



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN BOTÁNICA

**EFECTO DE LA SALINIDAD EN EL
DESARROLLO TEMPRANO DE *Agave
salmiana* Otto Ex Salm-Dyck**

DIANA IRÁN HERNÁNDEZ GONZÁLEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALÍAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACIÓN

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe, "**Diana Irán Hernández González**", Alumna de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor "**Dr. José Rodolfo García Nava**", por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis "**Efecto de la salinidad en el desarrollo temprano de *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck**", y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del Colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Texcoco, México, a 1 de junio de 2019

Diana Irán Hernández González

Alumna

Dr. José Rodolfo García Nava

Vo. Bo. consejero

La presente tesis titulada: **Efecto de la salinidad en el desarrollo temprano de *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck** realizada por la alumna: Diana Irán Hernández González bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO: _____
Dr. José Rodolfo García Nava

ASESORA: _____
Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia

ASESORA: _____
Dra. Ma. Carmen Ybarra Moncada

ASESOR: _____
Dr. Héctor Manuel Ortega Escobar

ASESOR: _____
Dr. Carlos Trejo López

Montecillo, Texcoco, Estado de México, junio de 2019.

EFFECTO DE LA SALINIDAD EN EL DESARROLLO TEMPRANO DE *Agave salmiana*

Otto Ex Salm-Dyck

Diana Irán Hernández González, M. en C.

Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN

La salinidad es limitante abiótico para el desarrollo de los cultivos agrícolas, porque afecta la absorción de agua y nutrientes en la planta. El objetivo de la investigación fue evaluar el efecto del riego con soluciones de NaCl, Na₂SO₄ y NaHCO₃ con 5, 10, 15 y 20 dS m⁻¹ en el crecimiento, y concentración de azúcares y prolina de plantas de *A. salmiana* de 12 semanas de edad. Los resultados se compararon con los del testigo sin sal. El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar con 4 repeticiones, cada unidad experimental quedo conformada por una planta. El crecimiento de las plantas con NaCl, Na₂SO₄ y NaHCO₃ disminuyó en 89.65 % con 16.78 dS m⁻¹ de NaCl, 96.55 % con 8.64 dS m⁻¹ de Na₂SO₄ y un promedio de 95 % con todos los tratamientos de NaHCO₃. El número de hojas y el crecimiento de las hojas nuevas no se afectaron con ningún nivel de salinidad de NaCl. Sin embargo, en el crecimiento de nuevas hojas, las diferencias con Na₂SO₄ con 13.05 y 15.70 dS m⁻¹ y NaHCO₃ con 5.31, 8.97, 14.7 y 17.76 dS m⁻¹ fueron significativas, al igual que las diferencias con Na₂SO₄ con 8.64 y 13.05 dS m⁻¹ y NaHCO₃ con 8.97, 14.7 y 17.76 dS m⁻¹ en el número de hojas. Los tratamientos con NaCl y Na₂SO₄ no afectaron la acumulación de biomasa. Las concentraciones de azúcares totales disminuyeron significativamente con los tratamientos con NaCl y NaHCO₃. Con 15.70 dS m⁻¹ de Na₂SO₄ la concentración de azúcares incrementó 60.20 %. Las diferencias en la concentración de prolina en hojas con el NaCl y NaHCO₃ no fueron significativas. En contraste, la concentración de prolina en la raíz incrementó significativamente (2.15 veces) con NaCl, respecto a las plantas testigo. Con 15.70 dS m⁻¹ de Na₂SO₄ el efecto en la concentración de prolina en hojas fue significativamente inferior a los demás tratamientos.

Palabras clave: *Agave salmiana*, salinidad, conductividad eléctrica, crecimiento, biomasa, azúcares totales, prolina.

SALINITY EFFECT ON THE EARLY DEVELOPMENT OF *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck

Diana Irán Hernández González, M. en C.

Colegio de Postgraduados, 2019

ABSTRACT

Salinity is an abiotic limiting for the development of agricultural crops, because it affects the absorption of water and nutrients in the plant. The objective of the investigation was to evaluate the effect of irrigation with solutions of NaCl, Na₂SO₄ and NaHCO₃ with 5, 10, 15 and 20 dS m⁻¹ in the growth, and concentration of sugars and proline of 12 weeks old plants of *A. salmiana*. The results were compared with those of the control without salt. The study was developed with a completely randomized experimental design with 4 repetitions, each experimental unit was formed by a plant. The growth of the plants with NaCl, Na₂SO₄ and NaHCO₃ decreased by 89.65% with 16.78 dS m⁻¹ of NaCl, 96.55% with 8.64 dS m⁻¹ of Na₂SO₄ and an average of 95% with all NaHCO₃ treatments. The number of leaves and the growth of the new leaves were not affected by any level of salinity of NaCl. However, in the growth of new leaves, the differences with Na₂SO₄ with 13.05 and 15.70 dS m⁻¹ and NaHCO₃ with 5.31, 8.97, 14.7 and 17.76 dS m⁻¹ were significant, as were the differences with Na₂SO₄ with 8.64 and 13.05 dS m⁻¹ and NaHCO₃ with 8.97, 14.7 and 17.76 dS m⁻¹ in the number of leaves. The treatments with NaCl and Na₂SO₄ did not affect the accumulation of biomass. The total sugars concentrations decreased significantly with the NaCl and NaHCO₃ treatments. With 15.70 dS m⁻¹ of Na₂SO₄ the sugars concentration increased 60.20%. The differences in the proline concentration in leaves with NaCl and NaHCO₃ were not significant. In contrast, the proline concentration in the root increased significantly (2.15 times) with NaCl, compared to the control plants. With 15.70 dS m⁻¹ of Na₂SO₄ the effect on the proline concentration in leaves was significantly lower than the other treatments.

Key words: *Agave salmiana*, salinity, electric conductivity, growth, biomass, total sugars, proline.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, el cual me otorgó una beca para realizar mis estudios de maestría.

Agradezco a todas las personas que me han ayudado, y han aportado conocimientos a esta investigación, así como aquellas personas que indirectamente me han motivado para concluir esta etapa.

Especialmente agradezco a mi consejo particular, quienes me han otorgado su tiempo y conocimientos para orientarme durante todo el proceso de esta investigación, y la mejora del presente escrito.

Estoy muy agradecida con el Dr. Rodolfo García Nava, mi consejero, por su valiosísimo apoyo durante todo el desarrollo de la investigación, además de ofrecer importantes aportaciones, y la confianza que me tuvo en todo momento para finalizar este trabajo.

A la Dra. Ma. Carmen Ybarra Moncada y a la Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia les agradezco bastante sus certeras correcciones y aportaciones en el manuscrito, y de igual manera le agradezco al Dr. Carlos Trejo López quién además de sus correcciones me compartió espacios en los invernaderos y brindo materiales para la realización de la investigación.

Al Dr. Ortega agradezco infinitamente por sus enseñanzas en temas de la salinidad y sabios consejos en la metodología del experimento, su atención, y su tiempo.

Al Sr. Indalecio B. Quintero Serrano por su valiosa contribución de las semillas de *A. salmiana*, además de su interés científico que motiva a la realización de diferentes estudios de esta especie.

Al M.C. Antonio García Esteva, le agradezco su atención y enseñanzas para la realización de la Solución Steiner.

A mis profesores del Colegio de Postgraduados, quiénes se han esforzado por enseñarme con la mejor dedicación, y que han contribuido en mi formación como estudiante de Posgrado.

A Sandra Ivonne Rangel y Magaly Mellado, quiénes además de ofrecerme su valiosa amistad, me enseñaron sobre la realización de las pruebas bioquímicas, además también les agradezco su ayuda en la parte de la experimentación.

Sin duda también agradezco a mi mejor amigo, Pablo Augusto Alatraste, quién también se ofreció y me apoyó bastante en el laboratorio y campo.

A mi amigo Víctor Iván Sombra, quién el algún momento también me ayudo en el laboratorio y campo.

A José Luis y Reynaldo, al Sr. Benito y al Sr. Cruz, por sus apoyos en laboratorio o campo, infinitas gracias.

Y por último y no menos importante, a Itzel, Stalin, Ángeles y Juan, pilares importantes en mi vida, por su apoyo incondicional siempre y en todo momento.

DEDICATORIA

A mi madre Ángeles y mi padre Juan, y mis hermanos, Itzel y Stalin.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT.....	v
AGRADECIMIENTOS	vi
DEDICATORIA	viii
LISTA DE FIGURAS.....	xii
LISTA DE CUADROS.....	xiii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Salinidad	4
2.2 Fuentes de sales solubles	4
2.3 Impacto de la salinidad en la economía	5
2.4 Suelos salinos en el mundo	5
2.5 Características de suelos salinos y sódicos	7
2.6 Respuestas fisiológicas en las plantas por la salinidad en el suelo	8
2.6.1 Estrés osmótico	8
2.6.2 Desbalance iónico/efecto de la salinidad en las plantas	9
2.6.3 Crecimiento de la planta	9
2.6.4 Efecto fisiológico de sales en planta	10
2.6.5 Efectos de sales en cultivos	11
III. OBJETIVOS	15
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4.1 Material vegetal	16
4.2 Caracterización de la semilla	16
4.3 Siembra y crecimiento de plantas de <i>A. salmiana</i>	16
4.4 Preparación de las soluciones con sales puras	17
4.5 Preparación de la solución nutritiva.....	18
4.6 Diseño experimental y aplicación de tratamientos	19
4.7 Análisis estadístico.....	21
4.8 Variables respuesta evaluadas.....	22

4.8.1 Crecimiento.....	22
4.8.2 Concentración de prolina y azúcares	22
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	24
5.1 Crecimiento.....	24
5.1.1 NaCl.....	24
5.1.2 Na ₂ SO ₄	24
5.1.3 NaHCO ₃	25
5.2 Número de hojas finales.....	26
5.2.1 NaCl.....	26
5.2.2 Na ₂ SO ₄	26
5.2.3 NaHCO ₃	27
5.3 Emergencia de hojas nuevas	28
5.3.1 NaCl.....	28
5.3.2 Na ₂ SO ₄	28
5.3.3 NaHCO ₃	29
5.4 Longitud de las hojas	30
5.4.1 NaCl.....	30
5.4.2 Na ₂ SO ₄	30
5.4.3 NaHCO ₃	31
5.5 Biomasa de vástago y raíz.....	33
5.5.1 NaCl.....	33
5.5.2 Na ₂ SO ₄	33
5.5.3 NaHCO ₃	33
5.6 Concentración de azúcares en hoja	36
5.6.1 NaCl.....	36
5.6.2 Na ₂ SO ₄	37
5.6.3 NaHCO ₃	37
5.7 Concentración de prolina en hoja	38
5.7.1 NaCl.....	38
5.7.2 Na ₂ SO ₄	38
5.7.3 NaHCO ₃	39

5.8 Concentración de prolina en raíz	39
5.8.1 NaCl	39
5.8.2 Na ₂ SO ₄	40
5.8.3 NaHCO ₃	40
VI. CONCLUSIONES	43
VII. LITERATURA CITADA	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de los suelos salinos en México (Sánchez, 2006).....	7
Figura 2. Clasificación de cultivos tolerantes a la salinidad (Mass y Hoffman, 1977).	12
Figura 3. Plantas de 12 semanas de edad de <i>A. salmiana</i>	20

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Concentraciones (g L^{-1}) de NaCl , Na_2SO_4 y NaHCO_3 y conductividad eléctrica esperada (CEe) y real (CEr), pH y potencial osmótico (PO) de las soluciones evaluadas.....	18
Cuadro 2. Formulación, pureza (%) y concentración (meq L^{-1}), de la solución Steiner.	19
Cuadro 3. Conductividad eléctrica real (dS m^{-1}) de los tratamientos de NaCl , Na_2SO_4 y NaHCO_3	21
Cuadro 4. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de <i>Agave salmiana</i> mantenidas 31 días con solución Steiner + NaCl , con cuatro conductividades eléctricas y sin NaCl (testigo).....	24
Cuadro 5. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de <i>Agave salmiana</i> mantenidas 31 días con solución Steiner + Na_2SO_4 , con cuatro conductividades eléctricas y sin Na_2SO_4 (testigo).....	25
Cuadro 6. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de <i>Agave salmiana</i> mantenidas 31 días con solución Steiner + NaHCO_3 , con cuatro conductividades eléctricas y sin NaHCO_3 (testigo).....	26
Cuadro 7. Número de hojas de plantas de <i>Agave salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na_2SO_4 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.	27
Cuadro 8. Número de hojas de plantas de <i>Agave salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO_3 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.	28
Cuadro 9. Emergencia de hojas nuevas de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na_2SO_4 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.	29
Cuadro 10. Emergencia de hojas nuevas de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO_3 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro plantas \pm error estándar.	30

