar la capacidad de tolerancia de las plantas ante este tipo de estrés (Núñez *et al.*, 2007). Por su parte, Paellob (2010) señala que, a nivel de raíces, las sales alteran la absorción de agua por lo que afectan el crecimiento de estos órganos; disminuye considerablemente la cantidad de pelos adsorbentes, afectando la absorción de agua y nutrientes. Los resultados del presente estudio coinciden con lo reportado por Deinlein *et al.* (2014) quien afirma que la salinidad es un fenómeno que afecta en gran medida el crecimiento de la parte aérea y el desarrollo de las raíces, al restringir la absorción de agua lo cual se relaciona con la disminución del potencial osmótico y a la vez el daño que esto provoca al desarrollo general de las plántulas. La raíz como principal órgano de absorción de agua e iones, tiene gran importancia en la respuesta a corto y largo plazo al estrés salino. En este órgano se sintetiza ácido abscísico (ABA), una de las señales tempranas de estrés capaz de producir cambios fisiológicos locales (conductividad hidráulica) y a distancia (cierre estomático) (Hartung *et al.*, 2002). Las características anatómicas y morfométricas de la raíz tienen gran influencia en la capacidad de adaptación a la salinidad, el efecto de las sales sobre las raíces de las plantas siempre resulta negativo y se expresa en un crecimiento menor de estos órganos y afecta el crecimiento general de la planta al reducir el volumen de suelo que exploran las raíces (Bazzaz y Hossain, 2015). También las sales afectan el crecimiento al alterar la absorción de agua por las raíces, fenómeno que se denomina componente osmótico y es el efecto inicial que reciben las plantas (Núñez-Vázquez *et al.*, 2017).

8.1.4 Variables fúngicas

El número de esporas presente en el inóculo se consideró adecuado (Karen *et al.*, 2018). Respecto a la colonización de raíces por HMA, en este estudio no se presentaron evidencias de la aparición de vesículas, arbusculos y/o hifas cenocíticas (hifas) típicas de los HMA. Lo anterior es probable que se deba a que, en la etapa fenológica de emergencia, no fue

suficiente la edad o el desarrollo de las plántulas para que ocurra el proceso simbiótico entre la planta y el hongo, ya que sino existe exudación radical no hay reconocimiento entre el hongo y las raíces y el proceso se ve limitado por lo que es de gran importancia el estado fenológico en que se encuentre el cultivo (Arriagada *et al.*, 2010). De acuerdo con Fernández-Martin (2003) el proceso simbiótico se inicia a partir de una hifa de penetración, originada desde una espora germinada (propágulo de HMA más resistente), raicilla infectada o segmento de hifa que se encuentran en el suelo o sustrato y activan su crecimiento en condiciones de humedad y temperatura adecuadas o señales químicas favorables. Al hacer contacto con la planta en los pelos absorbentes o células epidérmicas situadas detrás de la región meristemática, se forma una hifa especializada llamada apresorio que funciona como sostén en la fase primaria de penetración a la raíz. Por su parte, Colla *et al.* (2008) mencionan que la colonización fúngica ocurre de manera continua y en dos sentidos, hacia el interior y exterior de la raíz. Una vez dentro de la raíz, se origina una hifa infectiva denominada haustorio, la cual penetra en el interior radical ramificándose intensamente de manera dicotómica para formar el arbusculo, estructura micorrízica que garantiza el intercambio de sustancias esenciales durante la simbiosis y que debe estar presente para que la planta obtenga los beneficios que reporta este endófito. Se sabe que los compuestos exudados por las raíces de las plantas (flavonoides, auxinas, strigolactona) permiten el reconocimiento de los HMA, estimulando la germinación de esporas, el crecimiento y ramificación de las hifas. Para que ocurra este proceso, las plantas realizan el proceso fotosintético del cual la planta utiliza los elementos necesarios para su desarrollo y otros compuestos son desechados por las raíces a través de los exudados radicales (Akiyama *et al.*, 2002), por lo que la diversidad de las plantas y su edad son importantes en este proceso simbiótico (Arriagada *et al.*, 2010).

8.2 Etapa de emergencia utilizando la especie *Rhizophagus fasciculatum* de HMA

8.2.1 Análisis químico del sustrato e inóculo utilizados

El sustrato que contenía el inóculo utilizado mostró una composición química adecuada por lo que se considera apropiado para el desarrollo de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA)

(Swift, 2002). Asimismo, el análisis del sustrato (vermiculita) utilizado en la investigación es ideal para albahaca de acuerdo con Castellanos *et al.* (2000). El análisis del sustrato previo a la siembra es importante cuando se realizan estudios relacionados con los HMA, porque su uso depende del contenido de fósforo que se relaciona con la colonización radicular por HMA. Si existe un nivel alto de P, disminuye el porcentaje de infección micorrízica (Perez *et al.*, 2011). La asociación simbiótica que se establece entre los HMA y la planta hospedera se favorece en concentraciones bajas de P, en tal sentido esta situación proporciona ventajas a las plantas micorrizadas en cuanto a la absorción de agua y nutrientes con respecto a las plantas no micorrizadas, debido a que el micelio externo o hifas extraradicales que producen estos microorganismos, se extiende a una distancia mayor en el suelo permitiéndole a las plántulas mayor absorción de nutrimentos esenciales lo cual le crea condiciones favorable para su desarrollo (Xie *et al.*, 2014). El crecimiento de la planta se presenta debido al aumento en la absorción de P, por la disponibilidad reducida de este elemento, característico en los suelos tropicales; sin embargo, la simbiosis se reduce o inhibe si el nivel de P en el suelo es alto y la raíz de la planta lo absorbe por si misma (Miransari, 2011). Una vez que el hongo establece contacto con las plantas, emite señales que reconoce la planta para que esta no inicie una reacción de defensa (Gadkar, 2001). Adicionalmente, la planta libera compuestos de naturaleza volátil o difusible (exudados) que estimulan el crecimiento de las hifas en diferentes puntos de control mientras se presenta la colonización fúngica (Gadkar, 2001). Estudios con HMA muestran diferencias en cuanto al crecimiento hifal en plantas con ausencia de este elemento, por lo que se recomienda utilizar sustrato donde el contenido de P sea inferior a las 50 ppm (Swift, 2002) para que no se afecte el proceso simbiótico, lo cual resulta acorde con el sustrato utilizado en este estudio, el cual se caracterizó como idóneo para el desarrollo de este microorganismo.

8.2.2 Tasa y porcentaje de emergencia

Los resultados mostrados para tasa de emergencia (TE) se relacionan con las características propias de la variedad Napoletano al estrés salino, porque esta variedad se caracteriza por ser tolerante al estrés salino, mientras que Genovese está clasificada como variedad

sensible (Reyes *et al.*, 2013a; Batista-Sánchez *et al.*, 2015). Uno de los efectos primarios del estrés salino es retardar la emergencia de plántulas (Martínez-Villavicencio *et al.*, 2011). Los resultados de este estudio coinciden con los descritos por Khan *et al.* (2006) quienes reportan una tasa de emergencia mayor en las concentraciones menores de NaCl, la cual disminuyó conforme se incrementaron las concentraciones de NaCl. Este estudio mostró una disminución significativa de TE en las tres variedades conforme se incrementó la concentración salina resultado que se atribuye al efecto perjudicial que provoca la salinidad a los cultivos en etapas tempranas (Tavakkoli *et al.*, 2011). En este estudio se registró mayor TE en las plántulas cuya semilla se inoculó con *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) lo cual se relaciona con las características propias de las variedades al estrés salino y no a la inoculación del HMA, pues en esta etapa fenológica de la albahaca no se encontraron arbusculos, estructura micorrízica que debe estar presente para que la planta obtenga los beneficios que reporta este endófito (Colla *et al.*, 2008); Mata-Fernández *et al.* (2014) mencionan que el efecto más común del estrés salino es la reducción en la capacidad de absorción de agua, lo cual se manifiesta en la capacidad de germinación y emergencia de las plántulas, igualmente retarda el crecimiento de las plántulas, ya que afecta varios procesos fisiológicos tales como el ajuste osmótico, absorción de iones, síntesis de proteína, síntesis de ácido nucleicos, actividad enzimática y balance hormonal; además perjudica el procesos de transporte de agua e iones, lo que promueve toxicidad iónica y desbalance nutricional, efecto que se expresa en la respuesta de las variedades a las diferentes concentraciones de NaCl.

Los resultados del porcentaje de emergencia (PE) mostraron reducción en concentraciones de 100 mM de NaCl, resultado que se atribuye al efecto dañino que causa la salinidad en la emergencia de plántulas sobre todo en etapas tempranas del desarrollo. García y Jáurequi (2008) plantean que la salinidad es uno de los factores abióticos que limitan la germinación, emergencia y crecimiento debido a que la mayoría de las plántulas son sensibles a esta condición. Respecto a la inoculación con *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) mostraron PE mayor las plántulas cuya semilla se inoculó con este microorganismo; sin embargo, este resultado se atribuye mayormente a la tolerancia de las variedades al estrés salino y no

precisamente a la inoculación, pues en el período de evaluación no se encontró colonización radicular. El PE disminuyó al incrementarse las concentraciones de NaCl, resultado que coincide con lo reportado por Pares *et al.* (2008). Napoletano mostró PE mayor ya que se considera una variedad tolerante al estrés salino (Reyes *et al.*, 2013 a, b y c). Las diferencias encontradas en las variedades corroboran que existe una gran variabilidad como respuesta de estas al estrés salino.

8.2.3 Variables morfométricas

La altura de plántula (AP) fue mayor en Napoletano por ser una variedad tolerante a la salinidad; sin embargo se observó que a medida que se incrementaron las concentraciones de NaCl la AP disminuyó, lo cual se relaciona con el efecto del NaCl sobre el crecimiento y producción de los cultivos al reducir el potencial hídrico de la solución del suelo, la disponibilidad de agua, crea un desequilibrio nutritivo dada la concentración elevada de elementos Na^+ y Cl^- que interfieren con la nutrición mineral y el metabolismo celular (Amini *et al.*, 2007). Las afectaciones en el crecimiento de las plántulas en estadios tempranos del desarrollo se explican por una reducción de la absorción de agua en el endospermo, en los ejes embrionarios y una disminución de la traslocación de los carbohidratos hacia estos ejes o por la inhibición de los procesos de división, alargamiento y diferenciación celular asociado al déficit hídrico o al efecto tóxico de los iones salinos (Argentel *et al.*, 2006). Las plántulas de semilla inoculada con *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) mostraron AP mayor, que se atribuye a la tolerancia de las variedades al estrés y no a la inoculación, ya que en esta etapa no hubo desarrollo en el proceso simbiótico debido a la edad del cultivo (Rivera *et al.*, 2003). El hecho de que la AP disminuyó conforme las concentraciones de NaCl incrementaron se debe a que las sales afectan el crecimiento al alterar la absorción de agua por las raíces, fenómeno que se denomina componente osmótico. (López-Sánchez *et al.*, 2018). Resultados similares encontró Batista-Sánchez *et al.* (2017) en plántulas de albahaca que disminuyeron su altura conforme los niveles de NaCl incrementaron.

La longitud de raíz (LR) se afectó por el estrés salino, debido a que es el primer órgano que hace contacto con el medio salino y en las plantas C3 y C4, afecta de muchas formas el

crecimiento radical, al reducir el alargamiento de las células corticales, epidérmicas y la longitud radical, causa cambios estructurales en las células meristemáticas e induce cambios estructurales en las raíces y escape de iones, lo cual se correlaciona con alteraciones de las membranas celulares (Munns y Gilliam, 2015). Los resultados de esta investigación coinciden con lo afirmado por Hasegawa *et al.* (2000) quienes mencionan que, como resultado del estrés osmótico causado por salinidad, las plantas responden con amplio rango de respuestas fisiológicas a nivel molecular y celular, incluyendo cambios en el desarrollo y morfología de las plantas como incremento o disminución en el crecimiento de las raíces y cambios en el ciclo de vida. Es importante destacar que el funcionamiento normal de una planta se determina por la proporción de distintos aniones y cationes en la solución nutritiva; ya que tanto el crecimiento de los órganos aéreos de las plantas como el desarrollo del sistema radicular dependen del equilibrio fisiológico de la solución nutritiva (Orosco-Alcalá *et al.*, 2018) Cuando no existe esta relación nutrimental debido a efectos osmóticos ocasionados por salinidad, el desarrollo de la planta en general disminuye, y este se acentúa cuando la salinidad se incrementa (Goykovic y Saavedra, 2007). En estudios con albahaca, el efecto de las sales en raíces disminuyó el crecimiento de éstas, reduciendo también el crecimiento general de la planta (Agüero-Fernández *et al.*, 2016). Especies como *Oryza sativa* L. también es afectado al reducir 50% el crecimiento de la raíz en condiciones elevadas de salinidad (Morales *et al.*, 2006) y en *Phaseolus acutifolius* la salinidad redujo de 41 a 62 % el sistema radical en concentraciones de 60 y 90 mM de NaCl (Bahena *et al.*, 2008). Los resultados del presente estudio coinciden con lo señalado por Páres y Basso (2013), quienes encontraron al estudiar el efecto del NaCl en el crecimiento y estado nutricional de plantas de papaya (*Carica papaya* L.) que a mayores niveles de NaCl se presentó mayor afectación negativa en el crecimiento de las plantas debido al efecto negativo de la salinidad en el desarrollo de los cultivos.

Respecto a la biomasa fresca de parte aérea (BFPA) estudios señalan que la adaptación de una planta a las condiciones salinas depende de la activación de múltiples mecanismos que se manifiestan macroscópicamente como un crecimiento menor, modificación de la relación parte aérea/raíz, limitación de la expansión foliar (biomasa fresca) y son

consecuencia de cambios bioquímicos como el incremento de la síntesis de ácido abscísico y solutos osmoprotectores, fisiológicos como la alteración de la permeabilidad de la membrana, los iones y el agua, disminución de transpiración y fotosíntesis, entre otros (Chávez y González, 2009). La respuesta de la BFPA en este estudio se relaciona con el efecto que provoca el estrés por salinidad lo cual se manifiesta en una acumulación menor de biomasa fresca y seca en las plántulas sometidas al estrés por NaCl, debido al efecto que resulta de la concentración elevada de sales disueltas que disminuyen el potencial osmótico de la solución y consecuentemente la disponibilidad del agua para las plantas (Tadeo y Gómez, 2008). Otros estudios atribuyen este efecto al impacto del estrés salino en el crecimiento y al efecto del estrés osmótico en la zona radicular de las plántulas lo cual trae consigo una reducción del peso del vástago que coincide con una reducción de la biomasa fresca (Urrestarazu, 2004).

La biomasa seca de parte aérea (BSPA) fue mayor en Napoletano en 100 mM y con HMA, lo cual se atribuye a la capacidad de tolerancia de esta variedad a la salinidad (Reyes *et al.*, 2013a). Sin embargo, las otras variedades disminuyeron la BSPA conforme las concentraciones de NaCl aumentaron. Este resultado coincide con lo reportado por Pares *et al.* (2008) quienes mencionan que la salinidad retarda el crecimiento de las plantas influyendo en varios procesos fisiológicos como fotosíntesis, ajuste osmótico, absorción de iones; en consecuencia, las variables del crecimiento como materia seca, altura de las plántulas, entre otras, son severamente afectadas. Asimismo, estudios realizados por Posada *et al.* (2006) al evaluar el efecto del NaCl en la distribución de materia seca de *Furcraea sp. Vent* utilizando concentraciones de 0, 20, 40, 60 y 80 mM de NaCl encontraron que el NaCl en los sustratos, redujo la cantidad de biomasa seca en las plantas, en el orden de 16.8, 17, 29.8 y 41.7%, para los niveles de 20, 40, 60 y 80 mM de NaCl, respectivamente, en comparación con las plantas control.

