

Hongos micorrizas arbusculares: la simbiosis de los múltiples beneficios

Arbuscular mycorrhizal fungi: the symbiosis of multiple benefits

Delgado Silva, 1 Heysell Dodanig; Gutiérrez Montoya, 2 Laura Victoria

1 Heysell Dodanig Delgado Silva 1
heysell.delgado@piensa.uni.edu.ni
Universidad Nacional de Ingeniería, Nicaragua
2 Laura Victoria Gutiérrez Montoya 2
lauravgutierrezm99@gmail.com
Universidad Nacional de Ingeniería, Nicaragua

Revista Científica de Ciencia y Tecnología El Higo
Universidad Nacional de Ingeniería, Nicaragua
ISSN-e: 2413-1911
Periodicidad: Anual
vol. 12, núm. 2, 2022
alba.diaz@norte.uni.edu.ni

Recepción: 09 Agosto 2022
Aprobación: 19 Septiembre 2022

URL: <http://portal.amelica.org/ameli/journal/230/2304263008/>

DOI: <https://doi.org/10.5377/elhigo.v12i2.15196>

Resumen: Ante los diversos fenómenos naturales y antropogénicos que se desarrollan a nivel global se hace necesario el uso de herramientas biotecnológicas que maximicen las capacidades de respuesta de los organismos en sus múltiples entornos. Los hongos micorrizas arbusculares (HMA) son la alternativa óptima para satisfacer la demanda actual del sector agrícola en armonía con el ecosistema; el presente artículo tiene por objetivo corroborar los múltiples beneficios reportados por esta asociación simbiótica a través de una revisión y análisis del estado del arte. La interacción HMA-planta crea tolerancia a factores de estrés abiótico, promueve el crecimiento vegetal y un aumento en la productividad, además existe una especial promoción en el biocontrol de plagas, reporta un incremento en la calidad del suelo y absorción de metales pesados y podría ser una herramienta clave en la mitigación del cambio climático. Los HMA son una opción que permite restablecer el rol ecológico de la microbiología del suelo con los cultivos, con el fin de cumplir con el desarrollo sostenible, propuesto por la Organización de Naciones Unidas (ONU), que tiene un compromiso común y universal: erradicar la pobreza y fomentar la seguridad alimentaria.

Palabras clave: Biotecnología agrícola, bioprotectores, biofertilizantes, calidad de suelo, ambiente.

Abstract: Given the various natural and anthropogenic phenomena that are taking place globally, it is necessary to use biotechnological tools that maximize the response capabilities of organisms in their multiple environments. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are the optimal alternative to satisfy the current demand of the agricultural sector in harmony with the ecosystem; This article aims to corroborate the multiple benefits reported by this symbiotic association through a review and analysis of the state of the art. The AMF-plant interaction creates tolerance to abiotic stress factors, promotes plant growth and an increase in productivity, there is also a special promotion in pest biocontrol, reports an increase in soil quality and absorption of heavy metals and could be a key tool in mitigating climate change. The AMF are an option that allows restoring the ecological role of soil microbiology with crops, in order to comply with sustainable development, proposed by the United

Nations Organization (UN), which has a common and universal commitment: to eradicate poverty and promote food security.

Keywords: Agricultural biotechnology, bioprotectors, biofertilizers, soil quality, environment.

INTRODUCCIÓN

Históricamente el desarrollo humano se ha dado a expensas de la sobre explotación de los recursos naturales. La necesidad de satisfacer la demanda de bienes y servicios ha desencadenado una serie de problemas de índole ambiental como la pérdida de biodiversidad, deforestación, contaminación de aguas superficiales y subterráneas, disminución en la calidad de los suelos y el cambio climático (Benítez-Díaz & Miranda-Contreras, 2013; Meira, 2013); este último ha repercutido seriamente en el sector agrícola con una serie de factores de estrés abiótico como la sequía, intrusión salina, incidencia de plagas y enfermedades, pérdida de tierras cultivables, todo esto hace necesario desarrollar tecnologías resilientes (Recchia et al., 2018).