Cuadro 11. Longitud de la cuarta hoja de plantas de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na ₂ SO ₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	31
Cuadro 12. Longitud de la tercera hoja de plantas de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO ₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	32
Cuadro 13. Longitud de la cuarta hoja de plantas de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO ₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	32
Cuadro 14. Biomasa del vástago de <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO ₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	34
Cuadro 15. Concentración de azúcares totales en <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaCl más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	36
<i>Cuadro 16. Concentración de azúcares totales en A. salmiana con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na₂SO₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....</i>	<i>37</i>
Cuadro 17. Concentración de azúcares totales en <i>A. salmiana</i> con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO ₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	38
Cuadro 18. Concentración de prolina en hojas de <i>A. salmiana</i> por el método de Bates <i>et al.</i> , 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na ₂ SO ₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	39
Cuadro 19. Concentración de prolina en raíz de <i>A. salmiana</i> por el método de Bates <i>et al.</i> , 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaCl más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	40
Cuadro 20. Concentración de prolina en raíz de <i>A. salmiana</i> por el método de Bates <i>et al.</i> , 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO ₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.....	41

I. INTRODUCCIÓN

Los agaves o magueyes tienen importancia ecológica, económica y cultural en las zonas áridas y semiáridas de México. Su valor se remonta a la época prehispánica y han sido alimento, materia prima para elaborar bebidas fermentadas y destiladas, fuente de fibras y material para construcción de viviendas (García, 2007).

Los magueyes se distribuyen del nivel del mar a los 3400 m. La mayoría de las especies se localizan en comunidades xerófitas (García Mendoza, 2002). Esto se debe a que los magueyes presentan características morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten sobrevivir a la restricción de humedad (Schutle, 2009).

Las especies del género *Agave* emplean el metabolismo ácido crasuláceo CAM, “crassulacean acid metabolism” por sus siglas en inglés, el cual maximiza la eficiencia del uso del agua al absorber CO₂ durante la noche, que permite a las plantas adaptarse a los ambientes áridos, es decir, crecen en áreas con agua limitada o precipitación insuficiente (Nobel, 1998; Cushman *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2016).

Cushman *et al.* (2015) mencionaron que los magueyes representan cultivos de bioenergía altamente eficientes en el uso del agua, por lo que pueden expandirse para la producción de plantas en tierras agrícolas semiáridas, abandonadas o degradadas y recuperar tierras secas. Por ello, estos han empezado a tener importancia como cultivos energéticos.

Por consiguiente, los magueyes son un recurso fitogenético, por representar una alternativa para el desarrollo sostenible y por su alta capacidad bioproductiva aun en ambientes donde la disponibilidad de agua es baja y la temperatura extrema (Colunga *et al.*, 2007).

El género *Agave* spp, es endémico de América, se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta Colombia y Venezuela, la conforma aproximadamente 200 especies y 75 % se encuentran en México (García *et al.*, 2010).

En *Agave salmiana* el nivel de endemismo está restringido al territorio mexicano y se distribuye en Hidalgo, Tlaxcala, Estado de México, Puebla, San Luis Potosí, Michoacán, Querétaro, Morelos, Guanajuato, Veracruz y Oaxaca (García y Galván, 1994; García, 2007).

Actualmente, la contaminación por sales solubles en los suelos causa problemas principalmente en regiones áridas del mundo. Millones de hectáreas están afectadas por salinidad y cada año las superficies se vuelven improductivas. La agricultura intensiva en zonas áridas hace que con el agua de riego aumente el contenido de sales (González, 2009).

El incremento de tierras irrigadas es innegable debido a la escasez de tierras para cultivar y poder alimentar a 9 mil millones de personas en 2050. Por lo que, en el siglo XXI la salinidad seguirá siendo una amenaza para la producción mundial de alimentos (Shabala y Munns, 2017).

Ante esta situación, la identificación de cultivos que toleren la salinidad es necesaria; ya que, el incremento de los suelos salinos cada vez está limitando severamente la producción de alimentos (Mesa, 2003). De acuerdo con la FAO (2008), más del 6 % de la superficie a nivel mundial o más de 800 millones de hectáreas está afectada por salinidad sódica.

La salinidad es la concentración excesiva de sales solubles en el suelo, que limitan el crecimiento de las plantas. Esta limitación es mayor a medida que aumenta la concentración de sales y puede provocar la muerte de la planta (Maas y Nieman, 1978). La salinidad afecta la imbibición, la germinación y retarda este proceso por falta de agua para iniciar la imbibición (Ayers, 1952).

Cuando una semilla germina y produce una plántula bajo condiciones de estrés salino, se considera como un indicativo de un potencial genético para la tolerancia a la sal en esta etapa del ciclo de vida (Bernstein y Ayers, 1953).

Ante el inminente aumento de la superficie de tierras agrícolas con problemas de salinidad y hasta el momento sin información referente a los niveles de tolerancia de *A. salmiana*, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de diferentes tipos y concentraciones de sales en la biomasa, el número de hojas, la altura, el contenido de azúcares y de prolina de plantas de *A.*

salmiana Otto Ex Salm-Dyck de doce semanas de edad con el riego de soluciones salinas. Debido a esto, la hipótesis es que, el aumento en la concentración de sales repercutirá en el número de hojas, la altura, la biomasa y la emergencia de hojas nuevas de *A. salmiana*. Así mismo, las concentraciones de azúcares totales y de prolina incrementarán en la raíz por efecto de la salinidad.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Salinidad

Se define un suelo salino como aquél en que la solución extraída de una pasta saturada del suelo presente una conductividad igual o mayor a 4 mmhos cm^{-1} o dS m^{-1} y además contienen sales solubles que alteran desfavorablemente su productividad. Tanto la textura del suelo, la distribución de sal en el perfil, la composición de sal y el tipo de especie vegetal son factores que determinan el crecimiento de las plantas (Richards, 1974).

2.2 Fuentes de sales solubles

Las principales sales solubles del suelo son el calcio, magnesio, cloruro y sulfato. También se encuentran el catión potasio y aniones bicarbonato, carbonato y nitrato, pero en cantidades generalmente menores. La fuente natural de donde provienen las sales son los minerales primarios y rocas expuestas que se encuentran en los suelos y la corteza terrestre. Los procesos de intemperización química como hidrólisis, hidratación, solución, oxidación y carbonatación facilitan la liberación y solubilidad (Richards, 1974).

En la salinidad transitoria la sal puede entrar y salir de la zona de la raíz debido a las lluvias estacionales (Rengasamy, 2002).

Tanto las prácticas agronómicas como las de ingeniería pueden dar fin a la salinidad. La mejora genética de plantas puede aumentar la productividad de tierras con este tipo de deterioro (Shabala y Munns, 2017).

Los suelos salinos se encuentran en áreas que reciben sales de otras zonas donde el agua es el principal factor de acarreo. El océano es otra fuente de sales, por depósitos marinos que han emergido, o también por suelos bajos que se encuentran en las costas. Comúnmente las aguas superficiales y subterráneas contienen sales disueltas. Al usar estas aguas para riego o cuando existe inundación de tierras bajas, o el agua subterránea sube cerca de la superficie actúan como una fuente directa de sales (Richards, 1974).

Otra causa de la salinidad en los suelos es en la agricultura de secano en donde el desmonte de tierras para la agricultura y el reemplazo de vegetación perenne nativa por cultivos anuales con raíces poco profundas, da como resultado subsuelos más húmedos y con mayor drenaje. Esto ocasionará un aumento en los niveles freáticos. El cambio de uso de suelo por introducción de cultivos en zonas de lluvia moderada (350–600 mm) ocasiona que suban los niveles de agua y se formen filtraciones salinas (Shabala y Munns, 2017).

2.3 Impacto de la salinidad en la economía

El alcance global de la salinización tiene implicaciones sociales y económicas. Dada la propensión de la salinidad del suelo para impedir la productividad agrícola que amenaza tanto al suministro mundial de alimentos como a los beneficios agrícolas. A nivel mundial, se pierden de 12 a 27.3 mil millones de dólares debido a reducciones en la productividad de los cultivos (Qadir *et al.*, 2014). Otro problema que acontece en la economía es la salinización del suelo debido a la irrigación. La falta de drenajes artificiales para la regulación del agua adicional y sales, hace que la capa freática surja a la superficie en pocos años y la salinidad aumente (Wang *et al.*, 2003).

Se estima que existe una pérdida anual de 27.3 mil millones de dólares en el sector de la agricultura en países como EE.UU., Australia, China, India y Pakistán debido al impacto de la salinidad en los suelos para la producción alimenticia (Qadir *et al.*, 2014).

2.4 Suelos salinos en el mundo

En zonas de clima árido o semiárido es donde se presentan principalmente los suelos salinos, debido a la precipitación baja para transportar las sales y a la elevada evaporación se tienden a concentrar las sales en los suelos y en el agua superficial. El drenaje es otro factor que ocasiona la elevación de la capa freática hasta la superficie y pueden causar flujos temporales o lagos salados permanentes. La baja permeabilidad del suelo es causa del mal drenaje, de la textura o estructura del suelo y capas de arcilla compacta o sílica; y es por ello que la salinización en las áreas agrícolas se ha incrementado considerablemente (Lewis, 2002).

A nivel mundial, se indica que existen más de 800 millones de hectáreas de suelos afectados por las altas concentraciones de distintos tipos de sales, por lo que se cataloga como uno de los problemas más importantes de la agricultura; debido a que tiene efectos perjudiciales sobre la germinación de las semillas y el crecimiento de las plantas que eventualmente atrofian el crecimiento de las plantas y causan la muerte (FAO 2008; Ramoliya *et al.*, 2006). Según la FAO (2005) se estima que 400 millones de hectáreas son afectadas por procesos de salinización y 230 millones de hectáreas tecnificadas con riego, de las cuales, el 20 % presentan algún grado de salinización y el 10 % tienen riesgo de salinización.

En lo que respecta a México, las zonas áridas y semiáridas ocupan alrededor del 40 % de la superficie nacional. Fuera de estas zonas, existen también diversas cuencas cerradas donde se presentan fuertes acumulaciones de sales y amplias zonas costeras ocupadas por suelos salinos. No existe una evaluación precisa de las superficies de los suelos con problemas de salinidad y sodicidad en México, sobre todo en las áreas no agrícolas. Sin embargo, puede señalarse de manera aproximada la presencia de 3.5 millones de hectáreas afectadas en las zonas áridas y semiáridas, 1 millón en zonas no agrícolas, 800 mil en áreas costeras, 1 millón en áreas agrícolas de temporal y 500 mil en zonas agrícolas de riego, lo cual totaliza cerca de 6.8 millones de ha de suelos afectados por sales en todo el país (Sánchez, 2006; SEMARNAP-INEGI, 1998). En la Figura 1 se muestra la distribución de los suelos salinos en nuestro país, donde destacan los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, parte de Chihuahua y Sinaloa que en conjunto representan el 50 % de los suelos con problemas de salinidad a nivel nacional.