La reducción de la biomasa fresca de raíz (BFR) de plántulas conforme se incrementan los niveles de salinidad, se ha evidenciado en otros estudios que indican que la reducción del rendimiento de cultivares de *Chloris gayana* sometidos a estrés por salinidad se explican por disminución en la germinación y el peso seco del tallo y la raíz, así como aumento de la

relación vástago/raíz (Céccoli *et al.*, 2011), por lo que BFR se convierte en un indicador importante a evaluar en estudios donde se aplique estrés salino. En presencia de sales, los niveles elevados de Na^+ y Cl^- en la planta causan la muerte prematura de tejidos jóvenes y producen clorosis marginal en las hojas, lo cual modifica el área fotosintética activa de las plántulas, el crecimiento del vástago y la raíz y el contenido de iones en la planta (Rodríguez, 2006). Por su parte, Batista-Sánchez *et al.* (2015) reporta que la BFR en plantas de albahaca se reduce conforme las concentraciones de NaCl incrementan. La disminución de la biomasa fresca y seca tanto de parte aérea como de raíz se atribuye al efecto de la concentración de sales disueltas que disminuyen el potencial osmótico de la solución y consecuentemente la disponibilidad de agua para la planta (Khaliq *et al.*, 2014). Los resultados de este estudio mostraron que el estrés salino limitó la absorción de agua por las raíces, ocasionando cambios similares a los que ocurren ante un estrés hídrico, como la reducción inmediata de la velocidad de crecimiento de sistema radicular (Deinlein *et al.*, 2014). Las afectaciones en el crecimiento y la acumulación de biomasa en las plantas en condiciones salinas, se mantienen a través de todo su ciclo vegetativo; sin embargo, se requiere atención especial durante el período inicial de crecimiento de las plántulas, una vez aplicado el estrés abiótico, el cual se caracteriza por las variaciones que ocurren en los procesos del metabolismo de las plantas (Khaliq *et al.*, 2014). La acumulación de biomasa seca se utiliza ampliamente como una medida de crecimiento de la planta, porque expresa un balance entre la producción total de fotoasimilados y la respiración. Según Shani y Ben-Gal (2005) esta reducción como consecuencia de la salinidad se asocia con disminuciones equivalentes en la absorción de agua debida a un efecto osmótico. Estudios relacionados con la biomasa seca de raíz (BSR) de *Chloris gayana* en condiciones de salinidad (0, 100 y 200 mM de NaCl) disminuyó en un 43% en concentraciones de 200 mM de NaCl respecto al control (Céccoli *et al.*, 2011). Los valores de Biomasa seca en raíz obtenida en los tratamientos salinos en este estudio se atribuyen a la restricción en el crecimiento celular que provoca el estrés salino en las plántulas, debido a un estrés fisiológico, a la interferencia de los iones salinos con la nutrición de las mismas y a la toxicidad de iones acumulados que conducen a la muerte celular que a su vez afecta la biomasa seca de la raíz (Chávez y Gonzáles, 2009). Otros estudios demuestran que el desarrollo de las raíces y

otras variables del crecimiento como la biomasa seca, longitud de células corticales y el área superficial y radical de *O. ficus-indica* disminuyen al aumentar la salinidad (Murillo-Amador *et al.*, 2001). Según Suwa *et al.* (2006) mostraron que tratamiento con concentraciones crecientes de NaCl disminuyeron el crecimiento de las plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* SR1) y con ello la acumulación de biomasa seca.

8.2.4 Variables fúngicas

Se consideró adecuado el número de esporas presente en el inóculo utilizado para este estudio (Hernández-Acosta *et al.*, 2018). Respecto a la colonización de raíces por HMA, en este estudio no se presentaron evidencias de la aparición de vesículas, arbusculos y/o hifas cenocíticas (hifas) típicas de los HMA. Lo anterior es probable que se deba a que, en la etapa fenológica de emergencia, no fue suficiente la edad o el desarrollo de las plántulas para que ocurra el proceso simbiótico entre la planta y el hongo (Rivera *et al.*, 2003), pero si se observó micelio vegetativo de HMA en contacto con las raíces de las plántulas de albahaca (Figura. 3). Los testigos sin inocular no presentaron evidencia de colonización esto se debe a las condiciones que se trabajo ya que se utilizó sustrato con previa esterilización (Figura. 4).

8.3 Efecto de *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento vegetativo inicial

8.3.1 Análisis químico del sustrato

La calidad del sustrato elegido es el principal factor del cuál depende el éxito de un cultivo. Los sustratos empleados para el cultivo de plantas en maceta tienen una composición muy variable, desde suelo mineral u otros componentes inorgánicos, hasta materiales orgánicos naturales o sintéticos; comúnmente se usan mezclas de ambos tipos de ingredientes, en proporciones variable pero cuando se van a utilizar en estudio con HMA se debe ser muy cuidadoso al momento de escoger el sustrato (Callejas-Ruíz *et al.*, 2009). El sustrato (vermiculita) utilizado en la investigación es ideal para albahaca de acuerdo con Castellanos *et al.* (2000).

8.3.2 Variables morfométricas

La altura de las plantas fue mayor en Nufar, seguido por Napoletano y por último Genovese. Tal resultado pudiera estar relacionado con la capacidad de respuesta de estas variedades al estrés y a la inoculación con HMA. Las plantas inoculadas mostraron altura mayor aún cuando las concentraciones de sales estuvieron en 100 mM de NaCl. Está bien documentado que los HMA estimulan mecanismos fisiológicos que incrementan la tolerancia de las plantas y tienen el potencial de mejorar su crecimiento en condiciones ambientales normales y de estrés inducido (Abd-Allah *et al.*, 2015a, b; Hameed *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2014). Las plantas colonizadas con HMA presentan en general un crecimiento y vigor mayor (Ahanger *et al.*, 2014; Abd-Allah *et al.*, 2015a), lo cual está estrechamente relacionado con los cambios morfométricos, nutricionales y fisiológicos inducidos en las plantas colonizadas, que contribuyen a incrementar su resistencia a las tensiones abióticas. Los HMA modifican la raíz, permitiendo un alcance mayor al agua y a elementos esenciales que se encuentran en el suelo y son vitales para el buen desarrollo de los cultivos, superando a las plantas no micorrizadas en condiciones de estrés (Alqarawi *et al.*, 2014).

Mujica y Fuentes (2012) inocularon plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) sometidas a estrés salino, utilizando la especie *Glomus cubense*, observando incrementos en altura de las plantas, número de flores, número de frutos y rendimiento (t ha^{-1}), aun cuando el estudio se realizó fuera de época y en condiciones de estrés por NaCl. Por su parte, Navarro *et al.* (2012) estudiaron el efecto de la conductividad eléctrica (CE) (1, 3, y 6 dS m^{-1}) sobre variables de respuesta del crecimiento, calidad de las plantas y absorción de iones en clavel cultivado en maceta, e inoculado con diferentes cepas de HMA (*Glomus intraradices*, *GII* y *GIII*). Las plantas crecieron en un sustrato comercial (turba) y los resultados mostraron que la halotolerancia se incrementó cuando las raíces se colonizaron con *G. intraradices*. Estos resultados mostraron que los usos de los HMA inducen un efecto benéfico en el crecimiento de las plantas, número y tamaño de las flores, hojas y concluyen que es muy efectivo el uso de micorrizas para mitigar el estrés salino por NaCl en clavel.

Estudios similares encontró Khalil (2013) al evaluar la eficiencia de los hongos micorrízicos arbusculares especie *Rhizophagus intraradices* en tres portainjertos de *Vitis vinífera* L. (*Dogridge, 1103 Paulsen y armonía*) como mitigador del estrés salino, se regaron a tres concentraciones de NaCl (0.65, 1.56 y 4.68 dS m⁻¹). Las variables evaluadas fueron, altura de planta, diámetro del tallo, área foliar, número de hojas totales/planta y el peso seco total. El resultado mostró que los tratamientos inoculados con HMA tenían parámetros de crecimiento significativamente mayores en comparación con los no inoculados. Los resultados muestran que la longitud de la raíz se incrementó lo cual pudiera estar relacionado con los mecanismos de acción de estos microorganismos para mitigar el estrés salino al mejorar la absorción y captación de nutrientes (Evelin *et al.*, 2012). Estudios realizados por Vega *et al.* (2000) muestran que en plantas de tomate inoculadas con el HMA especie *G. fasciculatum*, la longitud de la raíz fue superior respecto a las plantas testigo sin inocular, lo cual esta en correspondencia con lo obtenido en este estudio donde el sistema radical de las plantas se estimuló por la acción de los HMA. Uno de los beneficios reportado por los HMA esta dado por el abundante micelio intra y extrarradical que desarrollan las plantas inoculadas.

En este estudio se observó una tendencia a disminuir los valores de BFPA, conforme se incrementaron las concentraciones de NaCl. Sin embargo, a pesar de este resultado se observó una respuesta favorable de la variedad Nufar que pudiera estar relacionada con las características propias de esta variedad, por la capacidad de respuesta ante el estrés por NaCl, pero también se hizo evidente un efecto favorable, asociado a la inoculación con HMA y su acción atenuante del estrés por NaCl. Se considera que, en suelos salinos, los HMA mejoran el suministro de nutrientes minerales a las plantas, especialmente el suministro de fósforo que es precipitado por iones como Ca²⁺, Mg²⁺ y Zn²⁺ (Porras-Soriano *et al.*, 2009). Además, se ha reportado un efecto nutricional, debido a que los HMA benefician procesos fisiológicos como la capacidad de absorción de agua por las plantas, al incrementar la conductividad hídrica de las raíces y favorecer la adaptación del balance osmótico y la composición de carbohidratos (Sharifia *et al.*, 2007). De esta manera, los resultados del estudio confirman que los HMA atenúan los efectos adversos del exceso de

sal acumulada en las raíces (Giri y Mukerji, 2004). Esta bien documentado que la salinidad afecta el desarrollo normal de los cultivos (Fatma *et al.*, 2014) y en tal sentido, esto pudiera relacionarse con el efecto osmótico que presentan las plantas en condiciones de estrés salino, que va desde una reducción en el crecimiento debida a una alteración de procesos fisiológicos como la fotosíntesis, la actividad enzimática y la homeostasis iónica, hasta la muerte de las plantas (Porcel *et al.*, 2012; Fatma *et al.*, 2014). En este estudio se observó una respuesta favorable en albahaca variedad Nufar, corroborando que la inoculación con HMA es una variante eficiente para mitigar los efectos causados por la salinidad en los cultivos, resultado que está en correspondencia con la eficiencia de los HMA para mitigar el estrés salino. Qiang-Sheng *et al.* (2010) realizaron un estudio para determinar el efecto de las micorrizas arbusculares (AM) *Glomus mosseae* y *Glomus vesiforme* en *Poncirus trifoliata* en condiciones de estrés salino por NaCl (0 y 100 mM de NaCl), observando valores mayores en las variables del crecimiento en las plantas inoculadas con HMA, respecto al testigo sin inocular.

La biomasa seca parte aérea mostró una respuesta positiva en Nufar con respecto a Napoletano y Genovese. Este resultado pudiera estar en correspondencia con la capacidad de respuesta de esta variedad al estrés salino y al efecto sinérgico de la inoculación con HMA, ya que se ha reportado por autores como Mendes *et al.* (2016), la acción benéfica de los hongos micorrízicos para mitigar el estrés salino en plantas. Harris *et al.* (2011) evaluaron el efecto de un inóculo mixto y un consorcio de siete especies de HMA nativas del Desierto Sonorense asociados con *Cucurbita pepo* var. *Pepo* cultivado en condiciones de sequía, salinidad alta y baja. Sus resultados mostraron que las variables de respuesta evaluadas, tales como peso seco del vástago y la raíz, porcentaje de humedad foliar, potencial hídrico y osmótico y porcentaje de colonización radicular, se incrementaron con el inóculo mixto de cepas nativas de HMA, disminuyendo el estrés fisiológico en *Cucurbita pepo* var. *pepo* causado por la sequía y la salinidad. Los autores concluyeron que la inoculación con los HMA es una alternativa eficiente como agentes mitigadores del estrés salino en este cultivo, lo cual confirma los resultados del presente estudio con albahaca. Este resultado confirma el efecto benéfico de HMA en la mitigación del estrés salino.

Sinclair *et al.* (2014) realizaron un estudio para determinar el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares *Funneliformis caledonius*, *Funneliformis mosseae* y *Rhizophagus irregularis* en la fresa (*Fragaria ananassa Duch*), variedades *Albion*, *Charlotte* y *Marina*, en cuatro condiciones salinas (0, 50, 100 y 200 mM de NaCl). Estos autores observaron que la biomasa vegetal de las plantas de fresa disminuyó con el aumento de la salinidad. Las variedades de fresa evaluadas respondieron de manera diferente, tanto a la inoculación con HMA como a los niveles de salinidad, pero invariablemente, las plantas inoculadas presentaron valores superiores en las variables de respuesta evaluadas, biomasa aérea, longitud de raíces, biomasa de la raíz con respecto al grupo testigo sin inocular.

La biomasa fresca de la raíz resultó ser mayor en Nufar en 0 mM de NaCl con HMA. Este resultado pudiera atribuirse al efecto que ocasionan los HMA a los cultivos se ha demostrado que la colonización micorrízica en las raíces produce un efecto beneficioso en las relaciones hídricas de las plantas lo cual se manifiesta a través de una conductividad hídrica mayor de la raíces por unidad de masa seca lo cual favorece considerablemente la conductividad estomática y por lo tanto una tasa fotosintética mayor lo cual se manifiesta en un crecimiento mayor en biomasa seca parte aérea y raíz de las plantas y especialmente en el área foliar (Dell' Amico *et al.*, 2002).

Los valores relacionados con la biomasa seca de la raíz están en correspondencia con el efecto que causó la inoculación de los HMA en albahaca lo cual se debe al incremento de la absorción de nutrientes y agua aún en tensiones abióticas causadas por el estrés salino (Zuccarini y Okurowska, 2008). Los mecanismos diferentes utilizados por los HMA para mejorar la tolerancia al estrés salino de la planta huésped incluyen mejorar la absorción de nutrientes, especialmente de P (Evelin *et al.*, 2009), reduciendo la captación de sodio y cloro y afectando su movimiento a las partes aéreas de la planta (Al-Karaki, 2006), aumentando la captación de agua (Ruiz-Lozano y Azcón, 2000), manteniendo el equilibrio iónico para mejorar la absorción de nutrientes y estimular la captación selectiva (Evelin *et al.*, 2012), aumentando la síntesis y la eficacia de algunas enzimas (Wu *et al.*, 2010) y el aumento de la capacidad de producir y acumular prolina en tejidos de las plantas simbiotes (Ibrahim *et al.*, 2011). Otros mecanismos de los HMA ayudan a las plantas a

ajustar su estado osmótico (ajuste osmótico), que ayudan a mantener la presión de turgencia en las hojas en buen estado, mejora el equilibrio entre la fotosíntesis y transpiración y la eficiencia en el uso del agua y conductividad estomática en las plantas huésped (Auge' *et al.*, 2008). Además, los HMA estimulan los procesos fisiológicos de la planta huésped tales como capacidad de absorción de agua a través del aumento de la conductividad raíces y regulando el estado osmótico, así como la síntesis de carbohidratos (Núñez-Vázquez *et al.*, 2017)

El área foliar es importante porque un valor alto expresa un funcionamiento fisiológico adecuado de las plantas. En este estudio, el área foliar se estimuló por la capacidad de respuesta de Nufar a la salinidad y a la inoculación con HMA. En este sentido, los HMA se caracterizan por estimular diversos mecanismos fisiológicos de las plantas para mitigar los daños causado por el estrés salino (Daei *et al.*, 2009). Los hongos micorrízicos arbusculares han sido estudiados por su capacidad para disminuir los efectos de la salinidad, y se ha informado que la simbiosis que se establece con la planta huésped ayuda aliviar los efectos que causa la salinidad. Esto ha sido comprobado en estudios realizados en plantas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) y de maíz (*Zea mays* L.) (Aroca *et al.*, 2013), donde los resultados revelaron un efecto mitigador de la salinidad, asociado a la inoculación de HMA, para las condiciones del estudio. Este resultado pudiera justificarse por la acción de los HMA, las asociaciones con los hongos micorrízicos arbusculares mejoran el crecimiento de las plantas huésped mejorando las características del suelo rizosférico (Ahanger *et al.* 2014; Hodge y Storer 2015) y mediante la mejora en la movilización y la adopción de varios elementos mediante la modificación de la arquitectura de las raíces (Ahanger *et al.*, 2014; Hameed *et al.*, 2014; Hodge y Storer, 2015; Wu *et al.*, 2010).

8.3.3 Variables hídricas

Los valores de potencial hídrico en este estudio estuvieron en todos los casos mayores en la variedad Nufar en 0 mM de NaCl y con HMA. Las micorrizas arbusculares mejoran el desarrollo de las plantas, benefician la estructura del suelo (Al-Khaliel, 2010) lo cual se relaciona con varios procesos fisiológicos en plantas huésped. Un aspecto importante de los HMA está dado por el efecto benéfico sobre los agregados del suelo mejorando así la

retención de humedad lo cual se manifiesta en un aumento en el potencial hídrico del suelo mismo que favorece la absorción de agua y nutrientes para las plantas mediante la conductividad de las raíces (Perez *et al.*, 2014). Estos cambios estimulan el crecimiento de las plantas, la conductividad hidráulica y posteriormente disminuye el efecto de iones tóxico inducido por la salinidad (Medina-García, 2016). El resultado obtenido en este estudio pudiera relacionarse con el efecto que causa la inoculación con HMA, ya que los hongos micorrízicos realizan diversas e importantes funciones en su asociación con las plantas. Esto incluye un aprovechamiento más eficiente de los nutrientes en la zona radical, a partir de un aumento en el volumen de suelo explorado, una resistencia mayor a las toxinas, incremento de la translocación y solubilización de elementos esenciales, y un aumento de la tolerancia a condiciones abióticas adversas como sequía y salinidad, entre otras (Evelin *et al.*, 2013).