Los problemas ambientales relacionados con el crecimiento constante y desordenado de la población han llevado al empleo de malas prácticas agrícolas (Aguilar et al., 2016). En Nicaragua particularmente se ha creado dependencia de productos agroquímicos principalmente los organofosforados, carbamatos, triazinas y piretroides (Minzer et al, 2017), también, se ha recurrido a sistemas productivos pocos tecnificados, lo que ha desencadenado en una degradación extrema del ecosistema y por consiguiente un avance excesivo de la frontera agrícola (Benítez-Díaz & Miranda-Contreras, 2013).

Los hongos micorrizas arbusculares (HMA) han demostrado ser una alternativa biotecnológica que permite optimizar los recursos, ofreciendo un sinnúmero de beneficios como una mejor tolerancia a los factores de estrés abióticos (Porcel et al., 2012), biorremediación por la acumulación de metales pesados (Pérez et al., 2019), bioprotección (Mohamed et al, 2019) su particular sistema radicular los convierte en un aliado natural para la fertilización (Durán et al., 2013). Además, tiene un efecto directo en el ecosistema, ya que mejoran la estructura y agregación del suelo (Barbosa et al., 2019); su asociación incrementa el crecimiento del huésped y cambia los niveles morfológicos, fisiológicos y nutricionales de las plantas (Muñoz, 2018).

En esta revisión se concentran los beneficios que genera la simbiosis de HMA-plantas, además de la función que desempeñan en el suelo, pues contribuyen a revertir la tendencia actual de degradación del ambiente por la intensificación de la producción agrícola; siendo la tecnología idónea para asegurar soberanía y seguridad alimentaria. Se pretende comprobar y afianzar las funciones de los HMA, para su utilización como herramienta tecnológica ecoamigable y sostenible que favorece el reciclado de nutrientes, la biodiversidad y los mecanismos de regulación natural.

NOTAS DE AUTOR

- 1 Es Ingeniero Químico, maestrante de la Maestría en Ciencias Ambientales con Mención en Ingeniería Ambiental del Programa de Investigación, Estudios Nacionales y Servicios del Ambiente (PIENSA-UNI). Además, es Investigadora Acreditada de la UNI. Ha desarrollado proyectos en el área de biotecnología con enfoques agrícola y ambiental. Actualmente labora como responsable del Laboratorio de Biotecnología PIENSA-UNI.
- 2 Es Ingeniero Químico, maestrante de la Maestría en Ciencias Ambientales con Mención en Ingeniería Ambiental del Programa de Investigación, Estudios Nacionales y Servicios del Ambiente (PIENSA-UNI). Ha desarrollado proyectos de ingeniería sanitaria y gestión ambiental, así como aplicaciones de la biotecnología para la gestión integral de sustancias contaminantes. Actualmente labora en el sector energético del país.

DESARROLLO

El término micorriza se refiere a la asociación mutualista establecida entre las raíces de la mayoría de las plantas y ciertos hongos del suelo. Se trata de una simbiosis que se da en más de un 80% de las plantas terrestres y está presente en la mayoría de los hábitats naturales (Hernández y Chailloux, 2014). Se han identificado 5 000 especies de hongos micorrizas, sus divisiones son Basidiomycota, Ascomycota y Glomeromycota (Ruiz et al., 2013).

Los hongos micorrizas están divididos según su estructura en tres grupos fundamentales: Ectomicorrizas, Ectendomicorrizas, que incluye Arbutoides y Monotropoides; y las Endomicorrizas, caracterizadas por la colonización intracelular del hongo, que a su vez se subdividen en Ericoides, Orquidoides y Arbusculares (Ojeda et al., 2014). Los HMA son uno de los microorganismos beneficiosos más estudiados y empleados en la actualidad, estos microorganismos por su naturaleza pertenecen al suelo, pero el hombre ha logrado aislarlos y reproducirlos de manera vertiginosa, convirtiéndose en un gran aliado del productor y de personas que lo emplean para diferentes fines y propósitos naturales y ecológicos (López, 2016)