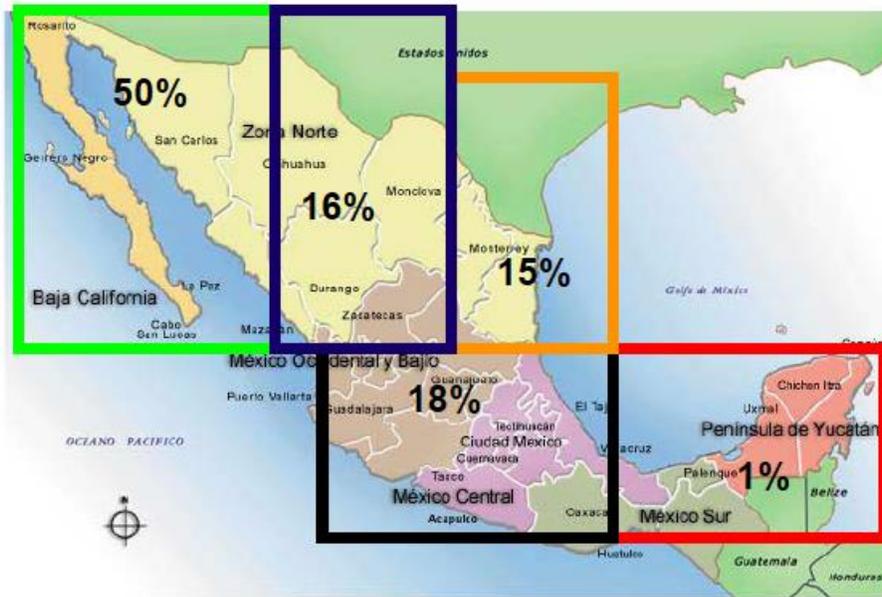


Figura 1. Distribución de los suelos salinos en México (Sánchez, 2006).

2.5 Características de suelos salinos y sódicos

De acuerdo con Richards (1974), los suelos han sido categorizados en tres grupos, los suelos salinos, suelos sódico-salinos y suelos sódicos no salinos.

Los suelos salinos tienen conductividad de extracto de saturación mayor a 4 mmhos cm^{-1} a 25°C , y porcentaje de sodio intercambiable menor de 15. El pH es menor de 8.5. Cuando a estos suelos se les aplica drenaje adecuado mediante el lavado elimina sales solubles y recupera los suelos volviéndose normales. Estos suelos se caracterizan por presentar costras blancas en su superficie. La cantidad de sodio no sobrepasa la mitad del total de cationes solubles. Los aniones principales son cloruro, sulfato y nitrato.

En los suelos sódicos-salinos la conductividad del extracto de saturación es mayor de 4 mmhos cm^{-1} a 25°C , el porcentaje de sodio intercambiable es mayor de 15 y el pH es menor a 8.5. El lavado de estos suelos incrementa la alcalinidad, y su pH será mayor a 8.5, el sodio intercambiable se hidroliza y forma hidróxido de sodio que cambia a carbonato de sodio. Además, el Na^+ representa porcentaje alto de cationes unidos a partículas de arcilla, lo que

provoca pérdida de estructura y endurecimiento del suelo causando la disminución del crecimiento de las plantas (Qadir y Schubert, 2002).

Los suelos sódicos no salinos presentan conductividad del extracto de saturación menor a 4 mmhos y porcentaje de Na intercambiable mayor a 15. El pH puede estar entre 8.5 y 10. El lavado de suelos sódicos-salinos conduce a esta categoría cuando no tienen yeso. Ese pH se debe a que se elimina el exceso de sales.

2.6 Respuestas fisiológicas en las plantas por la salinidad en el suelo

2.6.1 Estrés osmótico

La presión osmótica afecta la habilidad de las plantas para utilizar el agua. Esta se puede calcular con la concentración de sal en la solución con la ecuación:

$$\pi = cRT$$

donde π es la presión osmótica (MPa), c es la concentración (osmoles por kilogramo de agua), R es la constante universal de los gases y T es la temperatura absoluta en grados Kelvin ($RT=2.48$ a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Munns y Sharp, 1993).

A través de señales internas, el efecto osmótico reduce la tasa de expansión de las células en el crecimiento de tejidos y el grado de apertura estomática en hojas, que limita la tasa fotosintética. A causa de esto, se reduce el flujo de asimilados al meristemo y crecimiento de tejidos en la planta (Munns y Sharp, 1993).

El principal efecto osmótico cuando la salinidad en el suelo incrementa es la disminución del tamaño de la hoja, debido a que la sal cubre las raíces, lo que causa que las células en la hoja pierdan agua; y después de un tiempo el volumen original se recupera al ocurrir el ajuste osmótico, pero con la tasa de elongación reducida y tamaño reducido (Passtoura y Munns, 2000).

La inhibición del desarrollo de raíces laterales empieza en semanas y los efectos pueden afectar al desarrollo reproductivo, incluso las hojas pueden morir y reducir el número de flores cuando la

salinidad es moderada. Estos son efectos del estrés osmótico debido a la sal y es similar a las respuestas por sequía (Shabala y Munns, 2017).

La exposición de las raíces a la sal es directa, en contraste con las hojas. Sin embargo, algunas plantas pueden expulsar las sales y evitar la toxicidad (Shabala y Munns, 2017).

2.6.2 Desbalance iónico/efecto de la salinidad en las plantas

La toxicidad de Na y el desbalance iónico en el citosol de la célula es otro efecto debido a la salinidad. Los cationes Na⁺ y K⁺ tiene propiedades físico químicas similares, por lo que el Na⁺ compite por sitios clave para procesos metabólicos que ocurren en el citoplasma como síntesis de proteínas, reacciones enzimáticas, entre otros, por lo que afecta severamente el metabolismo de la planta (Shabala y Munns, 2017).

Además, la salinidad también puede afectar la capacidad de las plantas para adquirir nutrientes como Ca, N, P y Mg. Por ejemplo, concentraciones altas de Na⁺ en el suelo disminuyen la actividad de los nutrientes, y la despolarización de la membrana ocurre cuando este catión la atraviesa, causando que sea imposible que nutrientes esenciales entren e incrementa su salida (Shabala y Cuin, 2008).

2.6.3 Crecimiento de la planta

La presencia de sales en el agua provoca disminución del crecimiento de la planta, debido a la disminución de la absorción de agua, por el efecto osmótico. Si la sal entra a la planta, las células de las hojas que transpiran tendrán daño causando mayor reducción de tamaño y se le denomina “sal-específica o exceso de ión” (Greenway y Munns, 1980).

Las sales en el suelo reducen el crecimiento en hojas y la extensión de las raíces disminuye la conductancia estomática y la fotosíntesis (Munns, 1993).

La supervivencia de una planta depende de la tasa de muerte foliar, ya que, si la producción de nuevas hojas es mayor que las que mueren, entonces habrá suficientes hojas que fotosínteticen y

produzcan flores y frutos. Las plantas perennes pueden entrar en un estado de latencia para sobrevivir al estrés. El término tolerancia a la salinidad se refiere al porcentaje de producción de biomasa de una planta en un suelo salino en relación con plantas en el suelo no salino después de un periodo de tiempo prolongado. Sin embargo, en plantas de lento crecimiento, es difícil evaluar la reducción de biomasa por lo que la supervivencia se usa a menudo (Shabala y Munns, 2017).

2.6.4 Efecto fisiológico de sales en planta

Debido a que la salinidad puede inhibir el crecimiento de una planta por el estrés osmótico, las plantas acumulan moléculas en el citoplasma que contrarrestan la presión osmótica mediante tres vías. Una es en la que las plantas acumulan osmolitos orgánicos al aumentar su captación de medios externos; la segunda el ajuste osmótico, que se logra mediante síntesis de solutos compatibles, y en el tercero, las plantas pueden utilizar osmolitos inorgánicos en lugar de orgánicos, aumentando la acumulación de Na^+ , Cl^- y K^+ , para su ajuste osmótico (Shabala y Shabala, 2011).

El ajuste osmótico por acumulación de osmolitos orgánicos incluye azúcares, polioles, aminoácidos y compuestos de amonio cuaternarios. Los osmolitos son moléculas solubles en agua lo que les permite acumularse en células a concentraciones altas sin afectar las reacciones metabólicas dentro de la célula, no son tóxicos para la planta y darán como resultado un aumento en la osmolaridad celular que conduce la entrada de agua, o al menos un flujo reducido de células, proporcionando así turgencia necesaria para la célula. Cuando estos no están disponibles en el suelo, pero la salinidad está presente, las plantas incrementan su producción de osmolitos orgánicos. Esto último es de interés en los programas de mejoramiento de cultivos ya que podrían modificarse las rutas biosintéticas de estos solutos (Shabala y Shabala, 2011).

Debido al costo energético para sintetizar estos solutos y el proceso lento en el que ocurre el ajuste osmótico, la alternativa es el uso de iones como K^+ , Na^+ y Cl^- , en donde se ha observado recuperación de turgencia en poco tiempo en algunas plantas del género *Arabidopsis* (Shabala y Lew, 2002).

Las concentraciones de osmolitos generadas por la planta son bajas, con el fin de que esta realice la turgencia celular óptima para mantener el crecimiento del tejido en condiciones de salinidad, por lo que se ha observado que este ajuste osmótico solo se genera en compartimentos de células pequeñas como el citosol o cloroplastos (Shabala y Munns, 2017).

2.6.5 Efectos de sales en cultivos

La tolerancia a la salinidad varía entre las especies. Cultivos como el algodón (*Gossypium hirsutum* L.), la cebada (*Hordeum vulgare* L.) y la canola (*Brassica napus* L.) son los más tolerantes, el trigo (*Triticum vulgare* L.) es moderadamente tolerante, y el arroz (*Oryza sativa* L.) es sensible. De acuerdo con Munns (2007) la alfalfa (*Medicago sativa* L.), con importancia forrajera, es una de las especies más tolerantes.

La variación de la tolerancia a la salinidad entre cultivos y forrajes la expusieron Mass y Hoffman (1977) ellos clasificaron a los cultivos en sensibles, moderadamente sensibles, moderadamente tolerantes y tolerantes, identificaron las condiciones no aptas para el cultivo, según la disminución del rendimiento relativo inversamente con los niveles de conductividad eléctrica de la solución del suelo (Figura 2).

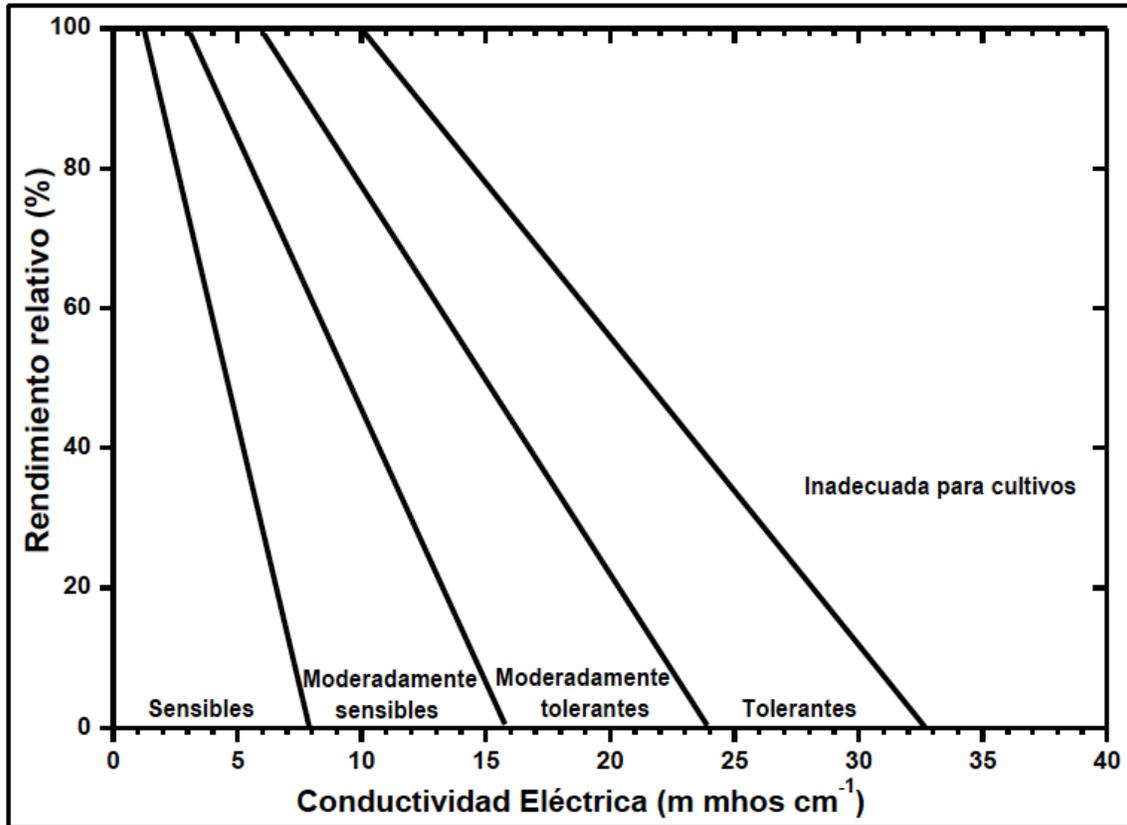


Figura 2. Clasificación de cultivos tolerantes a la salinidad (Mass y Hoffman, 1977).