El contenido relativo de agua mostró una respuesta favorable en Nufar en 0 mM de NaCl y con HMA. Los estudios ecofisiológicos de la función de la simbiosis micorrízica arbuscular en la protección de las plantas respecto a la sequía y salinidad, demuestran que la simbiosis que se establece entre el hongo y la planta hospedera origina una alteración de la tasa de movimiento de agua dentro y hacia fuera de las plantas hospederas, con efectos sobre las relaciones hídricas y la fisiología de las plantas Pérez y Peroza (2013). Por lo tanto, se acepta que la simbiosis micorrízica arbuscular protege a la planta hospedera frente al déficit hídrico a través de una combinación de efectos físicos, nutritivos y celulares (Ruiz-Lozano y Aroca, 2010). Los HMA incrementan el área de contacto de la raíz con el suelo, asegurando la continuidad entre la superficie absorbente radicular y la solución del suelo, optimizando la interacción del suelo con las raíces (Jurkiewics *et al.*, 2010). Los HMA se caracterizan por desarrollar una estructura en forma de un diminuto arbolillo en las células del parénquima radical, una estructura llamada “arbúsculo”, que es el sitio de intercambio entre la planta y el hongo. Además, el sistema micorrízico está formado por un conjunto de hifas (micelio) que están conectadas con el tejido de la raíz y que salen de ella ramificándose en el suelo. El micelio que se encuentra en el suelo forma una red de hifas capaces de interconectar a las raíces y de permitir el flujo de agua y nutrimentos entre ellas (Hajiboland *et al.*, 2010).

8.3.4 Variables fúngicas

El número de esporas presente en el inóculo fue adecuado para que se estableciera la simbiosis micorrízica, resultados similares encontró Gloria *et al.* (2010) al seleccionar cepas de hongos micorrízicos arbusculares más efectivas para la *canavalia ensiformis* cultivada en suelo ferralítico rojo los tratamientos consistieron en sembrar dos semillas de *Canavalia ensiformis* por maceta y añadir 10 g de inóculo certificado (25 esporas de HMA por g⁻¹ de inóculo), obteniéndose los mejores resultados en los tratamientos inoculados con respecto al testigo sin inocular. El porcentaje de colonización observado en el tejido radicular de albahaca mostró nulo porcentaje de colonización en los tratamientos sin inocular. En este estudio se observó una colonización autentica en los tratamientos inoculados; sin embargo, hubo disminución en el porcentaje de colonización pese al incremento de la concentración de NaCl. Este resultado no afectó el beneficio reportado por este endófito en albahaca, lo cual es evidenciado por los valores en las variables evaluadas, con valores superiores obtenidos en las plantas inoculadas con HMA. El porcentaje de colonización es una variable de gran representatividad en la funcionalidad de la simbiosis micorrízica arbuscular (Rivera *et al.*, 2003). El hecho que este microorganismo inoculado haya sobrevivido, adaptado y establecido en un habitat diferente, indica que fueron influidos favorablemente por el ambiente de la rizósfera y las condiciones del sustrato donde se estableció la especie vegetal en estudio. La literatura sobre la simbiosis micorrízica arbuscular muestra que no existe un valor umbral de colonización de las raíces para que se produzca la mejora del crecimiento vegetal. Esto depende más bien de las especies vegetales y fúngicas que participan en la simbiosis y de las condiciones específicas del cultivo. Sin embargo, generalmente se asume que una tasa mayor de colonización de las raíces por el hongo mejorará los efectos de HMA sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas (Seema y Garampalli, 2015).

Los resultados de este estudio indican que las plantas inoculadas con HMA tuvo una respuesta superior a los controles, siendo más efectivo en estas condiciones, al lograrse incrementos significativos en las variables morfofisiológicas evaluadas. Tal resultado se relaciona con el grado de infectividad y efectividad de esta especie de hongo en la zona rizosférica de las plántulas de albahaca cultivadas en estas condiciones.

8.3.5 Variable fisiológica

La tasa fotosintética fue mayor en Nufar y Napoletano aún en condiciones de NaCl, tal resultado se debe a las características propia de estas variedades y a la inoculación con HMA. Hubo una tendencia a disminuir la fotosíntesis al aumentar las concentraciones salinas esto se debe al daño que ocasiona la salinidad al proceso; sin embargo, la respuesta fue más representativa cuando se inoculó con HMA. Una observación general es que la simbiosis resulta benéfica en la toma de nutrientes, acumulación de compuestos osmoreguladores, aumento de la tasa fotosintética y en la eficiencia del uso de agua (Porcel *et al.*, 2012), sugiriendo una combinación de efectos fisiológicos, moleculares y bioquímicos para mejorar el estado fisiológico de las plantas (Sheng *et al.*, 2008). La salinidad afecta el proceso de la fotosíntesis, propiciando una disminución parámetros de crecimiento en plantas (Perez *et al.*, 2014). Principalmente en las enzimas relacionadas con la síntesis de pigmentos fotosintéticos, así como con la absorción de nutrientes esenciales para la clorofila. Algunos estudios han observado que al inocular plantas con cepas de HMA, se presentan mejoras en procesos fisiológicos como la actividad fotosintética y un incremento en el uso eficiente del agua (Hajiboland *et al.*, 2010). Un estudio sobre el efecto de los HMA en la tolerancia a salinidad en maíz mostró una mejora en la actividad fotosintética de las hojas; esto debido a una capacidad de intercambio de gases mejor (Sheng *et al.*, 2008). Resultados similares reportaron Zuccarini y Okurowska (2008) en plantas de albahaca. Las plantas inoculadas con HMA generalmente muestran habilidad para la absorción de nutrientes y la tolerancia a estrés biótico y abiótico (Pozo *et al.*, 2015). En la mayoría de los casos estudiados, la simbiosis fúngica alivia el estrés hídrico y el causado por salinidad, aumentando la tolerancia de las plantas a la sequía (Augé *et al.*, 2015). Uno de los mecanismos de regulación del estrés en plantas es la osmoregulación; este proceso les permite mantener la turgencia celular, así como procesos celulares como el control de los estomas y la fotosíntesis. Para lograrlo, las plantas sintetizan solutos orgánicos como prolina, pinitol o el manitol entre otros (Colmer y Flowers, 2008); estos funcionan como osmoprotectores, expulsando radicales libres y protegiendo estructuras sub-celulares del daño por salinidad. La colonización por hongos micorrízicos ha demostrado que puede prevenir la translocación de iones Na^+ hacia las partes aéreas,

además de aumentar la absorción radicular de iones K^+ , manteniendo así un ratio alto K^+ , Na^+ y el equilibrio osmótico, protegiendo los procesos enzimáticos (Talaat y Shawky, 2011). De acuerdo con Taiz y Zeiger (2006) cuando las plantas están expuestas al estrés hídrico o salino, la tasa fotosintética disminuye, principalmente debido a una reducción en las estomas y, en consecuencia, la entrada de CO_2 , de este modo reduciendo la producción de fotoasimilados. El uso de agua salina para riego, promueve la acumulación de sales en el perfil del suelo; sin embargo, cuando se aplica un volumen de agua superior a la recomendada, existe una reducción en la acumulación de sal en la capa superficial, lo que resulta en una distribución mejor de sales en el perfil (Assis *et al.*, 2007). Estudios realizados por Elhindi *et al.* (2017) en albahaca en condiciones de estrés salino, con una CE de 5 dS m^{-1} y 10 dS m^{-1} , se registró un incremento en las variables de crecimiento, contenido de clorofila, intercambio de gases, eficiencia fotosintética, contenido de prolina, uso eficiente del agua y absorción de nutrientes en las plantas de albahaca micorrizadas con el HMA *Glomus desertícola*, lo cual propicio un mayor crecimiento, vigor y productividad general del cultivo.

8.4 *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en el crecimiento, morfometría, mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva

8.4.1 Análisis químico del sustrato

Se encontró que el tipo de suelo o sustrato y presumiblemente su fertilidad asociada, determinan el comportamiento y funcionamiento micorrízico. En este sentido es de destacar que el análisis previo del sustrato a utilizar reviste gran importancia. En este estudio el sustrato (vermiculita) utilizado en la investigación es ideal para un mejor funcionamiento de la simbiosis entre el hongo y la planta hospedera (albahaca) de acuerdo con Rivera *et al.* (2016).

8.4.2 Variables morfométricas

La salinidad se considera uno de los principales estreses abiótico que causa disminución en la producción y el rendimiento de los cultivos (Munns y Gilliam, 2015). Tal planteamiento se debe a que la salinidad de los suelos, que provoca directa o indirectamente,

desequilibrios fisiológicos en las plantas (Marinoni *et al.*, 2017) y esto a su vez se manifiesta en una disminución de los valores de variables importantes que reflejan el crecimiento y desarrollo de un cultivo. En este estudio, la altura de las plantas en la etapa productiva disminuyó conforme las concentraciones de NaCl se incrementaron; sin embargo, las plantas inoculadas mostraron altura mayor en comparación con las no inoculadas. La salinidad no solo reduce el rendimiento de los cultivos, sino que también altera el equilibrio ecológico del área (Aggarwal *et al.*, 2012). Los hongos micorrízicos arbusculares actúan como reguladores del crecimiento y mitigan los efectos nocivos de plantas expuestas al estrés salino. Las plantas que crecen en los campos están rodeadas por diversos microorganismos como bacterias y hongos que ayudan y mejoran el crecimiento de la planta y rendimiento en diversas condiciones de estrés (Ávila-Peralta *et al.*, 2015). Para enfrentar el estrés, los hongos micorrízicos normalizan el mecanismo de absorción en las plantas mediante el suministro de nutrientes esenciales. De esta forma, la planta recupera la maquinaria del balance de agua, mejorando su capacidad de tolerancia y, por lo tanto, soportar el estrés salino (Porcel *et al.* 2012). En tal sentido, se obtuvieron incrementos en indicadores de crecimiento y desarrollo al evaluar el efecto de la inoculación de la cepa *Glomus cubense* en *Brachiaria decumbens* y *Panicum maximum* (Prieto *et al.*, 2011). Resultados similares encontró Hashem *et al.* (2016) en soya donde la inoculación con HMA estimuló el crecimiento, mitigó el daño a la membrana inducido por la sal, tales resultados indican que HMA mejora el rendimiento simbiótico de los genotipos de soya independientemente de estar sometida a estrés salino. Por otra parte, Khalid *et al.* (2017) reportan en plantas de albahaca que la inoculación de micorrizas aumentó significativamente el contenido de clorofila y la eficiencia de uso de agua. Las plantas de albahaca parecían tener dependencia alta a la micorrización, observándose un estímulo en el crecimiento de la planta, la eficiencia fotosintética, el intercambio de gases y eficiencia del uso del agua en estrés de salinidad. En este estudio, hubo evidencia que la colonización con HMA mostró ser muy eficiente en la mitigación del estrés salino en albahaca. La inoculación de micorrizas aumentó la tasa de crecimiento de la planta medido en la altura. Este resultado está en correspondencia con informes de literatura con otras especies de plantas (Ouahmane *et al.*, 2007).

La acumulación de biomasa en términos generales mostró una respuesta favorable a la inoculación con HMA. En este estudio al aumentar las concentraciones de NaCl disminuyó la BFPA; sin embargo, hubo una respuesta positiva en las plantas inoculadas con HMA. Los resultados indican que el tipo de inóculo aún en condiciones de estrés por NaCl favorecieron la acumulación de biomasa tanto del sistema aéreo como radical. Resultados similares encontró Carmen *et al.* (2008) en condiciones de invernadero utilizando un inóculo de HMA, fertilización y aplicación de materia orgánica sobre el porcentaje de asociación de HMA en plantas de banano, así como en la acumulación de materia seca foliar y radical. Los resultados mostraron que los factores que más incidieron en la asociación, así como en la acumulación de biomasa en toda la planta fue producto de la inoculación.

El aumento del área foliar en las plantas inoculadas con HMA se relaciona con el uso más eficiente de las radiaciones solares y por consiguiente incremento de los procesos dependientes de la luz como son la fotosíntesis, la reducción del NO_3^- y la asimilación del NH_4^+ . Además, se puede incrementar la actividad respiratoria producida por un aumento de sustratos respiratorios emergentes de la fotosíntesis. Tal resultado trae como consecuencia un incremento en la producción de biomasa. Por otra parte, si se relacionan los resultados obtenidos en el incremento de la biomasa fresca y seca de la hoja y el área foliar es posible atribuir una acción de los HMA sobre el aumento en el área foliar, la cual se relaciona con el efecto causado por los HMA. Resultados similares reportó Ildermaró *et al.* (2017) en un ensayo con el objetivo de evaluar el efecto de tres especies de HMA y el estiércol bovino, en el crecimiento inicial y contenido de pigmentos en ají (*Capsicum frutescens*) cv. Misterioso. Transcurridos 55 días del trasplante, se determinó el porcentaje de colonización micorrízica, altura de planta, número de hojas y nudos, longitud de la raíz, biomasa seca de la raíz y aérea, proporción raíz parte aérea, área foliar, índice de área foliar, contenido de clorofila a, b y carotenoides. Se encontraron diferencias significativas para todas las variables. Se concluye que los tratamientos inoculados con *F. mosseae* favoreció variables de crecimiento inicial de las plantas en la etapa fenológica del cultivo. Estudios realizados por Claudia *et al.* (2009) en ají (*Capsicum annum* L.) utilizaron dos especies de HMA, observaron un incremento del área foliar en las plantas inoculadas. Además, se observó la

precocidad de la producción de fruta. Si bien el desarrollo radicular se ve limitado ante el estrés por NaCl, los HMA influyeron positivamente en este estudio en la etapa productiva. Tal resultado está relacionado con el efecto favorable que ofrecen los HMA en condiciones de salinidad (Robert *et al.*, 2014). Ruiz-Lozano y Azcón (2000) señalan que la presencia de HMA permite a las raíces de las plantas alcanzar un crecimiento mayor en comparación con plantas no micorrizadas, debido a un aumento en la cantidad de nutrimentos transferidos al tejido radical. Este resultado corrobora lo observado por Cuenca *et al.* (2006) quienes obtuvieron una relación vástago-raíz favorable al vástago en varias especies inoculadas con *G. manihotis*. Asimismo, Flores y Cuenca (2004) reportaron una proporción vástago-raíz que indicaba 3 a 4 veces mayor crecimiento de la parte aérea de plantas de *Oyedaea verbesinoides* inoculadas con *G. manihotis*. Al respecto, los autores señalaron que dicha proporción se ha asociado tanto con la dependencia micorrízica como con la adaptación a ambientes pobres en nutrientes, así como con la especie hospedera. Gómez *et al.* (2008) estudiando una población de *Meloidogyne incognita* en tomate (*Lycopersicon esculentum* M.), observaron un incremento en la biomasa radicular en todas las plantas tratadas con micorrizas. Por su parte, Yonaisy y Larry (2017) realizaron un estudio con el objetivo evaluar el efecto de hongos micorrízicos arbusculares (*R. intraradices*) y FitoMas®-E en la producción de biomasa de *Pennisetum purpureum* Sch. cv. Cuba CT-115. Se evaluaron indicadores de funcionamiento fúngico, contenidos foliares de N, P y K, así como el rendimiento en masa seca. Los resultados mostraron diferencias significativas entre los tratamientos en estudio. Se encontró que el tratamiento con *R. intraradices* y FitoMas®-E + 25 kg ha⁻¹ de urea alcanzó valores de 5.7 t ha⁻¹ de materia seca en un corte. Con la aplicación de estos productos se incrementa la producción de biomasa. El beneficio reportado por el uso de las asociaciones micorrízicas en indicadores de crecimiento y desarrollo de las plantas, particularmente en suelos tropicales, ha sido probado por varios estudios (Verbruggen *et al.*, 2013). Los resultados obtenidos con respecto a la biomasa y seca de la raíz reflejan la acción de los HMA ante este órgano. La proporción raíz/vástago de la planta es un factor dependiente de la distribución de los fotoasimilados, que podría estar influenciada por estímulos ambientales y por la capacidad vegetativa de la planta para modificar la distribución de biomasa en los diferentes órganos para tolerar condiciones

adversas (Casierra, 2006). Las plantas inoculadas presentaron valores altos con respecto a las plantas no inoculadas.