Papel de los HMA en la tolerancia al estrés abiótico

Cuando las plantas se desarrollan en suelos con déficit de humedad y pocos nutrientes, la simbiosis de HMA-planta incrementa el área de absorción efectiva de agua y nutrientes, estos son absorbidos por las hifas extramatriciales generadas por la simbiosis, lo que mejora el crecimiento y reproducción de las plantas en dichas condiciones. De acuerdo a Baum et al. (2015) ha sido ampliamente demostrado como la simbiosis de los HMA confiere tolerancia a estrés hídrico, las plantas ante la percepción de estrés secretan una molécula de señalización llamada estrigolactona (fitohormona) para pedir ayuda a los HMA de inmediato.

Las especies *Glomus mosseae* y *Glomus intraradices* en simbiosis con *Vigna radiata* L., mejoran la conductividad hidráulica de su raíz gracias a la extensión de micelios en el suelo, aumentan la tasa de crecimiento y absorción de nutrientes, mejorando así el rendimiento de las semillas (Yagoob et al, 2012). Las plantas de *Cicer arietinum* L. inoculadas con *Rhizophagus irregularis* y *Mesorhizobium mediterraneum* bajo déficit hídrico moderado y sin él, demostraron que aumentan hasta un 22% el contenido de proteína en el grano e incrementan la biomasa de la planta (Oliveira et al., 2017).

El *Glomus intraradices* es el hongo más beneficioso para mejorar el crecimiento de palma datilera por suministro restringido de agua, el efecto está ligado a un aumento en la elasticidad de las paredes celulares de las hojas que permitió mantener un alto contenido de agua en las hojas sin disminuir el potencial hídrico (Baslam et al., 2014). Con este tipo de investigación se afirma la idea de Muñoz (2018) acerca de la aplicación de HMA para el desarrollo de la agricultura en regiones áridas, desérticas y semidesérticas, pero especialmente para cultivo de leguminosas y granos básicos, ya que producen procesos de transgénesis de una forma levemente inducida, lo que garantiza un consumo mínimo de agua aún en situaciones de estrés hídrico grave.

Otro factor de estrés abiótico grave a nivel mundial es la salinidad en suelos, porque disminuye la producción de cultivos en más del 20% de las tierras en todo el mundo. Los HMA son de importancia para este estrés, manteniendo el crecimiento y la productividad de las plantas (Porcel et al., 2012). La altura de la planta, el peso de los brotes, el área foliar y número de hojas, en caupí (*Vigna unguiculata* L.) mejoraron un 49,52%, 80,48%, 41,13% y 41,71% respectivamente, gracias HMA (Abeer et al., 2015). Por otro lado, Porcel et al. (2012) detectaron que hay una mejor eficiencia fotosintética y uso del agua en condiciones de estrés salino.

Estos efectos positivos de los HMA se atribuye a la existencia de mayores proporciones K^+ / Na^+ en los tejidos vegetales, reducción del impacto negativo de la salinidad al prevenir la absorción excesiva de Na^+ y un mejor ajuste osmótico por acumulación de solutos compatibles como prolina, glicina betaína, fenoles o azúcares solubles, así como la absorción de elementos minerales que tienen un impacto directo en la osmorregulación de las plantas (Abeer et al., 2016; Porcel et al., 2012).

Además de los efectos anteriores, la simbiosis con los HMA mejora el sistema de enzimas antioxidantes, garantizando una mejor eliminación de especies reactivas del oxígeno (ROS) (Abeer et al., 2015). En el árbol Talh (*Acacia gerrardii* Benth.) con antioxidantes SOD, CAT, POD, GR, APX, DHAR, MDAHR y GSNOR; en este caso particular, también se mejora el valor nutricional en términos de aumento del contenido total de lípidos, fenoles y fibra, aun con la reducción de la peroxidación lipídica como un mecanismo de tolerancia a la sal (Abeer et al., 2016).