La diversidad dentro y entre las especies representa el potencial para incrementar la producción o el rendimiento en suelos salinos. Para ello es necesario identificar el germoplasma con el mejor desempeño en el campo (Shabala y Munns, 2017).

Salinas (2015) estudió el efecto de las sales puras (NaCl, CaCl₂·2H₂O, MgCl₂·6H₂O, MgSO₄·7H₂O, Na₂SO₄ y NaHCO₃) en la germinación de verdolaga (*Portulaca oleraceae* L.) y observó que con NaCl con CE entre 1 y 12.1 dS m⁻¹ el porcentaje de germinación de cv. Americana no se vio afectado (92 %) con respecto al testigo sin sal. En contraste con CE de 21.3 dS m⁻¹ la germinación fue de 77 %. La germinación de cv. Americana con Na₂SO₄ a CE de 1 a 10 dS m⁻¹ no mostró efectos significativos con respecto al testigo. En lo que respecta a NaHCO₃ con 1 dS m⁻¹ el porcentaje de germinación no fue diferente al testigo. Sin embargo, con 12.1,

14.2 y 21.3 dS m⁻¹ los porcentajes de germinación fueron significativos (62, 57 y 30 %) respectivamente.

González (2009) analizó la germinación de diferentes cultivos, utilizando las mismas sales puras que Salinas (2015). En alfalfa con 11.8 dS m⁻¹ de NaCl se redujo la germinación a 66 %, con NaHCO₃ a 2.39 dS m⁻¹ a 30 % y con MgCl₂ a 18.67 dS m⁻¹ a 43.3 %.

En maíz (*Zea mays* L.) como en alfalfa, el porcentaje de germinación varió según el tipo de sal. En MgSO₄ empezó a disminuir desde 1.71 dS m⁻¹, y con NaCl a los 11.8 dS m⁻¹. NaHCO₃ a 13.39 dS m⁻¹ fue la sal que produjo el porcentaje menor de germinación (26.7 %), seguido de CaCl₂ a 22.38 dS m⁻¹ (36.7 %), MgCl₂ a 25.27 dS m⁻¹ (36.75), y la mezcla clorhídrico-sulfática a 12.92 dS m⁻¹ (40 %).

Can *et al.* (2014) realizaron estudios en tres variedades de frijol con NaCl. De acuerdo con los resultados, la germinación de frijol Pinto con CE de 9 dS m⁻¹ se redujo a 54.7 %, el Negro a 48.4 % y el Azufrado a 30.3 %.

Con la importancia cultural, alimenticia y económica de las poblaciones de magueyes se encontró la siguiente información referida al crecimiento y desarrollo de especies del género *Agave* en medios salinos.

Bergsten *et al.* (2016) evaluaron la biomasa y los niveles de nutrientes en *Agave* con NaCl. Ellos observaron que *A. utahensis* ssp. *kaibabensis* y *A. utahensis* ssp. *utahensis*, de tres semanas de edad, mostraron disminución de biomasa y supervivencia a 6.0 dS m⁻¹, *A. utahensis* ssp. *Kaibabensis* fue más susceptible a 9.0 dS m⁻¹ y *A. utahensis* ssp. *utahensis* tuvo el porcentaje mayor de mortalidad (75 %). *Agave parryi* y *A. weberi* de 24 semanas de edad no mostraron mortalidad y *A. weberi* no mostró diferencias significativas en su biomasa y variación de nutrientes; por lo que estas últimas fueron las especies recomendadas en este estudio para plantar en regiones semiáridas con suelos salinos.

Miyamoto (2008) evaluó plántulas de un año de edad de *A. parryi* y *A. americana* que fueron tratadas con soluciones de NaCl, MgSO₄, y CaCl₂, obteniendo niveles de CE de 1.2, 4.4, 9.4, 13.7 y 17.1 dS m⁻¹. Después de seis meses, *A. parryi* mostró sobrevivencia a 13.7 dS m⁻¹ pero su crecimiento fue reducido drásticamente desde 9.4 dS m⁻¹. *A. americana* redujo su crecimiento a 13.7 dS m⁻¹ sin presentar daños en la planta.

Schuch y Kelly (2008) encontraron que en plantas de siete meses de edad de *Agave parryi* puestas en contenedores y regadas con mezclas de soluciones de NaCl y CaCl₂, tuvieron un decremento en el peso seco de un tercio de las plantas expuestas con CE de 5.0 dS m⁻¹.

III. OBJETIVOS

El objetivo del presente estudio fue: evaluar el efecto del tipo y concentración de sal en la biomasa, el número de hojas, la altura, el contenido de azúcares y de prolina de plantas de *A. salmiana* Otto Ex Salm-Dyck de doce semanas de edad con el riego de soluciones salinas.

- Hipótesis

El aumento en la concentración de sales repercutirá en el número de hojas, la altura, la biomasa y la emergencia de hojas nuevas de *A. salmiana*. Así mismo, las concentraciones de azúcares totales y de prolina incrementarán en la raíz por efecto de la salinidad.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se desarrolló en el Laboratorio de Biofísica y Fisiología Vegetal Ambiental e invernaderos del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México (19°29'00''N, 98°54'00''O y altitud de 2240 m).

4.1 Material vegetal

Se recolectaron cápsulas de *A. salmiana* en la localidad de Durango Daboxtha, municipio Cardonal, Hidalgo, en un predio perteneciente a la Sociedad de Producción Rural "Xamin". Las semillas se obtuvieron de un ejemplar ubicado a 20° 32' 46.3''N, 99° 05'36.2''O y altitud de 2079 m. La especie fue reconocida por los habitantes del lugar como cultivar Xamini el cual reconocen por que la espina dorsal de la hoja presenta encorvamiento diferente al de los demás magueyes.

4.2 Caracterización de la semilla

La humedad se evaluó en cuatro repeticiones con 25 semillas, la cual fue de 8.54 %. Cien semillas se pesaron individualmente, la media fue de 11.54 mg \pm 1.022. Cien semillas desinfectadas con hipoclorito de sodio al 2 % y lavadas con agua destilada durante 5 min se separaron en grupos de 25 semillas y cada uno se colocó en cajas Petri con papel filtro para evaluar la germinación. Las cajas se mantuvieron a 30.60 \pm 0.23 °C; la germinación dio inicio a los 5 días y finalizó a los 11 días. La germinación final fue del 96 %. Entre las semillas sin germinar se observó contaminación sobre la cubierta seminal de una semilla (1 %). Las restantes fueron vanas o no presentaron germinación. De acuerdo a estos resultados las semillas se consideraron aptas para la realización de los siguientes experimentos.

4.3 Siembra y crecimiento de plantas de *A. salmiana*

En contenedores de plástico de 8.5 cm de altura por 11 cm de diámetro, se llenaron con perlita, como soporte para las plantas, se colocó una semilla por contenedor, donde emergieron y alcanzaron 12 semanas de edad. Durante este tiempo permanecieron en el invernadero a 22.48 \pm

0.23 °C en promedio (mínima y máxima de 1 y 52 °C), iluminancia de $513.8258 \pm 56.7751 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (mínima y máxima de 98.8 y 1166 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y humedad relativa (HR) promedio de $40.35 \pm 0.55 \%$ (mínima y máxima de 2 y 97 %). Cuando se expuso el cotiledón se inició el riego, una vez por semana, con solución Steiner al 100 % (Steiner, 1984). El inicio del riego de soluciones salinas inició una vez transcurridas las 12 semanas.

4.4 Preparación de las soluciones con sales puras

Las sales que se evaluaron fueron NaCl, Na₂SO₄ y NaHCO₃ en concentraciones necesarias para generar conductividades eléctricas (CE) de 5.0, 10.0, 15.0 y 20.0 dS m⁻¹. Además, se incluyó agua sin esas sales (0 dS m⁻¹) como testigo.

Las formulas teóricas del Manual del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (Richards, 1974) se usaron para preparar las soluciones salinas:

$$ppm = 640 (CE * 10^3)$$

donde ppm representa las partes de un compuesto contenidas en 1 millón. Dentro de una equivalencia: ppm=ug ML⁻¹=mg L⁻¹= mg kg⁻¹= ug g⁻¹.

CE*10³: es la conductividad eléctrica del extracto de saturación, en dS m⁻¹ a 25 °C.

$$meq L^{-1} = 10(CE * 10^3)$$

meq L⁻¹ es la concentración de sales en la solución, en miliequivalentes por litro.

El tratamiento final el cual se le aplicó a cada planta, estuvo constituido de la mezcla de solución salina con solución Steiner en una proporción de 3:1. El testigo fue la solución Steiner al 100 % con conductividad de 2.9 dS m⁻¹, quedando un total de 13 tratamientos. La CE se midió con un conductímetro (HORIBA LAQUAtwin EC-11), el pH con un potenciómetro (HANNA pH 2010 Microprocessor pH Meter) y el potencial osmótico con el osmómetro de punto de congelación (5010 OSMETTE III) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Concentraciones (g L^{-1}) de NaCl, Na_2SO_4 y NaHCO_3 y conductividad eléctrica esperada (CEe) y real (CEr), pH y potencial osmótico (PO) de las soluciones evaluadas.

Trat	Soluciones salinas				Solución salinas + solución Steiner (3:1)			
	CEe* (dS m^{-1})	CE r*	g L^{-1}	pH	PO (MPa)	CE r (dS m^{-1})	pH	PO (MPa)
Solución Steiner (testigo)								
1						2.90	6.00	- 0.077
NaCl								
2	5	4.90	2.73	7.05	-0.156	5.24	6.42	-0.188
3	10	10.44	5.56	6.34	-0.331	9.05	6.43	-0.396
4	15	15.06	8.48	6.15	-0.469	13.23	6.42	-0.631
5	20	19.77	11.47	6.04	-0.652	16.78	6.44	-0.834
Na_2SO_4								
6	5	5.04	4.25	6.24	-0.127	5.33	6.45	-0.150
7	10	10.14	8.91	6.25	-0.268	8.64	6.58	-0.338
8	15	15.00	13.92	6.42	-0.424	13.05	6.54	-0.526
9	20	19.50	19.77	6.45	-0.583	15.70	6.45	-0.735
NaHCO_3								
10	5	5.13	5.87	8.40	-0.217	5.31	9.79	-0.268
11	10	10.06	11.44	8.38	-0.438	8.97	9.95	-0.567
12	15	15.05	19.42	8.37	-0.712	14.70	10.09	-0.938
13	20	19.98	27.92	8.44	-1.018	17.76	10.04	-1.337

Trat: tratamiento

4.5 Preparación de la solución nutritiva

La solución nutritiva utilizada en esta investigación fue descrita por Steiner (1984). En ella el balance estequiométrico de la suma de aniones y la de cationes es 20 meq L^{-1} en cada caso. Esta

solución preparada presentó un pH de 6.0, una conductividad de 2.9 dS m⁻¹ y generó una presión osmótica de -0.077 MPa. La precipitación de los fertilizantes se evitó con uso de agua con pH ajustado a 5.5 con H₂SO₄ al 10 %.

La pureza de los macroelementos se utilizó para calcular la cantidad total a utilizar (Cuadro 2).