Flores y Cuenca (2004) señalaron que la estimulación de la captación de elementos minerales y la subsiguiente translocación de éstos a la parte aérea, ocasiona que se dirijan a la raíz relativamente menos productos de la fotosíntesis, y que una mayor proporción de éstos sea retenida en la parte aérea, utilizada en la producción de materia verde. Como consecuencia, la relación biomasa seca de la parte aérea-raíz puede incrementarse en las plantas colonizadas por HMA.

8.4.3 Variables hídricas

El contenido relativo de agua mostró una tendencia a disminuir pese a que aumentaron las concentraciones de NaCl; sin embargo, los tratamientos inoculados estuvieron muy por encima aun cuando se sometieron a concentraciones de 100 mM de NaCl. Hossain *et al.* (2011) señalaron una disminución significativa en el CRA, con el incremento de la concentración salina en *Arachis hipogea* L. Esta disminución fue del 13 % comparado con el control a la concentración de 200 mM de NaCl. Lefi y Ben (2014) observaron una disminución en el CRA al evaluar la respuesta de dos especies del género *Pistacia* en condiciones salinas. En trigo, Abdelmalek y Khaled (2011) constataron la reducción significativa del CRA (24 %), con los niveles de salinidad aplicados y la correlacionaron con la disminución del potencial hídrico y el potencial osmótico verificados en el experimento. Asimismo, Akbari *et al.* (2012) observaron una disminución significativa del CRA al aplicar 5, 10 y 15 dS m⁻¹ de salinidad en condiciones de invernadero a cuatro variedades de trigo. Shanker *et al.* (2014) constataron una reducción significativa del CRA en concentraciones salinas mayores que 3 dS m⁻¹ al evaluar la respuesta de cinco cultivares de *Brassica Juncea* L.; mientras Quin *et al.* (2010) en plántulas de *Shepherdia Argéntea* (Pursh) Nutt, observaron una disminución del contenido relativo de agua en las concentraciones salinas de 400 y 600 mmol/L de NaCl.

Con respecto al potencial hídrico y al contenido relativo de agua se observó una respuesta similar en todos los casos hubo una tendencia desfavorable pese se fueron incrementando las concentraciones salinas sin embargo en todo momento los tratamientos inoculados con

HMA mostró un potencial hídrico menos negativo en las plantas respuesta, este resultado está relacionado con el efecto de los HMA en la síntesis de sustancias osmorreguladoras como prolina, lo que favorece el equilibrio hídrico en las células y por ende se espera un crecimiento y desarrollo mayor de las plantas aún en condiciones de estrés abiótico (Núñez-Vázquez *et al.*, 2017). Otros autores plantean que la acción mitigadora de los biestimulantes se debe a la estimulación del crecimiento del sistema radical de las plantas tratadas, que le permiten una zona de exploración mayor en el suelo logrando una absorción de agua mayor (Bazzaz y Hossain, 2015).

Algunos estudios indican que la colonización por HMA ayuda a las plantas en situaciones de estrés salino. Las plantas inoculadas con HMA pueden mantener un contenido relativo de agua mayor en comparación con plantas sin inocular (Sheng *et al.*, 2008). Este efecto está dado por la mejora de la conductividad hidráulica de la raíz en estrés salino (Kapoor *et al.*, 2008). Resultados similares a los reportado en este estudio, reportó Harris *et al.* (2011)

8.4.4 Variables fisiológicas

En este estudio, la fotosíntesis no mostró diferencias significativas, aunque presentó una disminución considerable cuando las plantas se sometieron a estrés por NaCl, según (Reyes *et al.*, 2017). la fotosíntesis es un proceso que puede ser la causa de una inhibición metabólica debido a la alteración del balance antioxidante de las plantas. La tasa de fotosíntesis, el contenido de clorofila son parámetros que conjuntamente indican el estado fisiológico y la salud de una planta, y cómo se ve afectada por las condiciones experimentales. Por lo tanto, son buenos predictores del desarrollo de cultivos y su productividad. En este sentido, García *et al.* (2010) al evaluar dos cultivares de *Phaseolus vulgaris*, encontraron una disminución del contenido relativo de clorofila y atribuyeron esta reducción a la inhibición en la síntesis de precursores de esta molécula lo que, por lo común, se acentúa a medida que se prolonga el período de estrés. Estudios realizados por Akca y Samsunlu (2012) constataron una disminución significativa en el contenido de clorofilas a y b en plantas de nogal (*Jungla regia* L.), sometidas a tratamiento salino, lo que estuvo en dependencia de los niveles de salinidad aplicados con el riego. Por su parte, Ghassemi y Mahmoodi (2012) obtuvieron resultados similares al evaluar la respuesta de

plantas de lenteja (*Lens culinaris* Medik.). En otro estudio, Hossain *et al.* (2011) en *A. hipogea*, observaron una disminución del 50 % del contenido de clorofila total con la utilización de concentraciones salinas de 200 mM de NaCl y lo atribuyeron a daños de los cloroplastos provocados por el estrés salino. Por su parte, Gomathi y Rakkiyapan (2011) al evaluar el efecto del estrés salino en genotipos de caña de azúcar, observaron una disminución significativa del contenido de clorofila y carotenoides en diferentes estadios de desarrollo del cultivo.

En este estudio los HMA mitigaron los impactos dañinos del NaCl en el contenido de clorofila a, b y total. Resultados similares observaron Alqarawi *et al.* (2014) para *Ephedra aphylla* y por Hashem *et al.* (2014) para *Vicia faba* y Khan *et al.* (2015) en garbanzo.

La simbiosis micorrízica es un factor importante para ayudar a las plantas a hacer frente a condiciones ambientales adversas. En el presente estudio, las plántas de albahaca inoculadas con HMA incrementaron su crecimiento. La razón principal para el aumento del crecimiento se atribuye a la capacidad de las plantas de albahaca en asociarse con HMA para absorber algunos nutrientes de manera eficiente. Los contenidos de clorofilas encontrados tienen similitud con los señalados en otros trabajos. Díaz *et al.* (2013) encontraron que el pimentón inoculado con *G. intraradices* mostró incrementos en el índice de clorofila comparado con las plantas no inoculadas. Los resultados obtenidos coinciden con lo indicado por Çekiç *et al.* (2012) para pimentón micorrizado con *G. intraradices*, el cual presentó contenido de clorofila total y carotenoides mayores al compararlo con las plantas no micorrizadas. Wu y Zou (2010) señalan que entre los efectos benéficos de los HMA se les atribuye un incremento en el contenido de clorofila y actividad fotosintética alta en las plantas.

Por su parte, Tanwar *et al.* (2013) reportaron un incremento del contenido de clorofila y la tasa de fotosíntesis en *C. annuum* inoculado con el HMA *Glomus mosseae*, especialmente cuando agregaron inóculos de *Acaulospora laevis* y una rizobacteria. A mayor contenido de clorofila a y b en las hojas, mayor es la absorción de luz en longitudes de onda diferentes, y, por ende, se incrementa la fotosíntesis y el crecimiento de la planta. En las plantas, la luz destinada a impulsar el proceso fotosintético es absorbida por dos tipos de pigmentos las clorofilas (a y b, verdes) y los carotenoides (amarillo-anaranjados) que son moléculas

cromóforas sensibles a la radiación luminosa y muy eficaces en la absorción de luz. La clorofila es el pigmento que interviene directamente en el proceso de absorción y conversión de la energía luminosa y los carotenoides tienen como principal función proteger el aparato fotosintético mediante el mecanismo de disipación y extinción de energía (Azcón y Talón, 2008). Otros resultados los reportó Jiménez *et al.* (2017) quien observó contenido mayor de clorofila a y b en las hojas en plantas inoculadas con HMA. Estos estudios muestran el efecto benéfico que aporta la inoculación de este endófito en condiciones de estrés salino.

8.4.5 Variables bioquímicas

La inoculación con HMA potenció el contenido de proteínas solubles totales en las plantas, donde existe un efecto aditivo de la acción del hongo, esto debido al tiempo que le toma al hongo colonizar la raíz y producir suficiente micelio externo para que la planta reciba el beneficio (Terry y Leyva, 2006). Una forma de mantener la estabilidad e integridad de las membranas celulares es a través del incremento en la síntesis de proteínas estructurales. Este incremento se asocia con la síntesis de nuevas proteínas en condiciones de estrés (Valifard *et al.*, 2012). Esto demuestra que las variedades estudiadas sintetizan nuevas proteínas como respuesta al estrés impuesto. En condiciones de salinidad, en muchas especies de cereales, produce un incremento del contenido de proteínas solubles totales pero estos valores van descendiendo debido a la actividad de las proteasas para emplear aminoácidos para el recambio proteico, como fuente de energía, carbonada o nitrogenada (Mollasadeghi *et al.*, 2011), además de emplear los aminoácidos para el incremento de la concentración de compuestos osmóticamente activos, entre otros prolina y glicina, glicina-betaína, y así asegurar la disminución del potencial osmótico y en consecuencia el potencial hídrico celular (Argentel *et al.*, 2013).

Un contenido foliar mayor de proteínas solubles totales en las plantas inoculadas, les permite una actividad metabólica mayor, efecto asociado a un mejor estado nutricional y a un contenido de N foliar mayor. Como resultado, se obtuvieron plantas con mayor vigor, tal y como se muestra en las evaluaciones de crecimiento, donde cada una de las variables mejoraron con la inoculación de los microorganismos respecto al testigo. Incrementos en el

contenido de proteínas solubles totales en arroz, se reportan en plantas inoculadas con diferentes cepas de *Azospirillum* (Pazos, 2000), además, mostraron mayor altura con respecto a los testigos. Otro aspecto importante a tomar en consideración en la evaluación del crecimiento de las plántulas de albahaca y que se encuentra en estrecha relación con el nivel nutricional de las mismas, es el contenido de proteínas foliares presente en las plantas, esto debido a que una de las funciones fundamentales de los microorganismos inoculados, es estimular el desarrollo radical de las plantas, lo que posibilita una exploración mayor del sistema radical para una mejor absorción de nutrimentos. En estrés de salinidad las plantas acumulan solutos compatibles como prolina y azúcares solubles que son conocidos por su actividad de osmoprotección (Chelli-Chaabouni *et al.*, 2010). La acumulación de metabolitos que actúan como solutos compatibles es una de las respuestas comunes de las plantas a los cambios en el potencial osmótico externo (Munns y Tester 2008). La prolina se considera un marcador bioquímico importante para medir el nivel de estrés salino en plantas (Shamshiri y Fattahi, 2014).

En el presente estudio, salinidad moderada y alta indujo un aumento significativo en el contenido de prolina libre en las hojas y las raíces de albahaca. Resultados similares reportó Larrinaga-Arce (2014) quien indica que la albahaca posee capacidad enzimática para dismutar radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$) a 100 mM. Por tales razones el aumento de la prolina en las plantas de albahaca inoculadas con HMA y en estrés por NaCl en este estudio, es sin duda una prueba que los HMA actúan como agentes mitigadores de los efectos del estrés por NaCl.

Además de actuar como un osmolito compatible, la prolina protege contra el estrés salino en las plantas. Actúa como un protector enzimático, estabilizador de pH, tampón citosólico y equilibrio celular (Verbruggen y Hermans, 2008). Por lo tanto, la variedad o cultivar con acumulación mayor de prolina en salinidad alta podría ser más resistente en comparación con la variedad o cultivar con menos prolina.

Los iones Na^+ y Cl^- , prevalentes en suelos salinos, interrumpen procesos básicos como la fotosíntesis, la respiración y la síntesis proteica; esto se debe a un desbalance iónico que, modifican la estructura de enzimas, macromoléculas y organelos (Kumar *et al.*, 2014).

Adicionalmente la salinidad genera especies reactivas de oxígeno ROS (por sus siglas en inglés) en las plantas, causando mayor estrés oxidativo a nivel celular; distintas moléculas como el superóxido (O_2^-) y peróxido de hidrógeno (H_2O_2) causan daño oxidativo a través de radical hidroxilo, afectando indiscriminadamente lípidos, proteínas y causando mutaciones en el ADN (Porcel *et al.*, 2015).

En todos los ecosistemas, principalmente en los áridos y semiáridos, la salinidad es problema que las plantas experimentan, mediante el cual deben ajustar sus procesos fisiológicos para contrarrestar dicho estrés, como la producción de compuestos osmoprotectores como prolina y glutatión, que regulan procesos como la apertura de estomas y el incremento en la tasa de fijación de oxígeno mediante fotorrespiración para mantener la proporción necesaria de ATP/NADPH en el ciclo de reducción del carbono fotosintético (Yokota *et al.*, 2006). Los HMA no solamente afectan la asimilación de nutrimentos, sino también la adquisición de agua en diversas especies vegetales. Por ejemplo, el desarrollo del micelio externo del HMA en el suelo mejora la absorción de agua por la planta (Marulanda *et al.*, 2003) y la presencia de HMA disminuye la peroxidación de lípidos, aumentan las relaciones $K^+ : Na^+$ y relaciones de $Ca^{2+} : Na^+$ e incrementa la producción de prolina (Garg y Manchanda, 2009).

En este estudio se obtuvo un contenido alto de prolina y glutatión peroxidasa tanto en la parte aérea como en las raíces en 100 mM de NaCl con HMA. Está documentado que las plantas en condiciones de estrés salino activan la síntesis de compuestos osmoprotectores como la prolina y la enzima glutatión peroxidasa para contrarrestar los daños que ocasiona el estrés salino; en este estudio hubo una tendencia de aumentar las concentraciones de prolina y glutatión peroxidasa tanto en la parte aérea como la raíz a medida que aumentaron las concentraciones de NaCl. Cabe destacar que los tratamientos inoculados mostraron concentración mayor de proteína total, prolina, glutatión peroxidasa tanto en la parte aérea como en la raíz esto pudiera relacionarse con el efecto de los HMA sobre estos compuestos osmoprotectores (Hashem *et al.*, 2015).

El aumento en el contenido de prolina y glutatión reportada en este estudio en las plantas inoculadas se debe a la mejora en la actividad de las enzimas sintetizadoras de prolina y la reducción de su incorporación restringida durante la síntesis de proteína. La actividad de

síntesis de prolina en condiciones de estrés salino la reportó Ahmad *et al.* (2010b). La prolina y la enzima glutatión peroxidasa ayudan a mantener el equilibrio de entrada de agua a las plantas mitigando los daños inducidos por el estrés (Ahanger *et al.*, 2014b). La síntesis de prolina se relaciona directamente con la concentración de proteína y regula directamente el estrés y un aumento en la acumulación de solutos orgánicos compatibles, es uno de los rasgos importantes que determinan el potencial de tolerancia al estrés por salinidad en plantas. El hecho que los HMA beneficiaran la concentración de prolina, glutatión y proteína en plantas de albahaca tanto en la parte aérea como en raíz se debe al efecto de este endófito en condiciones de estrés abiótico por salinidad. Tal resultado está relacionado con estudios encontrados por (Augé *et al.*, 2014).

8.4.6 Variables fúngicas

El número de esporas presente en el inóculo de HMA utilizado se consideró adecuado para la simbiosis micorrízicas (Gloria *et al.*, 2010). La respuesta del porcentaje de colonización micorrízica, fue favorable en las plantas inoculadas en relación con las no inoculadas. Tal resultado se relaciona con la infectividad de la especie, su capacidad para producir hifas externas, la velocidad de la hifa para colonizar las raíces y su habilidad para mantener niveles de colonización en condición competitiva (Rivera *et al.*, 2003). El porcentaje de colonización micorrízica de 64.50 % obtenido en Nufar en 0 mM NaCl con HMA y 65.25 % en Napoletano en 0 mM de NaCl con HMA, superó al valor de 45 % reportado en trigo (Al-Karaki *et al.*, 2004), pero fue inferior al 70.3 % reportado por Rojas (2014) en *C. annuum* var. California Wonder inoculado con *G. manihotis* a los 90 días. Sin embargo, el presente estudio se realizó en condiciones de estrés por NaCl, aun así, la albahaca respondió positivamente a la colonización.

Otro elemento distintivo que determina la eficiencia de la simbiosis micorrízica y su relación con el crecimiento y desarrollo de las plantas son las condiciones climáticas. En este estudio hubo un aumento de la temperatura y la humedad; lo que determina una relación directa entre las estructuras micorrízicas y el crecimiento del cultivo, siendo estas condiciones más favorables para el establecimiento del hongo (Lamela *et al.*, 2010).

En este estudio, el porcentaje de colonización mostrò una tendencia al disminuir a medida que se aumentó las concentraciones de sales tales resultados están en correspondencia con los encontrados por de Wu *et al.* (2010) para plántulas de cítricos y por Aroca *et al.* (2013) para la lechuga.