En particular las plantas de palma datilera (*Phoenix dactylifera* L.) en simbiosis con HMA toleran la sal a través de estrategias, como el aumento de la absorción de nutrientes (particularmente P y Ca²⁺), incremento en el contenido de clorofila y contenido relativo de agua, conductancia estomática, actividades enzimáticas antioxidantes (superóxido dismutasa, ascorbato peroxidasa, catalasa), y la disminución de la peroxidación lipídica y el contenido de H₂O₂ (Ait-El-Mokhtar et al., 2020).

Desempeño de los HMA como bioprotectores bióticos

Los HMA pueden suprimir los patógenos fúngicos y las enfermedades que causan en diversos cultivos (Gardezi et al., 2015). La inoculación simple de *Glomus* sp o combinado con *Bacillus subtilis* y *Pseudomonas fluorescens* ayuda a controlar la infección en plantas de frijol común con *Sclerotium rolfsii*, aumentando la lignificación de las paredes celulares de las raíces y la competencia con los hongos por los nutrientes del suelo y, por tanto, reducen su crecimiento (Mohamed et al., 2019); bajo otras condiciones Torres et al. (2021) demostró que la inoculación con HMA en la planta de café presentó mejoras en la morfología, micorrización y por ende una menor incidencia y severidad ante la plaga de la roya.

Funneliformis mosseae en simbiosis con el maíz criollo afecta el desarrollo del gusano cogollero en su estado larval, puesto que la presencia de HMA inhibe la alimentación y el desarrollo de esta plaga, fomentando la bioprotección de la planta (Hernández, 2019); para el caso de Montoya (2014) los HMA nativos en plantaciones de agave fueron el resultado idóneo para la biofertilización y su uso para la bioprotección de la marchitez por *Fusarium oxysporum*, además producen un incremento del 60% en el rendimiento promedio del cultivo. De acuerdo con Gardezi et al. (2015), los HMA producen un efecto negativo sobre los fitopatógenos al activar mecanismos de defensa de las plantas, lo cual incrementa su resistencia a enfermedades, por lo que se consideran como agentes de control biológico o como bioprotectores.

Aplicación de HMA como fertilizadores biológicos

La simbiosis HMA-planta promueve el crecimiento vegetal y un aumento en la productividad después de la inoculación, minimizando la contaminación del suelo a través de fertilizantes e insumos químicos (Carreón et al., 2013). Las plantas asociadas a los HMA se benefician por el incremento en la absorción de nutrientes como N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Mo, Fe y Mg (Ruiz et al., 2013), y macronutrientes minerales fijos como Zn, Fe y Cu (Weisany et al., 2016), por tanto, se aprecia un efecto positivo en el crecimiento y rendimiento de los cultivos.

El HMA *Glomus claroideum* en co-inoculación con seleniobacterias, mejoró el contenido de selenio en grano de trigo, contextualizando el potencial de estos microorganismos de la rizosfera para la biofortificación de cereales y sus derivados (Durán et al., 2013); ese mismo género ha demostrado un incremento en la eficiencia de las plantas hospedantes para usar los nutrientes del suelo especialmente los inmóviles como el fósforo (Mohamed et al., 2019), esto lo corrobora la investigación de Yang et al. (2012) que concluyó que el cultivo de arroz depende de la simbiosis con HMA para satisfacer sus demandas de fósforo inorgánico.

En la región de la amazonia los HMA demostraron ser la alternativa idónea para la regeneración natural de bosques altamente intervenidos, incrementando el desarrollo del estrato dosel arbóreo; se descubrió que existía una relación directamente proporcional entre el estado del bosque y la cantidad de hongos micorrizas encontrados (Reyes et al., 2019). En el mismo sentido, Moran (2021) afirma que los HMA son claves para restauración de cultivos afectados por el exceso de plaguicidas, esto en base al comportamiento agronómico del maní (*Arachis hypogaea* L.), el cual, presentó mejoras significativas con la aplicación de

HMA, produciendo un incremento en la longitud y el número de ramas, se produjo una mayor cantidad de granos aumentando de forma significativa la productividad del cultivo.