Cuadro 2. Formulación, pureza (%) y concentración (meq L⁻¹), de la solución Steiner.

Fertilizante	Fórmula química	Concentración (meq L⁻¹)	Pureza (%)	Mezcla final (g 100 L⁻¹)
Nitrato de calcio	Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	9	98	107.81
Nitrato de potasio	KNO ₃	3	95	30.39
Sulfato de potasio	K ₂ SO ₄	3	96	26.2
Sulfato de magnesio	MgSO ₄ 7H ₂ O	4	98	49.45
Fosfato de potasio	KH ₂ PO ₄	1	99	13.74

Primero se incorporaron los nitratos, sulfatos y los microelementos, los cuales fueron 4 g de la mezcla de fertilizantes quelados de la marca Tradecorp AZ (composición de Fe, Mg, Zn, B, Cu y Mo) y al final se agregó el KH₂PO₄.

4.6 Diseño experimental y aplicación de tratamientos

El diseño experimental fue completamente al azar, con cuatro repeticiones por tratamiento (solución salina y nivel de conductividad), cada una con una planta.

Plantas de 12 semanas de edad, con altura de 4.25 ± 0.1229 cm, de 3 ± 1 hojas, fueron trasplantadas a vasos de unicel (No 8) de 250 mL, con 27 g de perlita y 89 mL de la solución correspondiente al tratamiento (Cuadros 1 y 3). El volumen se calculó con base en la retención máxima de la perlita (Figura 3). En total se utilizaron 52 unidades experimentales. A los vasos se les colocó una tapa de plástico blanco para evitar pérdida de humedad.



Figura 3. Plantas de 12 semanas de edad de *A. salmiana*.

La aleatorización de los tratamientos se realizó con el programa estadístico R 3.3.2. El experimento se realizó en condiciones de invernadero a una temperatura media de 20.48 ± 0.27 °C (mínima y máxima de 7.72 y 37.06 °C) y HR promedio de 56.47 ± 1.41 % (mínima y máxima de 20.7 y 93.1 %).

Cuadro 3. Conductividad eléctrica real (dS m^{-1}) de los tratamientos de NaCl, Na_2SO_4 y NaHCO_3 .

Número	Tratamiento	CE (dS m^{-1})
1 (Testigo)	Solución Steiner 100 %	2.9
2	NaCl + S*	5.24
3	NaCl + S	9.05
4	NaCl + S	13.23
5	NaCl + S	16.78
6	Na_2SO_4 + S	5.33
7	Na_2SO_4 + S	8.64
8	Na_2SO_4 + S	13.05
9	Na_2SO_4 + S	15.70
10	NaHCO_3 + S	5.31
11	NaHCO_3 + S	8.97
12	NaHCO_3 + S	14.71
13	NaHCO_3 + S	17.76

*S: Solución Steiner.

4.7 Análisis estadístico

Los datos se analizaron con ANDEVA y comparación de medias con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$), con el programa estadístico SAS versión 9.3. Las gráficas se elaboraron con el programa SigmaPlot 11.0. Para el número de hojas se utilizó el método no paramétrico de Kruskal-Wallis.

4.8 Variables respuesta evaluadas

4.8.1 Crecimiento

Las evaluaciones durante 31 días, incluyeron:

- Crecimiento de la planta (diferencia de altura final menos altura inicial en cm)
- Número de hojas
- Longitud de cada hoja
- Biomasa acumulada

Las primeras tres variables se midieron al inicio y al finalizar el experimento, con apoyo de una cinta métrica graduada para la altura y la longitud de hoja. En las evaluaciones del peso seco y otras variables bioquímicas (prolina y azúcares totales), se envolvieron las muestras con aluminio y se congelaron en nitrógeno líquido, se almacenaron a -20 °C durante un día. Después las muestras se liofilizaron con el equipo LABCONCO FreZone 6 durante 72 h.

4.8.2 Concentración de prolina y azúcares

4.8.2.1 Determinación de prolina en hojas y raíz

Esta variable se cuantificó con el método colorimétrico propuesto por Bates *et al.* (1973), con una curva de calibración a una concentración máxima de prolina de 320 nmol mL⁻¹. Después de almacenar las muestras en nitrógeno líquido y liofilizarlas, se tomaron 40 mg de tejido vegetal de la parte aérea (todas las hojas se maceraron en conjunto previamente) y se maceraron con 5 mL de ácido sulfosalicílico al 3 %. Se filtró con la ayuda de un embudo y humedeciendo el papel filtro previamente con 1 ml de ácido sulfosalicílico 3 % para obtener 2 mL por muestra. Se le adicionó 2 mL de solución de ninhidrina ácida (1.25 g de ninhidrina y se adiciona a 30 mL de ácido acético glacial más 20 mL de ácido fosfórico 6 M) y 2 mL de ácido acético glacial. Todo esto se realizó dentro de la campana de extracción. Se agitó vigorosamente para obtener una emulsión, para después llevarlos a baño maría durante una hora a 100 °C cubriendo cada tubo de ensayo con una canica para evitar pérdida de contenido o contaminación. Transcurrido el tiempo de incubación los tubos se colocaron en agua fría durante 15 minutos. A cada uno se le agregó 4 mL de tolueno, se agitó con vórtex, y se leyó la fase superior a 520 nm de longitud de onda en el espectrofotómetro. Se hizo el mismo procedimiento con 20 mg de tejido vegetal de la raíz.

4.8.2.2 Cuantificación de azúcares totales en hojas

Los azúcares totales en hojas se determinaron con antrona de acuerdo con lo descrito por Montreuil *et al.* (1997) con algunas modificaciones. Cien mg de tejido vegetal liofilizado se extrajeron con 3 mL de etanol al 80 %, en agua (v:v), a 80 °C en baño maría, durante 10 minutos. Los extractos se secaron en una estufa a 60 °C, y se re-suspendieron con 1 mL de agua destilada.

Las extracciones se diluyeron 1:100, a 100 µL, se le agregaron 100 µL de agua destilada y 1 mL de antrona (100 mg de antrona en 2.5 mL de etanol absoluto y aforado a un volumen final de 50 mL con la solución de H₂SO₄ al 75 %). Las muestras se agitaron vigorosamente en el vórtex y durante 10 minutos estuvieron en baño maría a 100 °C. Enseguida se transfirieron a hielo durante 20 minutos para detener la reacción. En un espectrofotómetro (Skanit RE 4.0) se obtuvieron las absorbancias a 620 nm. El estándar para la curva de calibración fue glucosa en el intervalo de 0 a 250 µg mL⁻¹.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Crecimiento

5.1.1 NaCl

Las diferencias en la altura por efecto de la CE de NaCl fueron significativas ($p = 0.0007$). Con 5.24, 9.05 y 13.23 dS m^{-1} las diferencias en esta variable no fueron significativas respecto al testigo absoluto. Sin embargo, el nivel mayor de CE sí afectó negativamente la altura; con 16.78 dS m^{-1} fue 89.65 % menor respecto al testigo (Cuadro 4).

Cuadro 4. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de *Agave salmiana* mantenidas 31 días con solución Steiner + NaCl, con cuatro conductividades eléctricas y sin NaCl (testigo).

Nivel de salinidad de NaCl (dS m^{-1})	Altura final menos altura inicial (cm)
Testigo 2.9	1.45 ± 0.1848 a
5.24	1.0 ± 0.2041 a
9.05	0.80 ± 0.1224 ab
13.23	1.0 ± 0.1683 a
16.78	0.15 ± 0.0866 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$). $n = 4$.

5.1.2 Na₂SO₄

Las diferencias en la altura de *A. salmiana* por efecto de la CE de Na₂SO₄ fueron significativas ($p = 0.0001$). Con 13.05 y 15.70 dS m^{-1} de Na₂SO₄ no se encontraron diferencias significativas con respecto al testigo absoluto. Sin embargo, con CE de 8.64 dS m^{-1} y 5.33 dS m^{-1} se afectó negativamente la altura en 96.55 y 67.24 % respectivamente en comparación con el testigo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de *Agave salmiana* mantenidas 31 días con solución Steiner + Na₂SO₄, con cuatro conductividades eléctricas y sin Na₂SO₄ (testigo).

Nivel de salinidad de Na ₂ SO ₄ (dS m ⁻¹)	Altura final menos altura inicial (cm)
Testigo 2.9	1.45 \pm 0.1848 a
5.33	0.475 \pm 0.125 bc
8.64	0.05 \pm 0.05 c
13.05	0.9750 \pm 0.1796 ab
15.70	1.05 \pm 0.1190 ab

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$). $n = 4$.

5.1.3 NaHCO₃

Las diferencias en la altura de las plantas con las sales de NaHCO₃ fueron significativas ($p = 0.0001$). Para esta prueba se transformaron los datos de la variable respuesta, debido a que no cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Se transformó sumando 0.05 a la variable respuesta y obteniendo la raíz cuadrada (Castillo, 2007). Después de realizar el análisis de varianza y la prueba de Tukey, los datos se transformaron al origen y se obtuvieron los siguientes resultados. Con los cuatro niveles de salinidad (5.31, 8.97, 14.7 y 17.76 dS m⁻¹) de NaHCO₃ empleados, la altura de las plantas se vio severamente afectado ya que hubo una disminución del crecimiento del 98.27, 89.65, 94.82 y 96.55 % respectivamente con diferencias estadísticas con respecto al testigo (Cuadro 6).

Cuadro 6. Aumento en altura (\pm error estándar) de plantas de *Agave salmiana* mantenidas 31 días con solución Steiner + NaHCO_3 , con cuatro conductividades eléctricas y sin NaHCO_3 (testigo).

Nivel de salinidad de NaHCO_3 (dS m^{-1})	Altura final menos altura inicial (cm)
Testigo 2.9	1.45 ± 0.1848 a
5.31	0.025 ± 0.025 b
8.97	0.15 ± 0.1190 b
14.7	0.075 ± 0.075 b
17.76	0.05 ± 0.05 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$). $n = 4$.

5.2 Número de hojas finales

5.2.1 NaCl

El número de hojas de *A. salmiana* no se afectó ($p = 0.4259$) por ningún nivel de salinidad de NaCl (5.24, 9.05, 13.23 y 16.78 dS m^{-1}), respecto al testigo con promedio de 5 ± 0 hojas finales.

5.2.2 Na_2SO_4

Las diferencias en el número de hojas de *A. salmiana* por efecto de las CE de Na_2SO_4 fueron significativas ($p=0.0469$). Las CE de 8.64 y 13.05 dS m^{-1} con promedio de 4.25 ± 0.25 y 4 ± 0.4082 hojas finales respectivamente, resultaron inferiores al testigo (5 ± 0). El testigo y los tratamientos de 5.33 y 15.70 dS m^{-1} presentaron número de hojas significativamente igual (Cuadro 7).

Cuadro 7. Número de hojas de plantas de *Agave salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na₂SO₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.

Nivel de salinidad de Na ₂ SO ₄ (dS m ⁻¹)	Número de hojas
Testigo 2.9	5 ± 0 a
5.33	5.25 ± 0.25 a
8.64	4.25 ± 0.25 b
13.05	4 ± 0.4082 b
15.70	4.5 ± 0.2886 a

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (comparaciones múltiples de medias de rangos, $p < 0.05$, método de Kruskal-Wallis).

5.2.3 NaHCO₃

Los tratamientos de NaHCO₃ mostraron diferencias significativas ($p=0.0236$) en el número de hojas. Las CE de 8.97, 14.7 y 17.76 dS m⁻¹ tuvieron efecto negativo sobre el número de hojas (3.75 ± 0.4787 , 3.75 ± 0.25 y 3.75 ± 0.25) respectivamente. Sin embargo, el efecto de 5.31 dS m⁻¹ fue significativamente igual al testigo (Cuadro 8).

Cuadro 8. Número de hojas de plantas de *Agave salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO ₃ (dS m ⁻¹)	Número de hojas
Testigo 2.9	5 \pm 0 a
5.31	4.75 \pm 0.25 a
8.97	3.75 \pm 0.4787 b
14.7	3.75 \pm 0.25 b
17.76	3.75 \pm 0.25 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (comparaciones múltiples de medias de rangos, $p < 0.05$, método de Kruskal-Wallis).