El aumento de la salinidad disminuyó el porcentaje de colonización micorrízica en todos los tratamientos inoculados con HMA. Resultado similar observò Al-Karaki (2000) cuando evaluó el efecto de HMA en plantas de *Lycopersicum esculentum* M. expuestas a diferentes niveles de salinidad, donde un incremento en la conductividad eléctrica de 4.7 a 7.4 dS m⁻¹ disminuyó en 15 % los porcentajes de colonización micorrízica de *F. mosseae*. En otros estudios también se observó una disminución del porcentaje de colonización del hongo micorrizico en la raíz de plantas de tomate (Abdel y Chaoxing, 2011) y *Jatropha curcas* L. (Ashwani *et al.*, 2010) sometida a estrés salino, que es similar a los resultados de este estudio donde se obtuvo que el aumento de la salinidad puede tener efectos negativos sobre la simbiosis micorrízica.

8.4.7 Contenido de aceite esencial

Los aceites esenciales son las fracciones líquidas volátiles, generalmente destilables por arrastre con vapor de agua, que contienen las sustancias responsables del aroma de las plantas y que son importantes en la industria cosmética (perfumes y aromatizantes), de alimentos (condimentos y saborizantes) y farmacéutica (saborizantes). Los aceites esenciales generalmente son mezclas complejas de hasta más de 100 componentes que pueden ser: compuestos alifáticos de peso molecular bajo (alcanos, alcoholes, aldehídos, cetonas, ésteres y ácidos), monoterpenos, sesquiterpenos y fenilpropanos. En su mayoría son de olor agradable, aunque existen 18 de olor relativamente desagradable como por ejemplo los del ajo y la cebolla, los cuales contienen compuestos azufrados (Martínez, 2003). En este estudio se observó que las plantas sometidas a la concentración mayor de NaCl y con HMA incrementaron el contenido de aceite esencial, resultado que se atribuye a la relación que existe entre el aceite esencial y la acumulación de solutos orgánicos como prolina y glutatión en condiciones de estrés salino (Kosova *et al.*, 2011). Los HMA también promueven la síntesis de compuestos osmoprotectores y esto pudiera ser la razón por la

cual se incrementó el contenido de aceite esencial en las plantas inoculadas con respecto a las no inoculadas (Evelin *et al.*, 2013).

En particular, para la tolerancia al estrés causado por la salinidad, las plantas modifican la síntesis de metabolitos secundarios (Wahid y Ghazanfar, 2006). Los metabolitos secundarios son referidos como compuestos que no tienen una función fundamental en el mantenimiento de los procesos vitales de las plantas, pero son importantes para la interacción de la planta con su ambiente, su adaptación a éste y como defensa (Ramakrishna y Ravishankar, 2011). De esta manera, en especies tolerantes a salinidad, el incremento en el contenido de antocianinas es una respuesta de éstas, cuando son sometidas a estrés salino (Parida y Das, 2005). Como una consecuencia del estrés osmótico, el ajuste osmótico en el citoplasma celular debe ser inducido, lo cual conduce a la acumulación de osmolitos de peso molecular bajo como rafinosa, glicina betaína y prolina, así como de proteínas hidrofílicas de peso molecular alto de la superfamilia de proteínas abundantes durante la embriogénesis tardía (Kosova *et al.*, 2011). En plantas medicinales, se ha asociado el incremento en la concentración de compuestos aromáticos tales como isoprenoides, fenoles y alcaloides, como parte de su respuesta al estrés salino debido a las propiedades antioxidantes de estos compuestos aromáticos. Por otra parte, los fenoles derivados de fenilpropanoides, tales como flavonoides, taninos e hidroxicinamatos (ésteres); los cuales son producidos bajo condiciones diversas situaciones de estrés, representan importantes eliminadores de radicales libres (Selmar, 2008).

En manzanilla (*Matricaria chamomila*) irrigada con agua con diferentes niveles de salinidad (0, 84, 168, 252 y 336 mM NaCl), se registró el contenido de aceites esenciales mayor en el control (Razmjoo *et al.*, 2008). Por el contrario, en *Origanum majorana* se registró un incremento significativo en el rendimiento de aceites esenciales cuando las plantas se regaron con agua con conductividad eléctrica de 5 dS m⁻¹ respecto al testigo (0 dS m⁻¹); dicho incremento fue de 55.5%; mientras que el aumento en la conductividad del agua de riego a 10 dS m⁻¹ redujo significativamente el rendimiento (Jelali *et al.*, 2011), similares a los resultados encontrados en este estudio. Estos resultados corroboran con los obtenidos por Peralta-Sánchez *et al.* (2014) quienes realizaron una investigación con el objetivo de evaluar el efecto de concentraciones de NaCl (10 y 47 mM de NaCl)

adicionados a la solución nutritiva, ocasionaron en plantas de cempasúchil (*Tagetes erecta* L) var. Inca, en fase de floración.

Vidhi *et al.* (2008) en un experimento de campo para estudiar y comparar la efectividad de dos especies de hongos micorrízicos arbusculares, *Glomus macrocarpum* y *Glomus fasciculatum* en tres accesiones de *Artemisia annua*, reportaron que la inoculación con HMA incrementó significativamente la concentración de aceite esencial en comparación con las plantas no inoculadas. En otro estudio con albahaca, Said-Alahl y Mahomoud (2010) evaluaron el efecto de la salinidad en combinación con Fe y Zn. La altura, así como el número de brotes y el peso de la planta, disminuyeron en condiciones de suelo salino, pero, cuando se incrementó la salinidad, la producción de aceite esencial aumentó.

9. CONCLUSIONES

Se obtuvo una respuesta diferencial de las variables tasa, porcentaje de emergencia y morfométricas entre variedades en condiciones de estrés salino, al evaluar el efecto de las especies de HMA, *Funneliformis mosseae* + *Claroideoglosum etunicatum* y *Rhizophagus fasciculatum* como mitigadores del estrés por NaCl en variedades de albahaca en la etapa de emergencia destacándose las variedades Nufar y Napoletano como las de mejor respuesta en la etapa fenológica en estudio (emergencia) tanto con el consorcio (*Funneliformis mosseae* + *Claroideoglosum etunicatum*) que con el cultivo monósporo (*Rhizophagus fasciculatum*).

Para las plántulas de las variedades de albahaca en los dos estudios en la etapa de emergencia en las raíces no se observó presencia de vesículas, arbusculos y/o hifas cenocíticas (hifas) típicas de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) pero si presencia de micelio lo cual nos afirma que hubo un inicio del proceso. En ambos experimentos todas las variables mostraron valores superiores en aquellas plántulas cuyas semillas se inocularon con HMA.

Las variedades mostraron diferencias para la mayoría de las variables evaluadas, siendo Napoletano superior, mientras que Genovese mostró lo contrario se obtuvo una mayor respuesta al evaluar *Rhizophagus fasciculatum* (HMA) como mitigador del estrés por NaCl en la morfometría, mecanismos fisiológicos y fúngicos de variedades de albahaca en la etapa de crecimiento inicial vegetativo donde la variedad Nufar con diferencia significativa con Genovese y Napoletano presentó mayor valor en las variables estudiadas. Los tratamientos inoculados mostraron mayor respuesta aún en condiciones salinas de 100 mM de NaCl en la etapa de crecimiento inicial vegetativo.

El efecto mitigador de estrés por NaCl de *Rhizophagus fasciculatum* en el crecimiento, morfometría mecanismos fisiológicos, bioquímicos, fúngicos, producción de compuestos osmoprotectores y contenido de aceites esenciales en variedades de albahaca sometidas a estrés por NaCl en la etapa productiva mostró a la variedad Nufar con los mayores valores

en las variables estudiadas. Los tratamientos inoculados mostraron mayor respuesta aún en condiciones salinas de 100 mM de NaCl en la etapa de producción.

El % de colonización micorrízica mostró diferencias significativas donde el mayor valor fue observado en los tratamientos inoculados y cero colonizaciones en tratamiento sin inocular con HMA en la etapa fenológica crecimiento inicial vegetativo y producción.

El contenido de proteínas totales, prolina y glutatión peroxidasa aumentó con la inoculación con HMA. Esta acción indujo una tolerancia mayor al estrés por NaCl en las variedades de albahaca, confirmando la hipótesis del efecto mitigador de los HMA, al incrementar las sustancias osmorreguladoras.

10. LITERATURA CITADA

- Abd-Allah, E. F., A. A. Abeer-Hashem, A. H. Alqarawi, Bahkali, S. A. Mona. 2015a. Enhancing growth performance and systemic acquired resistance of medicinal plant (*Sesbania sesban* L.) Merr using arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress. Saudi J. Bio. Sci. 22:274-283.
- Abd-Allah, E. F., A. A. Abeer-Hashem, A. H. Alqarawi, M. S. Alwhibi. 2015b. Alleviation of adverse impact of salt in (*Phaseolus vulgaris* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. Pak. J. Bot. 47(3):1167-1176.
- Abdel-latef, A. A., H., H. Chaoxing. 2011. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. Sci. Hort. 127(3): 228-233.
- Abdelmalek, C., T. Khaled. 2011. Physiological behavior of wheat genotypes from Algerian semi-arid regions grown under salt stress. African Journal of Agricultural Research. 5(23):636-641.
- Aggarwal, A., N. Kadian, K. Neetu, A. Tanwar, K. K. Gupta. 2012. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of salinity stress. J. Appl. Nat. Sci. 4:144-155.
- Aguero-Fernández, Y. M., L. G. Hernández-Montiel, A. Nieto-Garibay, E. Troyo-Diéquez, R. Zulueta-Rodríguez, B. Murillo-Amador. 2016. Hongos micorrízicos arbusculares como agentes mitigadores del estrés salino por NaCl en plántula de albahaca. Revista Electrónica Nova Scientia. 8(2):60-86.
- Ahanger, M. A., E. F. Abeer-Hashem, Abd-Allah, P. Ahmad. 2014b. Arbuscular mycorrhiza in crop improvement under environmental stress. In: (Eds.): P. Ahmad and S. Rasool. Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance. 2:69-95.
- Ahanger, M. A., S. R. Tyagi, M. R. Wani, P. Ahmad. 2014a. Drought tolerance: role of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. In: Ahmad P, Wani MR, editors. Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment. New York, NY: Springer. 1:25-55.
- Ahmad, P. 2010a. Growth and antioxidant responses in mustard (*Brassica juncea* L.) plants subjected to combined effect of gibberellic acid and salinity. Arch Agron Soil Sci 56:575-588.
- Ahmad, P., C. A. Jaleel, M. A. Salem, G. Nabi, S. Sharma. 2010b. Roles of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. Crit Rev Biotechnol. 30:161-175.

Ahmed, M. Z., T. Shimazaki, S. Gulzar, A. Kikuchi, A. Gul, M. A. Khan, H. W. Koyro, B. Huchzermeyer, K. N. Watanabe. 2013. The influence of genes regulating transmembrane transport of Na⁺ on the salt resistance of *Aeluropus lagopoides*. *Functional Plant Biology*. 40:860-871.

Aiazzi, M. T., P. Carpane, C. Deza. 2005. Efecto de la salinidad, sobre el crecimiento de plantas de *Atriplex cordobensis* Gandoger et Stuckert originadas de semillas de distintas procedencias. Instituto Argentino de Investigación de las Zonas Áridas. *Multequina*.14:39-46.

Akbari, E., A. Izadi, A. Borzouei. 2012. Effects of salinity on some physiological traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Indian Journal of Science and Technology*. 5(1):1901-1906.

Akca, Y., E. Samsunlu. 2012. The effect of salt stress on growth, chlorophyll content, proline and nutrient accumulation, and K/Na ratio in walnut. *Pak. J. Bot.* 44(5):1513-1520.

Akiyama, K., H. Matsuoka, H. Hayashi. 2002. Isolation and identification of a phosphate deficiency-induced C-glycosylflavonoid that stimulates arbuscular mycorrhiza formation in melon roots. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 15(4):334-340.

Akiyama, K., H. Matsuoka, H. Hayashi. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 435:824-827.

Alcaraz-Ariza. 2012. Salinidad y vegetación. *Geobotánica Tema 18*. Universidad de Murcia España (<http://www.um.es/docencia/geobotanica/ficheros/tema18.pdf>), (versión de 11 de marzo de 2012).

Alcázar, R., T. Altabella, F. Marco, C. Bortolotti, M. Reymond, M. Koncz, P. Carrasco, A. F. Tiburcio. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta*. 231:1237-1249.

Al-Karaki, G. 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza*. 10:51-54.

Al-Karaki, G. N., B. McMichael, J. Zak. 2004. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*. 14:263-269.

Al-Karaki, G.N. 2006. Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water. *Sci. Horticult.* 109:1-7.

Al-Khaliel, A. S. 2010. Effect of salinity stress on mycorrhizal association and growth response of peanut infected by *Glomus mosseae*. *Plant Soil Environ.* 56:318-324.

Alqarawi, A. A., E. F. Abd-Allah, A. Hashem. 2014a. Alleviation of salt-induced adverse impact via mycorrhizal fungi in *Ephedra aphylla* Forssk. *J. Plant Int.* 9:802-10.

Alqarawi, A.A., A. Hashem, E. F. Abd-Allah, T. S. Alshahrani, A. A. Al-Huail. 2014b. Effect of salinity on moisture content, pigment system, and lipid composition in *Ephedraalata* Decne. *Acta Biol. Hungarica*. 65:61-71.

Amini, F., A. A. Ehsanpour, Q. T. Hoang, J. S. Shin. 2007. Protein pattern changes in tomato under in vitro salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 54(4):464-472.

Anaya, K. 2011. Efecto del Ecomic® (cepa *Glomus fasciculatum*) en el desarrollo y rendimiento del tomate (*Lycopersicon esculentum* M.) en casas de cultivo protegido. Tesis presentada en opción al título de Máster en Ciencias Agrícolas. Universidad de Granma, Cuba. 67p.

Apse, M. P., E. Blumwald. 2007. Sodium transport in plants. *FEBS Lett*. 581:2247-2254.

Argentel, M. L. 2013. Efectos de la salinidad en las variables hídricas potenciales hídrico y osmótico y ajuste osmótico en cultivares cubanos de trigo (*Triticum aestivum* L. y *T. durum* L.). *Cultivos Tropicales*. 34(4):43-48.

Argentel, M. L., L. M. González, R. Plana. 2006. Efecto de altas concentraciones salinas sobre la germinación y el crecimiento del trigo variedad CUBA-C-204 (*Triticum aestivum* L.). *Cultivos Tropicales*. 27(3):45-48.

Argentel, M. L., R. I. Fonseca, P. J. Garatuza, G. E. Yépez, A. J. González. 2017. Efecto de la salinidad en callos de variedades de trigo durante el cultivo in vitro. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 8: 477-488.

Aroca, R., J. M. Ruiz-Lozano, A. M. Zamarreño, J. A. Paza, J. M. Garcia-Mina, M. J. Pozo, J. A. Lopez-Raeza. 2013. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *Journal of Plant Physiology*. 170:47-55.

Aroca, R., R. Porcel, J. M. Ruiz-Lozano. 2012. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp. Bot*. 63(1):43-57.

Arriagada, C., G. Pereira, I. García-Romera, J. A. Ocampo. 2010. Improved zinc tolerance in *Eucalyptus globulus* inoculated with *Glomus deserticola* and *Trametes versicolor* or *Coriolopsis rigida*. *Soil Biol. Biochem*. 42:118-124.

Ashwani, K., S. H. Satyawati, M. Saroj. 2010. Influence of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and salinity on seedling growth, solute accumulation and mycorrhizal dependency of (*Jatropha curcas* L.) *J. Plant Growth Regul*. 29(3):297-306.

Assis, J. O., C. F. Lacerda, F. B. Silva, F. L. B. Silva, M. A. Bezerra, H. R. Gheyi. 2007. Produtividade do feijão-de-corda e acúmulo de sais no solo em função da fração de

lixiviação e da salinidade da água de irrigação. Engenharia Agrícola. Jaboticabal. 27(3):702-713.

Augé, R. M., D. H. Toler, A. M. Saxton. 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*. 5:1-14.

Augé, R. M., H. D. Toler, A. M. Saxton. 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a metaanalysis. *Mycorrhiza*. 25(1):13-24.

Augé, R.M., H. D. Toler, C. E. Sams, G. Nasim. 2008. Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza*. 18:115-121.

Ávila-Peralta, O., R. Mendoza-Villarreal, L. A. Valdez-Aguilar, E. M. Rodríguez-Campos, A. Hernández-Pérez, A. Cárdenas-Flores. 2015. Crecimiento y estado nutricional de tomate en respuesta a sustratos orgánicos y hongos micorrízicos. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas Pub. Esp.* 12:2409-2422.

Azcón, J., M. Talón. 2008. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw- Hill Interamerican. Madrid. 651p.