5.3 Emergencia de hojas nuevas

5.3.1 NaCl

La emergencia de hojas nuevas no mostró diferencias ($p = 0.2261$) entre los tratamientos (5.24, 9.05, 13.23 y 16.78 dS m⁻¹) con NaCl. La media general del testigo fue de 1.5 ± 0.2886 hojas.

5.3.2 Na₂SO₄

La exposición de hojas nuevas a los tratamientos de Na₂SO₄, mostró diferencias significativas ($p = 0.0335$) con respecto al testigo. Aunque con CE de 5.33 y 8.64 dS m⁻¹ las diferencias no fueron significativas, con 13.05 y 15.70 dS m⁻¹ la exposición de hojas disminuyó 0.25 ± 0.25 y 0.5 ± 0.2886 hojas respectivamente, comparado con el testigo (Cuadro 9).

Cuadro 9. Emergencia de hojas nuevas de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na_2SO_4 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de Na_2SO_4 (dS m^{-1})	Emergencia de hojas nuevas
Testigo 2.9	1.5 ± 0.2886 a
5.33	1.5 ± 0.2886 a
8.64	1.25 ± 0.25 a
13.05	0.25 ± 0.25 b
15.70	0.5 ± 0.2886 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (comparaciones múltiples de medias de rangos, $p < 0.05$, método de Kruskal-Wallis).

5.3.3 NaHCO_3

El efecto de NaHCO_3 (5.31, 8.97, 14.70 y 17.76 dS m^{-1}) mostró diferencias significativas ($p=0.0042$) en la emergencia de hojas nuevas. La media del testigo fue de 1.5 ± 0.2886 hojas, efecto estadísticamente diferente al obtenido con los tratamientos de 8.97, 14.70 y 17.76 dS m^{-1} , los cuales fueron de (0.5 ± 0.2886 , 0 ± 0.0 y 0 ± 0.0), respectivamente. Los tratamientos de NaHCO_3 con los cuales la emergencia de hojas nuevas de *A. salmiana* se vio severamente afectado fue con CE de 14.7 y 17.76 dS m^{-1} debido a que la emergencia fue nula (Cuadro 10).

Cuadro 10. Emergencia de hojas nuevas de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro plantas \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO ₃ (dS m ⁻¹)	Emergencia de hojas nuevas
Testigo 2.9	1.5 \pm 0.2886 a
5.31	1.0 \pm 0 a
8.97	0.5 \pm 0.2886 b
14.7	0 \pm 0.0 c
17.76	0 \pm 0.0 c

*Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (comparaciones múltiples de medias de rangos, $p < 0.05$, método de Kruskal-Wallis).

5.4 Longitud de las hojas

La medición de esta variable inició cuando las plantas habían expuesto la segunda hoja y la primera hoja había muerto.

5.4.1 NaCl

La longitud de la segunda, tercera y cuarta hoja no se modificó significativamente ($p = 0.3126$; $p = 0.0509$ y $p = 0.5753$) con ninguno de los tratamientos de NaCl respecto a los testigos con promedio de (0.25 ± 0.2783 ; 1.275 ± 0.3198 y 2.725 ± 0.3473 cm), respectivamente.

5.4.2 Na₂SO₄

Las diferencias en la longitud de la segunda y tercera hoja con los tratamientos de Na₂SO₄ no fueron significativamente diferentes ($p = 0.2962$ y $p = 0.1278$). El promedio general de la longitud de los testigos de la segunda y tercera hoja fue de 0.25 ± 0.2783 y 1.275 ± 0.3198 cm, respectivamente. Sin embargo, las diferencias en la longitud de la cuarta hoja por efecto del nivel de salinidad con Na₂SO₄ sí fueron significativas ($p=0.0120$). Con CE de 13.05 y 15.7 dS m⁻¹ las longitudes de la cuarta hoja fueron 1.65 y 1.7 cm inferiores que el testigo (Cuadro 11).

Cuadro 11. Longitud de la cuarta hoja de plantas de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na_2SO_4 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de Na_2SO_4 (dS m^{-1})	Longitud de la hoja (cm)
Testigo 2.9	2.7250 ± 0.3473 a
5.33	1.9250 ± 0.2926 ab
8.64	1.8500 ± 0.4368 ab
13.05	1.0750 ± 0.2428 b
15.70	1.0250 ± 0.2658 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

5.4.3 NaHCO_3

Las sales de NaHCO_3 no mostraron efecto significativo ($p = 0.1104$) en la longitud de la segunda hoja de *A. salmiana*, el promedio general del testigo fue de 0.25 ± 0.2783 cm. Sin embargo, las diferencias encontradas en la tercera hoja por efecto de NaHCO_3 fueron significativas ($p=0.0156$) Cuadro 12.

Cuadro 12. Longitud de la tercera hoja de plantas de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO_3 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO_3 (dS m^{-1})	Longitud de la hoja (cm)
Testigo 2.9	1.2750 \pm 0.3198 a
5.31	0.15 \pm 0.1708 b
8.97	0.3250 \pm 0.4008 ab
14.70	0.0750 \pm 0.1601 b
17.76	0 \pm 0 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

En lo que respecta a la cuarta hoja, la CE de 5.31 dS m^{-1} no tuvo efecto en lo longitud de la hoja con respecto al testigo (2.7250 \pm 0.3473 cm); pero con 8.97, 14.70 y 17.76 dS m^{-1} , las longitudes fueron estadísticamente diferentes ($p < 0.0001$) al testigo (Cuadro 13).

Cuadro 13. Longitud de la cuarta hoja de plantas de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO_3 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO_3 (dS m^{-1})	Longitud de la hoja (cm)
Testigo 2.9	2.7250 \pm 0.3473 a
5.31	1.8250 \pm 0.3614 a
8.97	0.2750 \pm 0.1601 b
14.70	0.2500 \pm 0.1658 b
17.76	0.2250 \pm 0.1797 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

5.5 Biomasa de vástago y raíz

5.5.1 NaCl

Las diferencias en la cantidad de biomasa del vástago con los tratamientos de NaCl (5.24, 9.05, 13.23 y 16.78 dS m⁻¹) no fueron significativas ($p = 0.6701$) comparadas con el testigo, el promedio de la biomasa de esta estructura fue de 166.55 ± 19.4292 mg. En cuanto a la biomasa radical, tampoco se encontraron diferencias significativas ($p=0.3384$) respecto al testigo. El promedio de esta estructura fue de 24.825 ± 2.9727 mg.

5.5.2 Na₂SO₄

Las diferencias en la biomasa del vástago entre los tratamientos de Na₂SO₄ (5.33, 8.64, 13.05 y 15.7 dS m⁻¹) y el testigo no fueron significativos ($p = 0.3699$) comparadas con el testigo, el cual tuvo en promedio 166.55 ± 19.4292 mg. Las diferencias en biomasa radical, tampoco se encontraron diferencias significativas ($p=0.0923$) con ninguna CE de Na₂SO₄; el promedio del testigo de la biomasa de esta estructura fue de 24.825 ± 2.9727 mg.

5.5.3 NaHCO₃

El efecto de los tratamientos de NaHCO₃ en la biomasa del vástago mostró diferencias significativas ($p=0.0185$) respecto al testigo, donde la biomasa de esta estructura disminuyó 64.56 % con la CE de 17.76 dS m⁻¹ de NaHCO₃ respecto al testigo. Los demás niveles de salinidad no tuvieron efectos en la cantidad de biomasa (Cuadro 14).

Las diferencias en la biomasa radical no fueron significativas ($p=0.0984$) con ninguna CE de NaHCO₃ respecto al testigo. El promedio de la biomasa de esta estructura fue de 24.825 ± 2.9727 mg.

Cuadro 14. Biomasa del vástago de *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO ₃ (dS m ⁻¹)	Biomasa del vástago (mg)
Testigo 2.9	166.55 ± 19.4292 a
5.31	144.625 ± 19.0002 ab
8.97	159.875 ± 38.7298 a
14.70	90.875 ± 19.1390 ab
17.76	59.025 ± 7.7717 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

De acuerdo con Clavero y Razz (2002) la altura de las plantas es la variable más afectada por la presencia de sales en el medio. Lo anterior, concuerda con los resultados obtenidos en esta investigación, ya que la altura de *A. salmiana* se vio afectada negativamente con dos niveles de salinidad de Na₂SO₄ (5.33 y 8.64 dS m⁻¹). Además, con el nivel más alto de NaCl (16.78 dS m⁻¹) la altura de las plantas disminuyó 89.65 % con respecto al testigo, esta respuesta probablemente se deba al aumento en el gasto de energía realizado por la planta para adquirir el agua del sustrato y hacer el aporte bioquímico para sobrevivir, desviando energía que debería ocuparse para los procesos asociados al crecimiento y rendimiento, incluyendo elongación celular, síntesis de metabolitos y componentes estructurales (Ibrahim *et al.*, 1991) y de acuerdo con Hasegawa *et al.* (2000) el NaCl es el principal factor de estrés presente en los suelos salinos, dando como consecuencia la disminución de la altura de la planta a medida que se incrementa la concentración del NaCl en el suelo.

La longitud, el número y la emergencia de nuevas hojas, y la biomasa del vástago y de la raíz no fueron afectadas por ningún tratamiento con NaCl. En contraste, Schuch y Kelly (2008) encontraron que la biomasa seca de *A. parryi* disminuyó significativamente con CE de 5 dS m⁻¹ de NaCl, además las plantas de *A. sisalana* expuestas a 10 y 25 dS m⁻¹ de NaCl tuvieron una reducción del peso seco de 40 % y de 46 % respectivamente. Los datos de esta investigación permiten sugerir que la capacidad de *A. salmiana* para adaptarse al estrés salino con CE de hasta 16.78 dS m⁻¹ mediante el ajuste de sus procesos fisiológicos, fue alta en comparación con las plantas más tolerantes (*A. parryi* y *A. webery*) reportadas por Bergsten (2013). Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas con Na₂SO₄ con 8.64 y 13.05 dS m⁻¹ en el número de hojas y con 13.05 y 15.70 dS m⁻¹ en la longitud y emergencia de nuevas hojas, lo cual coincide con un estudio de alfalfa realizado por Farissi *et al.* (2013) quienes observaron que a partir de 2.3 g es el Na₂SO₄ es más tóxico que el NaCl. En lo que respecta a biomasa de vástago y raíz con Na₂SO₄ no se obtuvieron afectaciones con ningún tratamiento.

La respuesta positiva de la tolerancia de *A. salmiana* a los niveles crecientes de salinidad con NaCl y con 5.33 dS m⁻¹ de Na₂SO₄, probablemente se deba a que es poliploide, característica que posiblemente eleve su capacidad de reaccionar favorablemente a las variaciones ambientales (Palomino *et al.*, 2007).

Can *et al.* (2017) evaluaron la respuesta de Frijol (*Phaseolus vulgaris*) a la salinidad generada por NaCl, Na₂SO₄ y NaHCO₃, y observaron que, al cabo de 22 días, la longitud y la biomasa fresca y seca del vástago presentaron mayores afectaciones al ser sometidas a condiciones de salinidad con NaHCO₃ que con NaCl, Na₂SO₄. Además, dicha sal también fue la que más disminuyó el porcentaje de germinación del frijol. Dichos resultados coinciden con los obtenidos en esta investigación, debido a que variables como la biomasa del vástago, longitud, número y emergencia de nuevas hojas de *A. salmiana* resultaron severamente afectadas al ser expuestas a NaHCO₃ en comparación con las otras sales. Tales afectaciones provocadas por el NaHCO₃ quizá, puedan atribuirse al efecto osmótico y a la generación de pH alcalino que afecta la actividad y los procesos metabólicos en las células (Yildirim *et al.*, 2006; Pratap y Sharma, 2010).

5.6 Concentración de azúcares en hoja

5.6.1 NaCl

Las diferencias en el contenido de azúcares totales por efecto de los tratamientos con NaCl fueron significativas ($p=0.0018$) respecto al testigo. Con 5.24, 9.05 y 13.23 dS m⁻¹ la disminución de los azúcares representó el 55.94, 64.58 y 46.33 % respecto al testigo. Por lo que el nivel de salinidad de NaCl en el medio, no indujo la acumulación de azúcares totales en las plantas de *A. salmiana* (Cuadro 15).

Cuadro 15. Concentración de azúcares totales en *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaCl más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaCl (dS m ⁻¹)	Azúcares totales (mg g ⁻¹ PF)
Testigo 2.9	22.3992 \pm 2.6654 a
5.24	9.8669 \pm 1.7619 b
9.05	7.9324 \pm 2.2578 b
13.23	12.0205 \pm 3.0392 ab
16.78	24.0514 \pm 3.6889 a

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

De acuerdo con Hoekstra y Buitink (2001) y Velázquez *et al.* (2015) los azúcares solubles pueden proteger a las células en estrés al equilibrar la fuerza osmótica del citosol con la de la vacuola, interactuando con las macromoléculas celulares y estabilizando su estructura (El-Tayeb, 2006). Sin embargo, en esta investigación, las plantas de *A. salmiana* no acumularon estos solutos como respuesta al estrés salino con NaCl.

5.6.2 Na₂SO₄

Para los niveles de salinidad de Na₂SO₄ se transformaron los datos por no cumplir homogeneidad de varianza mediante la raíz cuadrada de la variable respuesta, posteriormente los resultados transformados fueron regresados a los originales.

Con $p < 0.0001$, las diferencias en el contenido de azúcares totales por efecto de las CE de Na₂SO₄ fueron significativas. En comparación con el testigo, la acumulación de azúcares incrementó 60.20 % con 15.70 dS m⁻¹. Los tratamientos con CE de 8.64 y 13.05 dS m⁻¹ no mostraron efectos significativos en la acumulación de estos solutos. Así mismo el tratamiento con 5.33 dS m⁻¹ resultó estadísticamente igual al testigo (Cuadro 16).

Cabe mencionar que, en condiciones de estrés abiótico se induce la acumulación de azúcares totales debido a que están fuertemente correlacionados con la tolerancia al estrés en plantas (Hoekstra y Buitink, 2001), y de acuerdo con Bohnert *et al.* (1995) los azúcares solubles también pueden funcionar como un osmoprotector, estabilizando las membranas celulares y manteniendo la turgencia celular.

Cuadro 16. Concentración de azúcares totales en *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na₂SO₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de Na ₂ SO ₄ (dS m ⁻¹)	Azúcares totales (mg g ⁻¹ PF)
Testigo 2.9	22.3992 \pm 2.6654 b
5.33	19.9082 \pm 0.4685 bc
8.64	11.8314 \pm 1.224 d
13.05	19.1652 \pm 5.8561 cd
15.70	35.8851 \pm 7.6014 a

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

5.6.3 NaHCO₃

Para el nivel de salinidad de 17.76 dS m⁻¹ de NaHCO₃ no se analizó la concentración de azúcares totales debido a la poca muestra obtenida.

Se utilizó el método no paramétrico de Kruskal-Wallis por no cumplir supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, donde el valor de $p=0.0088$ mostró diferencias significativas, por lo tanto, con base en la comparación de medias se obtuvieron los siguientes resultados. Con los niveles de salinidad de 5.31, 8.97 y 14.7 dS m^{-1} de NaHCO_3 el contenido de azúcares totales disminuyó significativamente en 98.45, 98.41 y 93.93 % con respecto al testigo (Cuadro 17).

Cuadro 17. Concentración de azúcares totales en *A. salmiana* con respecto a cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO_3 más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO_3 (dS m^{-1})	Azúcares totales (mg g^{-1} PF)
Testigo 2.9	22.3992 ± 2.6654 a
5.31	0.3469 ± 0.0093 c
8.97	0.3559 ± 0.0072 c
14.7	1.3582 ± 0.05 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (comparaciones múltiples de medias de rangos, $p < 0.05$, método de Kruskal-Wallis).

5.7 Concentración de prolina en hoja

5.7.1 NaCl

Los tratamientos de NaCl con CE de 5.24, 9.05, 13.23 y 16.78 dS m^{-1} no mostraron efecto significativo ($p=0.1273$) en la concentración de prolina en hojas de las plantas de *A. salmiana*. El promedio general de prolina en hojas fue de 75.6318 ± 8.5238 nmoles g^{-1} PF.

5.7.2 Na_2SO_4

La cantidad de prolina en las plantas de *Agave salmiana*, con las sales de Na_2SO_4 presentaron diferencias significativas ($p=0.0215$). El efecto de los tratamientos de 5.33, 8.64 y 13.05 dS m^{-1} de Na_2SO_4 fue estadísticamente igual al del testigo en la concentración de prolina. Sin embargo,

la concentración de prolina con el tratamiento de 15.70 dS m⁻¹ de Na₂SO₄ disminuyó 46.56 % con respecto al testigo (Cuadro 18).

Cuadro 18. Concentración de prolina en hojas de *A. salmiana* por el método de Bates *et al.*, 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de Na₂SO₄ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.

Nivel de salinidad de Na ₂ SO ₄ (dS m ⁻¹)	Prolina (nmoles g ⁻¹ PF)
Testigo 2.9	75.63 ± 8.5238 ab
5.33	100.96 ± 12.1931 a
8.64	69.10 ± 10.9516 ab
13.05	87.62 ± 17.4003 ab
15.70	40.41 ± 2.3049 b

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, p < 0.05).

5.7.3 NaHCO₃

Los tratamientos de NaHCO₃ con CE de 5.31, 8.97, 14.7 y 17.76 dS m⁻¹ no mostraron diferencias significativas (p=0.2156) en la concentración de prolina en hojas de las plantas de *A. salmiana*. el promedio general de la concentración de prolina fue de 75.63 ± 8.5238 nmoles g⁻¹ PF.

5.8 Concentración de prolina en raíz

5.8.1 NaCl

La cantidad de prolina en raíz con los tratamientos de NaCl mostró diferencias significativas (p=0.0036). Se transformaron los datos con la raíz del logaritmo natural de la variable de respuesta debido al incumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianza. Después de realizar el análisis de varianza y la prueba de Tukey, los datos se transformaron al origen inicial. El efecto del tratamiento de 16.78 dS m⁻¹ de NaCl resultó significativamente superior en la concentración de prolina de 53.5132 ± 12.8430 a 115.0960 ± 19.0579 nmoles g⁻¹ PF con respecto

al testigo. Los tratamientos con CE de 5.24, 9.05 y 13.23 dS m⁻¹ de NaCl fueron iguales al testigo en el contenido de prolina de la raíz (Cuadro 19).

Cuadro 19. Concentración de prolina en raíz de *A. salmiana* por el método de Bates *et al.*, 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaCl más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones ± error estándar.

Nivel de salinidad de NaCl (dS m ⁻¹)	Prolina (nmoles g ⁻¹ PF)
Testigo 2.9	53.5132 ± 12.8430 b
5.24	47.7271 ± 1.0891 b
9.05	47.1898 ± 4.2114 b
13.23	47.8782 ± 7.1675 b
16.78	115.0960 ± 19.0579 a

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, p < 0.05).

5.8.2 Na₂SO₄

En cuanto a la concentración de prolina en la raíz de *A. salmiana*, el efecto de los tratamientos con las sales de Na₂SO₄ con CE de 5.33, 8.64, 13.05 y 15.7 dS m⁻¹, no mostraron efectos significativos (p=0.8107) con respecto al testigo. El promedio general de la concentración de prolina fue de 53.5132 ± 12.8430 nmoles g⁻¹ PF.

5.8.3 NaHCO₃

Las diferencias en la concentración de prolina en raíz con los tratamientos de NaHCO₃ fueron significativas (p=0.0410). El efecto del tratamiento con CE de 14.7 dS m⁻¹ fue significativamente inferior a los demás tratamientos, con la concentración de prolina más baja la cual disminuyó 62.08 % con respecto al testigo (Cuadro 20).

Cuadro 20. Concentración de prolina en raíz de *A. salmiana* por el método de Bates *et al.*, 1973, utilizando cuatro niveles de conductividad eléctrica de NaHCO₃ más el testigo. Los valores son promedio de cuatro repeticiones \pm error estándar.

Nivel de salinidad de NaHCO ₃ (dS m ⁻¹)	Prolina (nmoles g ⁻¹ PF)
Testigo 2.9	53.5132 \pm 12.8430 a
5.31	45.9868 \pm 4.5340 ab
8.97	51.4733 \pm 6.6609 ab
14.7	20.2914 \pm 2.0049 b
17.76	41.5185 \pm 6.1058 ab

Letras diferentes indican que las medias son significativamente diferentes (Prueba de Tukey, $p < 0.05$).

De acuerdo con (Radi *et al.*, 2013) la acumulación de azúcares solubles y prolina en plantas en condiciones de estrés salino protegen a la célula al equilibrar la fuerza osmótica del citosol con la de la vacuola y el ambiente externo. Sin embargo, los resultados de la medición de dichas variables en este trabajo de investigación mostraron que las concentraciones de azúcares totales de las plantas de *A. salmiana* disminuyeron significativamente al ser expuestas a los tratamientos con NaCl y NaHCO₃, lo cual coincide con lo reportado por Hanson y Hitz (1982) y Morgan (1992), quienes mencionan la incapacidad de la biosíntesis de azúcares de algunas especies en condiciones de estrés salino. No obstante, con CE de 15.70 dS m⁻¹ de Na₂SO₄ la concentración de azúcares de *A. salmiana* incrementó 60.20 %, dicho factor posiblemente contribuye con la tolerancia a la salinidad, ya que la acumulación de azúcares está relacionada con los mecanismos de tolerancia a sequía y salinidad de diversas especies (Pattanagul y Thitisaksakul, 2008).

Con base en la acumulación de prolina, se dice que este aminoácido está asociado con la tolerancia al estrés abiótico (Bänziger *et al.*, 2000). Este efecto ha sido observado en diversas especies cultivadas como respuesta al estrés hídrico, concentrando la mayor cantidad de prolina en el tejido apical radical (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2005). En lo que respecta a *Agave*, Peña-

Valdivia y Sánchez-Urdaneta (2009) reportaron un incremento en la concentración de prolina de raíz en plántulas de *A. salmiana*. Lo anterior, concuerda con los resultados de esta investigación, ya que con los tratamientos empleados de NaCl no se modificó el contenido de prolina en las hojas similar a lo ocurrido con los tratamientos de NaHCO₃. Pero, en raíz la concentración de prolina incrementó significativamente (2.15 veces) con respecto a las plantas testigo de NaCl; Hare y Cress (1997) sugieren que el aumento de prolina en algunas especies de *Agave* probablemente indique una función de regulación osmótica.

VI. CONCLUSIONES

- El número de hojas, la exposición de hojas nuevas, la longitud de hojas y la biomasa seca de *A. salmiana* no se afectan al ser expuestas a CE de 5.24, 9.05 y 13.23 dS m⁻¹ de NaCl.
- No existe relación entre el contenido de azúcares totales y de prolina con la tolerancia al estrés salino de *A. salmiana* provocado por Na₂SO₄ y NaHCO₃.
- El aumento del contenido de prolina en las raíces de *A. salmiana* muestra una relación positiva con la tolerancia a la salinidad con 16.78 dS m⁻¹ de NaCl.
- La tolerancia de *A. salmiana* a la salinidad resultó mayor para NaCl que para Na₂SO₄ y NaHCO₃.
- El daño provocado a *A. salmiana* por efecto de la salinidad fue: NaHCO₃>Na₂SO₄>NaCl.