Bahena, B. L., R. L. Macías, G. R. López, J. Bayuelo. 2008. Crecimiento y respuestas fisiológicas de (*Phaseolus spp*) en condiciones de salinidad. *Fitotecnia Mexicana*. 31(3):213-223.

Bargmann, B. O., A. M. Laxalt, B. Riet, B. Schooten, E. Merquiol, C. Testerink, M. A. Haring, D. Bartels, T. Munnik. 2009. Multiple PLDs required for high salinity and water deficit tolerance in plants. *Plant Cell Physiol*. 50(1):78-89.

Basurto, S. M., B. A. Núñez, R. R. Pérez-Leal, O. A. Hernández-Rodríguez. 2008. Fisiología del estrés ambiental en plantas. *Aventuras de pensamiento*. Ed. Facultad de Ciencias Agrotecnológicas. Universidad Autónoma de Chihuahua, México. 45:1-5.

Bates, L. S., R. P. Waldren, I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*. 39:205-207.

Batista-Sánchez, D., A. Nieto-Garibay, L. Alcaraz-Meléndez, E. Troyo-Diéguéz, L. G. Hernández-Montiel, C. M. Ojeda-Silvera, B. Murillo-Amador. 2015. Uso del FitoMas-E[®] como atenuante del estrés salino (NaCl) durante la emergencia y crecimiento inicial de (*Ocimum basilicum* L.). *Revista Electrónica Nova Scientia*. 7(3):265-284.

Batista-Sánchez, D., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, L. Alcaráz-Meléndez, E. Troyo-Dieguéz, L. G. Hernández-Montiel, C. M. Ojeda-Silvera. 2017. Mitigación de NaCl

por efecto de un bioestimulante en la germinación de *Ocimum basilicum* L. Terra Latinoamericana. 35:309-320.

Bazzaz, M. M., M. A. Hossain. 2015. Plant water relations and proline accumulations in soybean under salt and water stress environment. J Plant Sci. 3:272-278.

Ben-Amor, N., W. Megdiche, A. Jiménez, F. Sevilla, C. Abdell. 2010. The effect of calcium on the antioxidant systems in the halophyte *Cakile maritime* under salt stress. Acta Physiol. Plant. 32:453-461.

Bindumadhava, H., M. N. Ramakrishnan, N. Harsh. 2016. Salinity and High Temperature Tolerance in Mungbean (*Vigna radiate* L.). Wilczek from a Physiological Perspective. Frontiers in Plant Science.7:1-20.

Blanco, F. A., E. Salas. 2012. Micorrizas en la agricultura: contexto mundial de investigación en Costa Rica. Agronomía Costarricense. 21(1):55-67.

Bonfante, P., A. Genre. 2008. Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. Trends in Plant Science. 13(9):492-498.

Boyer, L. R., P. Brain, X. M. Xu, P. Jeffries. 2015. Inoculation of drought-stressed strawberry with a mixed inoculum of two arbuscular mycorrhizal fungi: effects on population dynamics of fungal species in roots and consequential plant tolerance to water deficiency. Mycorrhiza. 25:215-227.

Bray, E., J. Bailey-Serres, E. Weretilnyk. 2000. Responses to abiotic stresses, en Biochemistry & Molecular Biology of Plants, B. Buchanan, W. Gruissem, y R. Jones, Editors, American Society of Plant Physiologists: Rockville. p. 1158-1203.

Bremner, J. M. 1965. Total nitrogen. Methods of soil analysis. Part 3. Agronomy 5. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA. p. 1091-1100.

Callejas-Ruíz, B. A., A. M. Castillo-González, M. T. Colinas-León, M. del C. González-Chávez, J. Pineda-Pineda, L. A. Valdez-Aguilar. 2009. Sustratos y hongos micorrízicos arbusculares en la producción de nochebuena. Revista Chapingo Serie Horticultura. 15(1): 57-66.

Carillo, P., M. Annunziata, G. Pontecorvo, A. Fuggi, P. Woodrow. 2011. Salinity Stress and Salt Tolerance. In: Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations. En A. Shanker, & B. Venkateswarlu, (Eds.), Abiotic Stress in Plants. Agricultural and Biological Sciences. Italia. pp 21-38.

Carmen, E. U. O., A. C. S. Darío, E. F. M. Ana, E.A. G. V. Felipe, A. L. A. Carlos. 2008. Efecto de la micorrización y la fertilización en la acumulación de biomasa en plantas de banano (*Musa aaa* cv. gran enano) (*musaceae*). Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín. 61(1):4269-

4278.

Casierra, F. 2006. Distribución y producción total de materia seca en guayabo (*Psidium guajava* L. cv. Palmira ICA-1) bajo estrés salino. *Revista Orinoquia*. 10(2):59-66.

Castellanos, J. Z., J. X. Uvalle-Bueno, A. Aguilar-Santelises. 2000. Manual de interpretación de análisis de suelo y agua. Universidad Autónoma de Chapingo. Estado de México. pp. 94-97.

Ceccoli, G., J. C. Ramos, I. L. Ortega, M. J. Acosta, M. G. Perreta. 2011. Salinity induced anatomical and morphological changes in *Chloris gayana* Kunth roots, *Biocell*. 35(1):9-17.

Çekiç, F., S. Ünyayar, I. Ortaş. 2012. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on biochemical parameters in *Capsicum annuum* grown under long-term salt stress. *Turkish Journal of Botany*. 36:63-72.

Chávez, L., L. M. González. 2009. Mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia de las plantas a la salinidad. Instituto de investigaciones agropecuarias. Granma. CUBA. pp. 231-256.

Chelli-Chaabouni, A., A. Ben Mosbah, M. Maalej, K. Gargouri, R. GargouriBouzid, N. Drira. 2010. In vitro salinity tolerance of two pistachio rootstocks: *Pistacia vera* L. and *P. atlantica* Desf. *Environ Exp Bot*. 69:302-312.

Cheng, K. L., R. H. Bray. 1951. Determination of calcium and magnesium in soil and plant material. *Soil Science*. 72:449-458.

Claudia, C., S. Leonardo, O. César, L. Gina, B. Fernando, R. Rosa. 2009. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on an ecological crop of chili peppers (*Capsicum annuum* L.). *Chilean journal of agricultural research*. 69(1):79-87.

Colla, G., Y. Roupael, M. Cardarelli, M. Tullido, A. M. Rivera, A. Rea. 2008. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biology and Fertility of Soils*. 44:501-509.

Cuenca, G., M. Lovera, L. Fajardo, E. Meneses. 2006. Efecto de las micorrizas arbusculares sobre el crecimiento y supervivencia de dos especies nativas de la gran sabana, al trasplantarlas a un área degradada. *Acta Científica Venezolana*. 57(2):42-48.

Das, P., K. K. Nutan, S. L. S. Pareek, A. Pareek. 2015. Understanding salinity responses and adopting omics based approaches to generate salinity tolerant cultivars of rice. *Front. Plant Sci*. 9:1-16.

De-Boer, A. H., V. Volkov. 2003. Logistics of water and salt transport through the plant:

structure and functioning of the xylem. *Plant Cell and Environment*. 26:87-101.

Deepika, S., R. Kapoor, K. Ashok. 2008. Arbuscular mycorrhizal (AM) technology for the conservation of *Curculigo orchioides* Gaertn: an endangered medicinal herb. *World J Microbiol Biotechnol*. 24:395-400.

Deinlein, U., A. B. Stephan, T. Horie, W. Luo, G. Xu, J. I. Schroeder. 2014. Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends Plant Sci*. 19(6):371-379.

Dell'Amico, J., A. Torrecillas, P. Rodriguez, A. Morte, M. J. Sánchez-Blanco. 2002. Responses of tomato plants associated with the arbuscular micorrhizal fungus *Glomus clarum* during drought and recovery. *Journal of Agricultural Science*. 138(4):387-393.

Demidchik, V., T. A. Cuin, D. Svistunenko, S. J. Smith, A. J. Miller, S. Shabala, A. Sokolik, V. Yurin. 2010. Arabidopsis root K⁺ efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *Journal of Cell Science*. 123:1468-1479.

Díaz, A., M. Alvarado, F. Ortiz, O. Grageda. 2013. Nutrición de la planta y calidad de fruto de pimentón asociado con micorriza arbusculares invernadero. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 4(2):52-63.

Di-Barbaro, G., H. Andrada, V. González-Basso, A. L. Alurralde, E. Del-Valle, C. Brandán. 2017. Micorrizas arbusculares y hongos septados oscuros nativos en topinambur (*Helianthus tuberosus* L.) en Catamarca, Argentina. *Revista de ciencias agrícolas*. 34(2):98-106.

Elhindi, K. M., A. S. El-Din, A. M. Elgorban. 2017. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*. 24:170-179.

Evelin, H., B. Giri, R. Kapoor. 2012. Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl stressed *Trigonella foenum graecum*. *Mycorrhiza*. 22:203-217.

Evelin, H., B. Giri, R. Kapoor. 2013. Ultrastructural evidence for AMF mediated salt stress mitigation in *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza*. 23:71-86.

Evelin, H., R. Kapoor, B. Giri. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann Bot*. 104:1263-1280.

Fatma, M., M. A. A. Masood, N. A. Khan. 2014. Excess sulfur supplementation improves photosynthesis and growth in mustard under salt stress through increased production of glutathione. *Environ. Exp. Bot*. 107: 55-63.

- Fenech, L. 2008. Efectos de los ácidos húmicos en la germinación, generación de plántulas y parámetros fisiotécnicos de la albahaca (*Ocimum basilicum* L.) en condiciones salinas. Tesis de Doctorado en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, BCS. México. 204p.
- Fernández, F. M., R. Gómez, L. F. Vanegas, B. M. Noval, M. A. Martínez. 2000. Oficina Nacional de Propiedad Industrial. Patente No. 22641.
- Fernández, F., E. L. Rodríguez, R. Gómez. 1999. Caracterización de la efectividad de un nuevo inoculante micorrizógeno en Poaceas. *Cultivos Tropicales*. 20(2):9-14.
- Fernández-Martin, F. 2003. Avances en la producción de inoculantes micorrizicos arbusculares. En: Rivera, R., Fernández, K. (Eds). El manejo efectivo de la simbiosis micorrizica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. Ministerio de Relaciones Exteriores de Cuba. La Habana, Cuba. pp.13-23.
- Flores, C., G. Cuenca. 2004. Crecimiento y dependencia micorrizica de la especie *Pionera y Polenectarífera Oyedaea Verbesinoides* (tara amarilla), Asteraceae. *Interciencia*. 29(11):632- 637.
- Flowers, T. J., T. D. Colmer. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*. 179:945-963.
- Folh , L., W. A. G nzler. 1984. Assys for Glutahione peroxidase. En: Parker, L. (ed.). *Methods in enzymology*, Vol. 105: Oxygen radical in biological systems. Academic Press Inc. San Diego, USA. pp.114-120.
- Fujimoto, E.K., N. M. Goeke, B. J. Olson, D. C. Klenk. 1985. Measurement of protein using bicinchoninic acid. *Anal Biochem*. 150:76-85.
- Gadkar, V., R. David-Schwartz, T. Kunik, Y. Kapulnik. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization factors involved in host recognition. *Plant Physiology*. 127(4):1493-1499.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de *Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 98 p.
- García, M., D. Jáuregui. 2008. Efecto de la salinización con NaCl o Na₂SO₄ sobre la anatomía foliar en dos genotipos de caña de azúcar (*Saccharum sp.*) con tolerancia salina diferencial. *Ernstia*. 18:89-105.
- García, M., G. García, M. Sanabria. 2010. Efecto de la salinidad sobre el crecimiento, daño oxidativo y concentración foliar de metabolitos secundarios en dos variedades de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.). *Interciencia*. 35(11):840-846.
- García-Garrido, J.M., V. Lenzemo, V. Castellanos-Morales, S. Steinkellner, H.

- Vierheilig. 2009. Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 19:449-459.
- Garg, N., G. Manchanda. 2009. Role of arbuscular mycorrhizae in the alleviation of ionic, osmotic and oxidative stresses induced by salinity in (*Cajanus Cajan* L.) *Millsp.* (*Pigeonpea*). *J. Agron. Crop. Sci.* 195:110-123.
- Gerdemann, J. W., T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46:235-244.
- Ghassemi, K., F. Mahmoodi. 2012. Physiological responses of lentil (*Lens culinaris* Medik.) to salinity. *International Journal of Agriculture and Crop Science* 4(20):1531-1535.
- Giri, B., K. Mukerji. 2004. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake. *Mycorrhiza*. 14:307-12.
- Gloria, M. M., L. Arias, R. Rivera. 2010. selección de las cepas de hongos micorrízicos arbusculares (hma) más efectivas para la *canavalia ensiformis* cultivada en suelo ferralítico rojo. *Cultivos Tropicales*. 31(1):27-31.
- Gomathi, R., P. Rakkiyapan. 2011. Comparative lipid peroxidation, leaf membrane thermostability, and antioxidant system in four sugarcane genotypes differing in salt tolerance. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*. 3(4):67-74.
- Gomes, A., H. K. De Assis, B. D. Da Silva, H. M. Sotão, L. G. Baseia. 2011. Geastrum species from the Amazon Forest, Brazil. *Mycotaxon*. 118:383-392.
- Gomes-Filho, E., J. T. Prisco, F. A. P. Campos, J. Enéas-Filho. 1983. Effects of NaCl salinity *in vivo* and *in vitro* on ribonuclease activity of *Vigna unguiculata* cotyledons during germination. *Physiologia Plantarum*. 59:183-188.
- Gómez, L., M. Rodríguez, B. de la Noval, M. Ileana, M. A. Hernández. 2008. Interacción entre el Ecomic® y una población cubana de *Meloidogyne incognita* en tomate. *Revista de Protección Vegetal*. 23(2):90-98.
- González, L.M., A. Zamora, N. Céspedes. 2000. Tolerancia a la salinidad en cultivares de (*Vigna unguiculata* L.) Walp durante las etapas iniciales del crecimiento de las plantas. *Alimentaria*. 314:105-108.
- Gorai, M., M. Neffati. 2007. Germination responses of *Reaumuria vermiculata* to salinity and temperature. *Annals of Applied Biology*. 151:53-59.
- Goykovic, C.V., R. G. Saavedra. 2007. Algunos efectos de la salinidad en el cultivo de

tomate y prácticas agronómicas en su manejo. *Idesia*. 25:47-58.

Gutjahr, C., D. Radovanovic, J. Geoffroy, Q. Zhang, H. Siegler, M. Chiapello, L. Casieri, A. Kyungsook, A. Gynheung, E. Guiderdoni, C. Santhoshk, V. Sundaresan, M. J. Harrison, Paszkowski. 2012. The half size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *Plant Journal*. 69(5):906-920.

Hajiboland, R., N. Aliasgharzadeh, S. F. Laiegh, C. Poschenreider. 2010. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Plant Soil*. 331:313-327.

Hameed, A., D. Egamberdieva, E. F. Abd-Allah, A. Hashem, A. Kumar, P. Ahmad. 2014. Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In: Miransari M, editor. Use of microbes for the alleviation of soil stresses; Vol. 1. New York, NY: Springer. pp. 139-159.

Harris, V.C., E. Martín, S. Valenzuela, C. Alejandro. 2011. Tolerancia a sequía y salinidad en *Cucurbita pepo*. var. *pepo* asociada con hongos micorrízicos arbusculares del desierto sonorense. *Agrociencia*. 45(8):959-970.

Harrison, M. J. 2012. Cellular programs for arbuscularmycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*. 15(6):691-698.

Hartung, W., A. Sauter, E. Hose. 2002. Abscisic acid in the xylem: where does it comes from, where does it goes to? *Journal of Experimental Botany*. 53:27-32.

Hasegawa, P., R. Bressan, J. Zhu, H. Bohnert. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 51:463-499.

Hashem, A., E. F. Abd-Allah, A. A. Alqarawi, G. El-Didamony, S. Alwhibi Mona, D. Egamberdieva, P. Ahmad. 2014. Alleviation of adverse impact of salinity on faba bean (*Vicia faba* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Pak. J. Bot.* 46:2003-2013.

Hashem, A., E. F. Abd-Allah, A. Abdulaziz, A. A. Alqarawi, W. Stephan, D. Egamberdieva. 2016. Comparing symbiotic performance and physiological responses of two soybean cultivars to arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 7:1-15.

Hashem, A., E. F. Abd-Allah, A. A. Alqarawi, E. Dilfuza. 2015. Induction of salt stress tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* L.) Walp by arbuscular mycorrhizal fungi. *Legume Research*. 38(5):579-58.

Heidari, M., P. Jamshid. 2010. Interaction between salinity and potassium on grain yield, carbohydrate content and nutrient uptake in pearl millet. *Journal of Agricultural and*

Biological Science. 5(6):39-46.