VII. LITERATURA CITADA

- Ayers, A. D. 1952. Seed germination as affected by soil moisture and salinity. *Agronomy Journal*. 44 (2):82-84.
- Bänziger, M., Edmeades, G. O., Beck, D. L., Bellon, M. R. 2000. Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: from theory to practice, CIMMYT, México. 68p.
- Bates, L. S., Waldren, R.P., and Teare, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*. 39: 205–207. doi: 10.1016/j.dental. 2010.07.006.
- Bergesten, S. J.; Koeser, A. K.; Stewart, J. R. 2016. Evaluation of the Impacts of Salinity of Biomass and Nutrient Levels of Agave Species with Agricultural Potential in Semiarid Regions. *Horticultural Science*. Vol. 51. No 1.. USA. (ISSN 0018-5345).
- Bergsten, S. J. 2013. Certain Agave Species Exhibit the Capability to be Moderately Productive Under Conditions of High Salt and Drought Stress. *All These and Dissertations*. 3818. Consultado el 21 de febrero de 2019. Disponible en: <http://scholarsarchive.byu.edu/etd/3818>
- Bernstein, L. and Ayers, A. 1953. Salt tolerance of five varieties of carrots. *Proceedings of American Society for Horticultural Science*. 61:360-366.
- Bohnert, H. J. Nelson, D. E., Jensen, R. G. (1995) Adaptations to environmental stresses. *Plant cell*. 7(7):1099.
- Can, C. A., Cruz, C. E., Ortega, E. H. M., Sánchez, B. E. I., Madueño, M. A., Bojórquez, S. J. I., Mancilla, V. O. R. 2017. Respuestas de *Phaseolus vulgaris* a la salinidad generada por NaCl, Na₂SO₄ y NaHCO₃. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 8 (6): 1287-1300.
- Can, C. A., Ramírez, G. L. G., Ortega, E. H. M., Cruz, C. E., Flores, R. D., Sánchez, B. E. I., y Madueño, M. A. 2014. Germinación y crecimiento de *Phaseolus vulgaris* L. en condiciones de salinidad. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 5(5):753-763.
- Castillo, M. L. E. 2007. Introducción al SAS para Windows. 3ra Edición. Universidad Autónoma Chapingo UACH. 180-186 p.

- Clavero, C. T. y Razz, G. R. 2002. Efecto de la salinidad en el crecimiento de *Gliricidia sepium*. Centro de Transferencia de Tecnología en Pastos y Forrajes. *Revista Científica*:12 (Suplemento 2): 517-518.
- Colunga, G-M., P; Larqué S., A.; Eguiarte, L.E. y Zizumbo V., D. 2007. En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves. P. Colunga G-M.; A. Larqué S.; L.E. Eguiarte y D Zizumbo V., (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán. Yucatán, Méx. 395 p.
- Cushman, J. C., Davis, S. C., Yang, X., y Borland, A. M. 2015. Development and use of bioenergy feedstocks for semi-arid and arid lands. *Journal of Experimental Botany*. 66(14):4177-4193.
- FAO. 2005. Management of irrigation-induced salt-affected soils. Joint publication of CISEAU, IPTRID and FAO, Rome. 34-65p.
- FAO. 2008. Land and Plant Nutrition Management Service. Consultado el 17 de junio de 2019. Disponible en: <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>.
- Farissi, M., Ghoulam, C., and Bouizgaren, A. 2013. Changes in water deficit saturation and photosynthetic pigments of alfalfa populations under salinity and assessment of proline role in salt tolerance. *Agricultural Sciences Research Journal* 3:29-35.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2008. Land and Plant Nutrition Management Service.
- García-Herrera, E. J., Méndez-Gallegos, S. J., Talavera-Magaña, D. 2010. El género *Agave* spp. en México: Principales usos de importancia socioeconómica y agroecológica. *Revista Salud Pública y Nutrición*, (ISSN 1870-0160) 109p.
- García, M. A. 2002. The distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. *Cactus & Succulent Journal of America*. Consultado el 22 de diciembre de 2017. Disponible en: http://www.agavaceae.com/agavaceae.com/botanik/pflanzen/botanzeige_scan_en.asp?gnr=110&cat=&scan=110-4
- García, M. A. J. 2007. Los Agaves de México. *Ciencias*. 87:15-23.

- García, M. A. y Galván, R. V. 1994. Riquezas de las familias Agaváceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 56:7-24.
- González, R. S. L. 2009. Germinación de diferentes cultivos en condiciones de salinidad cuantitativa y cualitativa. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados, Texcoco, Edo de México, México. 183p.
- Greenway, H. and Munns, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*. 31:149-190.
- Hanson, A. D., Hitz, W. D. 1982. Metabolic responses of plant water deficit. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 33 (1):63-203.
- Hare, P.D. y Cress, W.A. 1997. Metabolic implications of stress induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21:79-102.
- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J.-K., and Bohnert, H. J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 51: 463-499.
- Hoekstra, F. A. and Buitink, J. 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in Plant Science*. 8:431-438.
- Ibrahim, K.M., Collins, J. C. and Collin, H. A. 1991. Effects of salinity on growth and composition on *Coleus blumei* and *Salvia splendens*. *Journal of Horticultural Science*. 66 (2):215-222.
- Lewis, R. 2002. Using transgenesis to create salt-tolerant plants. *The Scientist*.
- Mass, E. V. and Nieman R.H. 1978. Physiology of plant tolerance to salinity. In: G. A. Jung. (Ed). *Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions*. 277-299 pp. *American Society Agronomy Special Publication No. 32*.
- Mass, E.V., y Hoffman, G.J. 1977. Crop salt-tolerance current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage division*. 103(2):115-134.
- Mesa, D. 2003. Obtención de plantas resistentes a la salinidad para los suelos salinos cubanos. *Revista Cubana de Ciencias Agrícolas*. 37(3):217-226.

- Miyamoto, S. 2008. Salt tolerance of landscape plants common to the Southwest. Texas Water Resources Institute, El Paso, Texas. 22-26p.
- Montreuil, J., Spik G., Fournet B., Toillier T. 1997. Nonenzymatic determinations of carbohydrates. *In: Multon L (ed). Analysis of Food Constituents. Wiley. USA. 112-114p.*
- Morgan, JM. 1992. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology. 1 (9):67-76.*
- Munns, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soil: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell and Environment. 16:15-24.*
- Munns, R. 2007. Utilizing genetic resources to enhance productivity of salt-prone land. CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources 2, No. 009. Consultado el 6 de Octubre de 2018. Disponible en: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/FullTextPDF/2007/20073085809.pdf>
- Munns, R. and Sharp, R.E. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. *Australian Journal of Plant Physiology. 20:425-437.*
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. Trillas. México. 211p.
- Palomino, G., Martínez, J. y Méndez, I. 2007. Variación inter e intra específica en especies de Agave por citometría de flujo y análisis de sus cromosomas. *In: Colunga-García Marín P., Larqué S.A., Eguiarte L.E. y Zizumbo-Villareal D. (Eds). En lo Ancestral hay Futuro: del Tequila, los Mezcales y otros Agaves, pp. 41-66, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida.*
- Passioura, J. B. and Munns, R. 2000. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Australian Journal of Plant Physiology. 27:941-948.*
- Pattanagul, W., y Thitisaksakul, M. 2008. Effect of salinity stress on growth and carbohydrate metabolism in three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity tolerance. *Indian Journal of Experimental Biology. 56:736-742.*

- Peña-Valdivia, C. B. y Sánchez-Urdaneta, A. B. 2009. Effects of substrate water potential in root growth of *Agave salmiana* otto ex Salm-Dyck seedlings. *Biological Research*. 42:239-248.
- Pratap, V. and Sharma, Y. K. 2010. Impact of osmotic stress on seed germination and seedling growth in black gram (*Phaseolus mungo*). *Journal of Environmental Biology*. 31:721-726.
- Qadir, M. y Schubert, S. 2002. Degradation processes and nutrient constraints in sodic soils. *Land Degradation and Development*. 13:275-294.
- Qadir, M., Quillerou, E., Nangia, V., Murtaza, G., Singh, M., Thomas, R. J. Dreschel, P., and Noble, A. D. 2014. Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum*. 38: 282-295.
- Radi, A. A., Farghaly, F. A., and Hamada, A. M. 2013. Physiological and biochemical responses of salt-tolerant and salt-sensitive wheat and bean cultivars to salinity. *Journal of Biology and Earth Sciences*. 3(1):72-88.
- Ramoliya, P. J., Patel, H. M. y Pandeya, N. 2006. Effect of salinization of soil on growth and nutrient accumulation in seedlings of *Prosopis cineraria*. *Journal of Plant Nutrition*. 29:283-303.
- Rengasamy, P. 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 42. 351-651.
- Richards, L. A. 1974. Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos: Manual 60. 1ra reimpresión. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América. Centro Regional de Ayuda Técnica, México. 172 p.
- Salinas, M. J. L. 2015. Efecto de la Salinidad Cualitativa y cuantitativa en la germinación de semillas de verdolaga (*Portulaca oleracea* L.). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Texcoco, Edo de México, México. 114 p.
- Sánchez G. P. 2006. Curso Nutricion Vegetal (EDA-651).

- Sánchez-Urdaneta A.B., Peña-Valdivia C.B., Trejo C., Aguirre R.J.R. y Cárdenas S.E. 2005. Root growth and proline content of drought sensitive and tolerant maize (*Zea mays* L.) under different water potentials. *Cereal Research Communications* 33:697-704.
- Sánchez-Urdaneta A.B., Peña-Valdivia C.B., Trejo C., Aguirre R.J.R., Cárdenas E. y Galicia J. A. B. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia*. 28:597-603.
- Schuch, U. K., y Kelly, J. J. 2008. Salinity tolerance of cacti and succulents. College of Agriculture and Life Sciences, University of Arizona, Tucson, AZ. Turfgrass, Landscape and Urban IPM Research Summary, (P-155). Consultado el 17 de diciembre de 2017 de: <http://hdl.handle.net/10150/216639>
- Schutle, P. J. 2009. Water transport processes in desert succulents plants. In: De la Barrera, E.; Smith, W. K. Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Parks Nobel. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Consultado el 22 de diciembre de 2017. Disponible en: https://books.google.com.mx/books?id=RF3Ew5QDTGEC&pg=PA39&lpg=PA39&dq=water+transport+processes+in+desert+succulents+plants.+Schulte,+2009&source=bl&ots=lsapyeEGVu&sig=gxbCY3p14Bdp5FqJZftQ2QIHJm8&hl=es419&sa=X&ved=0ahUEwi_x-uum8vYAhWWyIMKHdxMAqcQ6AEIODAG#v=onepage&q=agave&f=false
- SEMARNAP-INEGI. 1998. Estadística del Medio Ambiente, México 1997. Informe de la Situación General en Materia de Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente, 1995-1996, INEGI, México.
- Shabala, S. and Cuin, T.A. 2008. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum*. 133:651–669.
- Shabala, S. and Shabala, L. 2011. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *BioMolecular Concepts*. 2:407-419.
- Shabala, S., and Munns, R. 2012. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. *Plant Stress Physiology*. 1:59-93.

- Shabala, S.N. and Lew, R.R. 2002. Turgor regulation in osmotically stressed *Arabidopsis* epidermal root cells. Direct support for the role of inorganic ion uptake as revealed by concurrent flux and cell turgor measurements. *Plant Physiology*. 129:290-299.
- Shabala, Sergey; Munns, Rana. 2017. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. In: S. Shabala, (Eds). *Plant Stress Physiology*, 2nd Edition. CABI; 2017. 24-63p.
- Steiner, A. A. 1984. The universal nutrient solution. Proceedings of the 6th International Congress on Soilless. Culture International Soc. For Soilless Culture. ISOSC. Wageningen, The Netherlands. 633-649p.
- Wang W., Vincour B., and Altman A. 2003. Plant response to drought salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*. 218: 1-14.
- Yildirim E., Güvenc I. and Turkey E. 2006. Salt tolerance of pepper cultivars during germination and seedling growth. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 30:347-353.
- Zhang, L., Chen, F., Zhang, G.Q., Zhang, Y.Q., Niu, S., Xiong, J.S., Lin, Z., Cheng, Z.M., y Liu, Z.J. 2016. Origin and mechanism of crassulacean acid metabolism in orchids as implied by comparative transcriptomics and genomics of the carbón fixation pathway. *Plant Journal*. 86(2):175-85.