Hernández-Acosta, E., D. Trejo-Aguilar, R. Ferrera-Cerrato, A. Rivera-Fernández, M. C. González-Chávez. 2018. Hongos micorrízicos arbusculares en el crecimiento de café (*coffea arabica* L.) variedades garnica, catimor, caturra y catuaí. *Agroproductividad*. 11(4):61-67.

Hijri, M., I. R. Sanders. 2005. Low gene copy number shows that arbuscular mycorrhizal fungi inherit genetically different nuclei. *Nature*. 433:160-163.

Hildebrandt, U., M. Regvar, H. Bothe. 2007. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochem*. 68:139-146.

Hodge, A., K. Storer. 2015. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant Soil*. 386:1-19.

Horie, T., I. Karahara, M. Katsuhara. 2012. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice*. 5:1-11.

Hossain, M. A., M. Ashrafuzzaman, M. Ismail. 2011. Salinity triggers proline synthesis in peanut leaves. *Maejo Int. J. Sci. Technol*. 5(01):159-168.

Ibrahim, A. H., G. M. Abdel-Fattah, F. M. Eman, M. H. Abd El-Aziz, A. E. Shohr. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi and spermine alleviate the adverse effects of salinity stress on electrolyte leakage and productivity of wheat plants. *New Phytol*. 51:261-276.

Ildermar, J. J., R. Maribel, P. Belkis, C. Ciolys, P. Irán. 2017. Efecto de hongos micorrízicos arbusculares y estiércol de bovino en el crecimiento inicial y pigmentación en (*Capsicum frutescens* L.). *Bioagro*. 29(2):137-144.

ISTA, 2010. Rules proposals for the International Rules for Seed Testing 2010 Edition, O. M. 2010. Rules Proposals for the International Rules for Seed Testing 2010 Edition.doc. Approved by ECOM Decision. No.498. 51p.

Jackson, M. L. 1958. *Soil Chemical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood. Cliffs, N.J. USA. pp. 66-81.

Jackson, M. L. 1976. *Análisis Químico de Suelos*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, España. pp. 283-301.

Jelali, N., W. Dhifi, T. Chahed, B. Marzouk. 2011. Salinity effects on growth, essential oil yield, composition and phenolic compounds content of marjoram (*Origanum majorana* L.) leaves. *J. Food Biochem*. 35(5):1443-1450.

Jiménez, I. J., M. Ramírez, B. Petit, C. Colmenares, I. Parra. 2017. Irán efecto de hongos

micorrízicos arbusculares y estiércol de bovino en el crecimiento inicial y pigmentación en (*Capsicum frutescens* L.). *Bioagro*. 29(2):137-144.

Jurkiewicz, A., P. Ryszka, T. Anielska, P. Waligórski, D. Białońska, K. Górska, M. Tsimilli-Michael, K. Turnau. 2010. Optimization of culture conditions of (*Arnica montana* L.) effects of mycorrhizal fungi and competing plants. *Mycorrhiza*. 20:293-306.

Kapoor, R., D. Sharma, A. K. Bhatnagar. 2008. Arbuscular mycorrhizae in micropropagation systems and their potential applications. *Scientia Horticulturae*. 116: 227-239.

Karen, M.A., G. Vallejos-Torres, L. A. Arévalo, A. G. Becerra. 2018. Inoculación de Consorcios Micorrízicos Arbusculares en *Coffea arabica*, Variedad Caturra en la Región San Martín. *Información Tecnológica*. 29(1):137-146.

Khalid, M. E., S. E. D. Ahmed, M. E. Abdallah. 2017. Elgorban. The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*. 24:170-179.

Khalil, H. A. 2013. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus spp.*) on the response of grapevines rootstocks to salt stress. *Asian Journal of Crop Science*. 5(4):393-404.

Khaliq, S., Z. Vllah, H. Athar, R. Khal. 2014. Physiological and biochemical basis of salt tolerance in (*Ocimum basilicum* L.). *Journal of Medicinal Plants Studies*. 2:18-27.

Khan, H. A., K. H. M. Siddique, R. Munir, T. D. Colmer. 2015. Salt sensitivity in chickpea: growth, photosynthesis, seed yield components and tissue ion regulation in contrasting genotypes. *J. Plant Physiol*. 182:1-12.

Khan, M. A., Ahmed, M. Z. A. Hameed. 2006. Effect of sea salt and L-ascorbic acid on the seed germination of halophytes. *Journal of Arid Environments*. 67:535-540.

Kosova, K., P. Vitamvas, I. T. Prasil, J. Renaut. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *J. Proteomics*. 74:1301-1322.

Kumar, A., B. Maurya, R. Raghuwanshi. 2014. Isolation and characterization of PGPR and their effect on growth, yield and nutrient content in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 3(4):121-128.

Lamela, L., R. B. Soto, T. Sánchez, F. Ojeda, I. Montejó. 2010. Producción de leche de una asociación de *Leucaena leucocephala*, *Morus alba* y *Pennisetum purpureum* CT-115 bajo condiciones de riego. *Pastos y Forrajes*. 33:3-11.

- Lamz-Piedra, A., Y. Reyes-Guerrero, M. C. González-Cepero. 2013. Indicadores bioquímicos para la selección temprana de genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.) con tolerancia a la salinidad. *Cultivos Tropicales*. 1:11-17.
- Larrinaga-Arce, J. A. 2014. Evaluación de la respuesta de albahaca (*Ocimum basilicum* L) cv. Nuffar al estrés salino en dos cultivos hidropónicos orgánicos. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S. México.
- Lefi, E., H. Ben. 2014. Effects of salt stress on plant water status, leaf gas exchanges and chlorophyll fluorescence of *Pistacia atlantica* Desf. versus *Pistacia vera* L. *International Journal of Agronomy and Agricultural Research*. 5(6): 64-77.
- Little, T. M., F. J. Hills. 1989. Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura. México. Edit. Trillas. 270p.
- López-Sánchez R. C., E. Gómez-Padilla, R. Campos-Posada, B. Eichler- Löbermann, L. A. Rodríguez Larramendi, F. Guevara-Hernández y G. Gongora-Mora. 2018. Afectaciones en el rendimiento de líneas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) provocado por salinidad. *Cultivos Tropicales*. 39(1):74-80.
- Maguire, J. D. 1962. Speed of germination -Aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*. 2:176-177.
- Manchanda, G., N. Garg. 2008. Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiol. Plant*. 30:595-618.
- Marinoni, L., J. M. Zabala, J. L. Patiño, J. F. L. Pensiero. 2017. Efecto de la temperatura y salinidad en la germinación y crecimiento inicial de un material naturalizado de *lotus tenuis waldst. & kit*. *Revista FAVE - Ciencias Agrarias*. 16(2):2346-9129.
- Martín, M. G., R. Rivera. 2015. Influencia de la inoculación micorrízica en los abonos verdes. efecto sobre el cultivo principal. estudio de caso: el maíz. *Cultivos Tropicales*. 36: 34-50.
- Martínez, M. A. 2003, "Aceites Esenciales". Universidad de Antioquia. pp. 1- 34.
- Martínez-Villavicencio, N., C. V. López-Alonzo, M. Basurto-Sotelo, R. Pérez-Leal. 2011. Efectos por salinidad en el desarrollo vegetativo. *Tecnociencia*. Chihuahua. 5(3):156-161.
- Mata-Fernández, I., M. L. Rodríguez-Gamiño, J. López-Blanco, G. Vela-Correa. 2014. Dinámica de la salinidad en los suelos. *Revista Digital del Departamento El Hombre y su Ambiente*. 1(5):34-42.
- Medina-García, L. R. 2016. La agricultura, la salinidad y los hongos micorrízicos arbusculares: una necesidad, un problema y una alternativa. *Cultivos Tropicales*. 37(3):42-

49.

Meloni, D. A. 2012. Respuestas fisiológicas a la suplementación con calcio de plántulas de vinal (*Prosopis ruscifolia* G.) estresadas con NaCl. Rev. FCA UNCUYO. 44(2):79-88.

Mendes, A., Almeida, M., Felipe, V. F. G., Furtado, P. M. F., Feitosa, C. L. E. F. Días. 2016. Influence of salinity on the development of the banana colonised by arbuscular mycorrhizal fungi. Revista Ciencia Agronómica. 47(3):421-428.

Mirabal, L., E. Ortega. 2008. Comunidad microbiana asociada a los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Cultivos tropicales. 29(4):13-20.

Miransari, M. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen uptake. Arch. Microbiol. 193:77-81.

Mollasadeghi, V., M. Valizadeh, S. R. Reza, A. A. Imani. 2011. Evaluation of end drought tolerance of 12 wheat genotypes by stress indices. Middle-East J. Sci. Res. 7(2):241-247.

Moncayo-Luján, M del R., V. R. Paul-Álvarez, G. González-Cervantes, L. Salas-Pérez, J. A. Chávez-Simental. 2015. Producción orgánica de albahaca en invernadero en la comarca lagunera. Terra Latinoamericana. 33:69-77.

Morales, C. D., C. J. Dell'Amico, C. P. Rodríguez, A. Torrecillas, M. J. Sánchez-Blanco. 2010. Efecto del estrés por NaCl en el crecimiento y las relaciones hídricas en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) durante el período vegetativo. Cultivos tropicales. 31(4):76-81.

Morales, D., M. D. C. Bolarin, E. Cayuela E. 2006. Respuestas de plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) a la aplicación de diferentes niveles de NaCl crecimiento y relaciones hídricas. Cult. Trop. 27:27-32.

Mujica, P. Y., A. G. M. Fuentes. 2012. Efecto a la biofertilización con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el cultivo del tomate en condiciones de estrés abiótico. Cultivos Tropicales. 33(4):40-46.

Munns, R., M. Gilliam. 2015. Salinity tolerance of crops whatis the cost. New phytologist. 208(3): 668-673.

Munns, R., M. Tester. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annu. Rev. Plant Biol. 59:651-681.

Murillo-Amador, B., A. Cortéz-Avila, E. Troyo-Diequez, A. Nieto-Garibay, H. Jones. 2001. Effects of NaCl salinity on growth and production of young cladodes of *Opuntia ficus-indica*. J. Agron. Crop Sci. 187:269-279.

- Murillo-Amador, B., S. Yamada, T. Yamaguchi, E. Rueda-Puente, N. Ávila-Serrano, J. L. García-Hernández, R. M. López-Aguilar, E. Troyo-Diéguez, A. Nieto-Garibay. 2007. Influence of calcium silicate on growth, physiological parameters and mineral nutrition in two legume species under salt stress. *Journal Agronomy Crop Science*. 193:413-421.
- Nadal, M., U. Paszkowski. 2013. Polyphony in the rhizosphere: presymbiotic communication in arbuscularmycorrhizal symbiosis. *Current Opinion Plant Biology*. 16(4):473-479.
- Navarro, A., A. Elia, G. Conversa, P. Campia, M. Mastrorilli. 2012. Potted mycorrhizal carnation plants and saline stress: Growth, quality and nutritional plant responses. *Scientia Horticulturae*. 140:131-139.
- Nawaz, K., K. Hussain, A. Majeed, F. Khan, S. Afghan, K. Ali. 2010. Fatality of salt stress to plants: Morphological, physiological and biochemical aspects. *African Journal of Biotechnology*. 9(34):5475-5480.
- Nelson, J. C., J. Nelson, A. Martín. 2015. Uso y manejo de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y humus de lombriz en tomate (*Solanum lycopersicum* L.), bajo sistema protegido. *Cultivos Tropicales*. 36(1):55-64.
- NOM-021-SEMARNAT. 2000. Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. Secretaria de Medio ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial. Segunda Sección. México D. F. p. 12-13.
- Núñez, M., L. M. Mazorra, L. Martínez, M. C. González, C. Robaina. 2007. Análogos de brasinoesteroides revierten parcialmente el impacto del estrés salino en el crecimiento inicial de las plántulas de dos genotipos de arroz (*Oryza sativa* L.). *Cultivos Tropicales*. 28(2):95-99.
- Núñez-Vázquez, M., J. Dell'Amico-Rodríguez, M. C. Pérez- Hernández, M. Betancourt-Grandal. 2017. Estrés hídrico y salino en cítricos. Estrategias para la reducción de daños. *Cultivos Tropicales* vol. 38(4):65-74.
- Orosco-Alcalá, B. E., H. G. Núñez-Paleniús, L. Pérez-Moreno, M. Valencia-Posadas, L. Trejo-Téllez, F. R. Díaz-Serrano, J. E. Ruiz-Nieto, M. R. Abraham-Juárez. 2018. Tolerancia a salinidad en plantas cultivadas: Una visión agronómica. *Agroproductividad*. 11(7): 51-57.
- Ouahmane, L., J. Thioulouse, M. Hafidi, Y. Prin, M. Ducouso, A. Galiana. 2007. Soil functional diversity and P solubilization from rock phosphate after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *For. Ecol. Manage.* 241:200-208.

- Ouledali, S., M. Ennajeh, A. Zrig, S. Gianinazzi, H. Khemira. 2018. Estimating the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to drought tolerance of potted olive trees (*Olea europaea*). *Acta Physiologiae Plantarum*. pp.40:81.
- Paellob, F. 2010. Root length, ion uptake and relationship with salinity tolerance in wheat, rice and previff. *Plant Growth Regulation*. 1:46-54.
- Páres, J., C. Basso. 2013. Efecto del cloruro de sodio sobre el crecimiento y estado nutricional de plantas de papaya. *Bioagro* 25:109-116.
- Páres, J., M. Arizaleta, M. E. Sanabria, G. García. 2008. Efecto de los niveles de salinidad sobre densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de (*Carica Papaya* L.). *Acta Botánica de Venezuela*. 31(1):27-34.
- Parida, A. K., A. B. Das. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Saf*. 60:324-349.
- Pazos, M. 2000. Aislamiento e identificación de cepas nativas pertenecientes al género *Azospirillum* mediante técnicas moleculares. Tesis de Maestría. Universidad de Biología. La Habana. p.87.
- Peralta-Sánchez, M G., L. I. Trejo-Téllez, F. C. Gómez-Merino, M. N. Rodríguez-Mendoza, M. Á. Serrato-Cruz, J. C. García-Albarado. 2014. Metabolitos secundarios y clorofilas en cempasúchil en respuesta a estrés salino. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 9:1589-1599.
- Pérez, A. C., J. R. Sierra, V. D. Montes. 2011. “Hongos formadores de micorrizas arbusculares: una alternativa biológica para la sostenibilidad de los agroecosistemas de praderas en el Caribe colombiano”. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*. 3(2):366-385.
- Pérez, A., K. L. Pinzón, S. E. Hernando. 2014. Comportamiento fisiológico de plantas de rábano (*Raphanus Sativus* L.) sometidas a estrés por salinidad. *Conexagro*. 4(2):13-24.
- Pérez, A., V. Peroza. 2013. Micorrizas arbusculares asociadas al pasto angleton (*Dichathium aristatum* Benth) en fincas ganaderas del municipio de Tolú, Sucre-Colombia. *Rev. MVZ*. 18(1):3362-3369.
- Phillips, J. M., D. S. Hayman. 1970. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular fungi for rapid assessment of infection. *Transactions British Mycological Society*. 55:158-161.
- Porcel, R., R. Aroca, J. M. Ruiz-Lozano. 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron Sustain Dev*. 32:181-200.

- Porcel, R., S. Redondo, E. Mateos, R. Aroca, R. García, J. M. Ruiz. 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis ameliorates the optimum quantum yield of photosystem II and reduces non-photochemical quenching in rice plants subjected to salt stress. *Journal of Plant Physiology*. 185:75-83.
- Porras-Soriano, A., M. L. Sorano-Marintin, A. Porras-Piedra, P. Azcon. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *J. Plant Physiol*. 166:1350-1359.
- Posada, C. F., A. Pérez, Wilson, F. Portilla. 2006. Relaciones hídricas y distribución de materia seca en especies de fique (*Furcraea sp.* Vent.) Cultivadas bajo estrés por NaCl. Universidad pedagógica y tecnológica de Colombia (UPTC). *Agronomía Colombia*. 24(2):280-289.
- Posada, R. H., S. Madriñan, E. L. Rivera. 2012. Relations hips between the litter colonization by saprotrophic and arbuscular mycorrhizal fungi with depth in a tropical forest. *Fungal Biology*. 116(7):747-755.
- Pozo, M. J., J. A. López-Ráez, C. Azcón-Aguilar, J. M. García-Garrido. 2015. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*. 205(4):1431-1436.
- Prieto, B. O., P. C. Belezaca, S. W. Mora, Z. E. Vallejo, L. V. Gutiérrez, M. E. Pinargote. 2011. "Inoculación de *Brachiaria decumbens* con hongos formadores de micorriza arbuscular nativos del trópico húmedo ecuatoriano". *Revista Ciencia y Tecnología*. 4:9-18.
- Qiang-Sheng, W., Z. Ying-Ning, H. Xin-Hua. 2010. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiol Plant*. 32:297-304.
- Quin, J., W. Y. Dong, K. N. He, Y. Y. Y, G D. Tan, L. Han, M. Dong, Y. Zhang, D. Zhang, A., Z. Li, Z. L. Wang. 2010. NaCl salinity-induced changes in water status, ion contents and photosynthetic properties of *Shepherdia argentea* Pursh Nutt. Seedlings. *Plant Soil Environ*. 56(7):325-332.
- Ramakrishna, A., G. A. Ravishankar. 2011. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling and Behavior*. 6(11):1720-1731.
- Ramírez, R. M., A. O. Angulo, J. V. Olivero, G. P. Santafé. 2013. Relación entre la composición química y la actividad antioxidante del aceite esencial de *Ocimum basilicum* L. cultivado bajo diferentes tratamientos de fertilizante. *Revista Cubana de Plantas Medicinales*. 18(1):47-56.

- Razmjoo, K., P. Heydarizadeh, M. R. Sabzalian. 2008. Effect of salinity and drought stresses on growth parameters and essential oil content of *Matricaria chamomila*. *Int. J. Agri. Biol.* 10:451-454.
- Redecker, D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. Stürmer, J. Morton, C. Walker. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *Mycorrhiza*. 23(7):515-531.
- Reyes, Y., L. Martínez, J. Dell'Amico, M. C. González, M. Deyholos, M. Núñez. 2017. Efecto de la 24-epibrasinólida en el crecimiento y la fotosíntesis de plantas jóvenes de arroz tratadas con NaCl. *Cultivos Tropicales*. 38(3):44-54.
- Reyes-Pérez, J. J., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, E. Troyo-Diéquez, M. I. Reynaldo-Escobar, E. O. Rueda-Puente, J. L. García-Hernández. 2013a. Tolerancia a la salinidad en variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) en las etapas de germinación, emergencia y crecimiento inicial. *Universidad y Ciencia*. 2:101-112.
- Reyes-Pérez, J. J., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, E. Troyo-Diéquez, M. I. Reynaldo-Escobar, E. O. Rueda-Puente, J. L. García-Hernández. 2013b. Germinación y características de plántulas de variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) sometidas a estrés salino. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 6:869-880.
- Reyes-Pérez, J. J., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, E. Troyo-Diéquez, M. I. Reynaldo-Escobar, E. O. Rueda-Puente, J. L. García-Hernández. 2013c. Emergencia y crecimiento de plántulas de variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) en condiciones salinas. *Rev. FCA UNCUYO*. 45(2):257-268.
- Reyes-Pérez, J. J., B. Murillo-Amador, A. Nieto-Garibay, E. Troyo-Diéquez, M. I. Reynaldo-Escobar, E. O. Rueda-Puente, J. L. García-Hernández. 2014. Crecimiento y desarrollo de variedades de albahaca (*Ocimum basilicum* L.) en condiciones de salinidad. *Revista Terra Latinoamericana*. 1:35-45.
- Rivera, R. 2013. Disponibilidad de nutrientes y fertilización de los sistemas agrícolas micorrizados: Resultados en la producción de las plántulas de cafeto y de raíces y tubérculos. En: Resúmenes del Aniversario Científico. Simposio Internacional sobre caracterización y manejo de microorganismos rizosféricos como biofertilizantes y Taller de biofertilizantes en los trópicos. La Habana. p.102.
- Rivera, R., Fernández, F., Hernández, A., Martín, J. R. y Fernández, K. 2003. El manejo efectivo de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. Editorial Agustín García Marrero. La Habana, Cuba. 166 p.
- Rivera, R., L. Ruiz, F. Fernández, C. Sánchez, M. Riera, A. Hernández- Zardón, K. Fernández, A. Hernández, R. Planas. 2016. La simbiosis micorrízica efectiva y el sistema suelo-planta- fertilizante. <https://www.researchgate.net/publication/301624642>.

- Robert, M. A., D. T. Heather, M.S. Arnold. 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science Plant Physiology*. 5(562):1-14.
- Rodríguez, P. L. 2006. Implicaciones fisiológicas de la osmoregulación en plantas. *Agronomía Colombiana*. 24(1):28-37.
- Rojas, L. 2014. Respuesta del cultivo de pimentón (*Capsicum annuum* L.) a la inoculación con *Glomus manihotis* y *Acaulospora lacunosa* en suelo con niveles alto de fósforo. *Respuestas Cúcuta-Colombia* 19(1): 27-38.
- Ruiz-Lozano, J. M., R. Aroca. 2010. Modulation of aquaporin genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in relation to osmotic stress tolerance. En: Seckbach J, Grube M. (Eds.) *Symbioses and Stress: Joint Ventures in Biology, cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology*. Springer Science Business Media. 17:359-374.
- Ruiz-Lozano, J. M., R. Azcon. 2000. Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus sp.* From saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza*. 10:137-143.
- Ruíz-Lozano, J. M., R. Porcel, C. Azcón, R. Aroca. 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *J. Exp. Bot.* 63:695-709.
- Samperio, R. G. 1997. *Hidroponía Básica*. Editorial Diana. p.176.
- Sanders, I., D. Croll. 2010. Genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Ann. Rev. Gen.* 44:271-292.
- Schroeder, J. I., E. Delhaize, W. B. Frommer, M. L. Guerinot, M. J. Harrison, L. Herrera-Estrella, T. Horie, L. V. Kochian, R. Munns, N. K. Nishizawa. 2013. Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. *Nature*. 497:60-66.
- Seema, H. S., R. H. Garampalli. 2015. Effect of Arbuscular Mycorrhizal fungi on growth and biomass enhancement in (*Piper longum* L.) Piperaceae. *Int.J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 4(1):11-18.
- Selmar, D. 2008. Potential of salt and drought stress to increase pharmaceutical significant secondary compounds in plants. *Agric. For. Res.* 58:139-144.
- SEMARNAT, SAGARPA, Fundación Produce Nayarit, A.C., Subsecretaría de Desarrollo Rural, & Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. 2010. *Salinidad del Suelo*. 9 p. México. Recuperado el 25 de octubre de 2018, de <http://www.cofupro.org.mx/cofupro/images/contenidoweb/indice/publicacionesnayarit/FO>

LLETOS%20Y%20MANUALES/FOLLETOS%20IMTA%202009/folleto%206%20salini
d addelsuelo.pdf.

Setter, T. L., Waters, I., Stefanova, K., Munns, R. 2016. Salt tolerance, date of flowering and rain affect the productivity of wheat and barley on rainfed saline land. *Field Crops Res.* 194:31-42.

Shamshiri, M. H., M. Fattahi. 2014. Evaluation of Two Biochemical Markers for Salt Stress in Three Pistachio Rootstocks Inoculated with Arbuscular Mycorrhiza (*Glomus mosseae*). *Journal of Stress Physiology & Biochemistry.* 10(1).335-346.

Shani, U., A. Ben-Gal. 2005. Long-term response of grapevines to salinity: osmotic effects and ion toxicity. *Amer. J. Enol. Vitic.* 56:148-154.

Shanker, K., S. Parihar, S. Biswas. 2014. Effect of saline water on relative water content, rate of photosynthesis, chlorophyll content and yield of indian mustard (*Brassica juncea* L.). *International Journal of Bio-resource and Stress Management.* 5(1):37-40.

Sharifia, M., M. Ghorbanlib, H. Ebrahimzadehc. 2007. Improved growth of salinitystressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi *Journal of Plant Physiology.* 164:1144-1151.

Sharma, P., A. B. Jha, R. S. Dubey, M. Pessarakli. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidant defense mechanism in plants under stressful conditions. A review. *J Bot.* 2012:1-26.

Sheng, M., M. Tang, H. Chan, B. Yang, F. Zhang, Y. Huang. 2008. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza.* 18:287-296.

SIAP 2018. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Consultado 25/11/2018 Disponible: <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>.

Sinclair, G., C. Charest, Y. Dalpe, S. Khanizadeh. 2014. Influence of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on three strawberry cultivars under salty conditions. *Agricultural and food science.* 23:146-158.

Smith, S., D. Read. 2008. Mineral nutrition, toxic element accumulation and water relations of arbuscular mycorrhizal plants in Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press. London, U.K. pp. 144-187.

Smith, S., E. Facelli, S. Pope, F. Smith. 2010. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil.* 326:3-20.

- Smith, S.E., D. J. Read. 2009. Mycorrhizal symbiosis. 3rd ed London: Academic Press. 815 p.
- Smith, T. M., R. L. Smith. 2007. Ecología. Ed. Pearson Addison Wesley. Madrid España. 776 p.
- Sosa, R. T., N. J. Sánchez, G. E. Morales, C. F. Cortes. 2006. Interacciones micorrizicasarbusculares *Thichiderma harzianum* (Moniliaceae) y efectos sobre el crecimiento de *Brachiaria decumbens* (Poaceae). Acta biológica colombiana. 11(1):45-54.
- StatSoft. 2011. Statistica. System Reference. StatSoft, Inc., Tulsa, Oklahoma, USA. 1098 p.
- Steel, G. D. R., J. H. Torrie. 1995. Bioestadística. Principios y procedimientos. México. Edit. McGraw Hill. p. 622.
- Strain, H. H., W. A. Svec. 1966. Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. In Vernon, L. P. and Seely, G. R. (Eds): The Chlorophylls, Academic Press, London. pp.21-66.
- Suwa, R., N. T. Ngueyen, H. Saneoka, R. Moghaiesb, K. Fujila. 2006. Effect of salinity stress on photosynthesis and vegetative growth in tobacco plants. Soil Sci. Plant. Nutr. 52:243-250.
- Swift, C. E. 2002. Mycorrhiza and soil phosphorus levels. Read on line: October 04, 2016/<http://mining.state.co.us/SiteCollectionDocuments/MycorrhizaAndSoilPhosphorusLevels.pdf>.
- Tadeo, F. R., A. C. Gómez. 2008. Fisiología de las plantas y el estrés. En: Fundamentos de Fisiología Vegetal. Azcón-Bieto, J., Talón, M. (eds). Madrid. McGraw-Hill Interamericana. p. 577-597.
- Taiz, L., E. Zeiger. 2006. Plant Physiology, Ed 4. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts. 792 p.
- Tajdoost, S., T. Farboodnia, R. Heidari. 2012. Salt pretreatment enhance salt tolerance in (*Zea mays* L.). seedlings. Pakistan Journal of Biological Sciences. 10(12):2086-2090.
- Talaat, N. B., B. T. Shawky. 2011. Influence of arbuscular mycorrhizae on yield, nutrients, organic solutes, and antioxidant enzymes of two wheat cultivars under salt stress. Journal of Plant Nutrition and Soil Science. 174(2):283-291.
- Tanwar, A., A. Aggarwal, N. Kadian, A. Gupta. 2013. Arbuscular mycorrhizal inoculation and super phosphate application influence plant growth and yield of (*Capsicum annuum* L.). Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 13(1):55-66.

- Tarchoune, I., C. Sgherri, B. Baatour, R. Izzo, M. Lachaal, F. Navari-Izzo, Z. Ouerghi. 2013. Effects of oxidative stress caused by NaCl or Na₂SO₄ excess on lipoic acid and tocopherols in Genovese and Fine basil (*Ocimum basilicum* L.) *Annals of Applied Biology*. 163:23-32.
- Tavakkoli, E., F. Fatehi, S. Coventry, P. Rengasamy, G. McDonald. 2011. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. *J. Exp. Bot.* 62:2189-2203.
- Tester, M., P. Langridge. 2010. Breeding Technologies to Increase Crop Production in a Changing World. *Science*. 327:818-822.
- Tester, M., R. Davenport. 2003. Review: Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*. 91:503-527.
- Urrestarazu, G. M. 2004. *Tratado de Cultivos sin Suelo*. Ed. Mundi Prensa Libros, S. A. 3ª edición. 914 p.
- Utobo, E. B., E. N. Ogbodo, A. C. Nwogbaga. 2011. Techniques for extraction and quantification of arbuscular mycorrhizal fungi. *Libyan Agric. Res. Cent. Int.* 2:68-78.
- Valifard, M., A. Moradshahi, B. Kholdebarin. 2012. Biochemical and physiological responses of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars to drought stress applied at seedling stage. *J. Agri. Sci. Tech.* 14:1567-1578.
- Van, I. W. 2015. Effects of different day and night salinity levels on vegetative growth, yield and quality of tomato. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 1:99-112.
- Van-Loon, J. C. 1985. Selected Methods of Trace Metal Analysis: Biological and Environmental Samples. *Chemical Analysis. A series of Monographs on Analytical Chemistry and its Applications*. Vol. 80. Elving, P.J., Winefordner, J.D. (Eds.). John Wiley and Sons. New York, USA. 357 p.
- Vega, E., L. Pulido, H. Peralta. 2000. Micorrizas y Rizobacterias: Vía alternativa para la producción de cebolla. En: *Taller de Biofertilización en los Trópicos*. Seminario Científico del INCA. Programa y Resúmenes. La Habana. 119 p.
- Verbruggen, E., M. G. A. Van der Heijden, M. C. Rillig, E. T. Kiers. 2013. "Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success". *New Phytologist*. 197:1104-1109.
- Verbruggen, N., C. Hermans. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*. 35:753-759.

- Vidhi, C., K. Rupam, A. K. Bhatnagar. 2008. Effectiveness of two arbuscular mycorrhizal fungi on concentrations of essential oil and artemisinin in three accessions of (*Artemisia annua* L.). *Applied Soil Ecology*. 40:174-181.
- Viera, M., D. Campaña, A. Lastra, W. Vásquez, P. Viteri, A. Sotomayor. 2017. Micorrizas nativas y su efecto en dos portainjertos de tomate de árbol (*Solanum betaceum* Cav.). *Bioagro* 29(2): 105-114.
- Wahid, A., A. Ghazanfar. 2006. Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. *J. Plant Physiol*. 163:723-730.
- Walker, C. 1997. Spore extraction by centrifugation-sugar flotation. New Milton, UK: Biological Research and Imaging Laboratory.
- Wang, R., C. He, H. Wang, Z. Zhang. 2010. Effect of am fungi on the yield and nutrient quality of different muskmelon varieties in greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica*. 37(11):1767-1774.
- Wang, Y., M. Wang, Y. Li, A. Wu, J. Huang. 2018. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress. *PLoS ONE*. 13(4):1-14.
- Wicke, B., S. Edward, V. Dornburg, B. Vashev, T. Gaiser, W. Turkenburg, A. Faaij. 2011. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils, energy & environmental science. 4:2669-2681.
- Wu, Q. S., Y. N. Zou, E. F. Abd-Allah. 2014. Mycorrhizal Association and ROS in Plants. In: *Oxidative Damage to Plants*. (Ed.): P. Ahmad Elsevier Inc. pp. 453- 475.
- Wu, Q. S., Y. N. Zou, X. H. He. 2010. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings undersalt stress. *Acta Physiol Plant*. 32:297-304.
- Xiao, Y., G. Niu, T. Kozai. 2010. Development and application of photoautotrophic micropropagation plant system. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*. 105(2):149-158.
- Xie-X, B. C., B. Weng, C. Dong, C. Yan. 2014. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus supply on the growth and nutrient uptake of *Kandelia obovata* (Sheue, Liu & Yong) seedlings in autoclaved soil. *App Soil Eco*. 75:162-17.
- Yamasaki, S., L. Dillenburg. 1999. Measurements of leaf relative water content in *araucaria angustifolia*. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 11:69-75.

Yeduguri, H., C. Thammineni, C. R. Madhava, K. Andrey, E. R. Kevin, C. Thummala. 2016. Salt-tolerant genes from halophytes are potential key players of salt tolerance in glycophytes. *Environmental and Experimental Botany*. 124:39-63.

Yokota, A., K. Takahara, K. Akashi. 2006. Water stress. In: *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plant*. K.U.M Rao, A.S. Raghavendra, K.J. Readdy (Eds). Springer Dordrechr, Holland. p. 15-39.

Yonaisy, M. P., M. D. Larry. 2017. Influencia de hongos micorrízicos arbusculares (*Rhizogloinus intraradices*) y un estimulador del crecimiento vegetal en (*Pennisetum purpureum* Sch. cv. Cuba CT-115). *Cultivos Tropicales*. 38(1):131-137.

Zhu, X. C., S. Q. Song, T. D. Liu, X. Zhou. 2012. Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of (*Zea mays* L.), under drought stress. *Plant Soil Environ*. 58:186-191.

Zuccarini, P., P. Okurowska. 2008. Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress. *J Plant Nutr*. 31:497-513