Función de los HMA en la actividad microbiana del suelo

Los hongos micorrizas con sus redes aumentan las zonas bioactivas para el transporte infoquímico mejorando la interacción bajo tierra entre plantas, microbios y animales del suelo (Barto et al., 2012). En cuanto a la relación microorganismos-HMA se han desarrollado pocas investigaciones que aclaran el tema, Xu et al (2018) reportaron que la planta *Medicago truncatula* inoculada con *Acaulospora scrobiculata*, *Gigaspora margarita*, *Funneliformis geosporum*, *Rhizophagus intraradices*, *Funneliformis mosseae* y *Glomus tortuosum*, aumentó la riqueza y diversidad de comunidades bacterianas y fúngicas del suelo a bajas concentraciones de P y en altas concentraciones solo aumenta la riqueza.

Las hifas de HMA aumentan la comunidad de bacterias de la familia *Pirellulaceae*, género *Glycomyces* y *Nonomuraea* para promover la degradación de oxitetraciclina (OTC). Cuando se usan junto con lombrices de tierra, también mejoraron la degradación de OTC al estimular la clase *Anaerolineae* y la familia *Flavobacteriaceae* (Cao et al., 2018). Existe una potencial relación entre la comunidad bacteriana del suelo y la inoculación de HMA durante la disipación de atrazina, hay varios taxones bacterianos asociados, pero un análisis reveló que *Terrimonas* y *Arthrobacter* estaban significativamente asociados con *F. mosseae* (Fan et al., 2020).

HMA como mejoradores de la calidad de suelo

Se ha demostrado que los micelios HMA afectan no solo la morfología y el funcionamiento de las raíces, sino que también mejoran las propiedades del suelo. La inoculación de HMA al suelo tiene efectos positivos en su estado de agregación (Leifheit et al., 2014), gracias a un glicoproteína, llamada glomalina, la cual, es liberada por los HMA en el entorno del suelo durante la renovación de las hifas y después de la muerte del hongo (Singh et al., 2013).

En la investigación de Barbosa et al. (2019) se observó que la inoculación con HMA favorece la formación y estabilidad de los agregados del suelo. *Acaulospora colombiana*, presentó la mayor producción de agregados secos e inmersos en agua, longitud total del micelio y producción de proteína del suelo relacionada con la glomalina, para *Acaulospora colombiana* y *Acaulospora morrowiae* fueron mayores, en comparación con el tratamiento sin inoculación. Además de mejorar la estructura del suelo, los hongos tienen la capacidad de reducir las pérdidas de nutrientes del suelo, ya que la simbiosis amplía el área de toma de nutrientes, previniendo la pérdida de nutrientes después de eventos de lixiviación inducidos por la lluvia (Cavagnaro et al., 2015).

Funneliformis mosseae en *Triticum aestivum* L. aumentan el carbono orgánico del suelo de la rizosfera, relación carbono orgánico del suelo a nitrógeno total, relación carbono a nitrógeno de la biomasa microbiana (Duan et al., 2021). Por otro lado, Weisany et al (2016), demostraron que la absorción de aceites esenciales y nutrientes minerales un sistema de cultivo intercalado en eldo-frijol micorrizado con *Funneliformis*, fomenta la biodiversidad del suelo, reducen su erosión y mejoran la fijación de nitrógeno. Por tanto, es evidente como los HMA inducen cambios en la calidad del suelo.

Participación de los HMA en suelos contaminados

En el suelo podemos encontrar metales pesados como As, Cd, Co, Cu, Ni, Zn y Cr que son fitotóxicos por encima de ciertos niveles; se ha demostrado la eficiencia de remoción de cadmio (Cd) en agua contaminada, al desarrollar una simbiosis mutualista con las raíces de *Eichhornia crassipes*, convirtiendo a la planta acuática en una fitorremediadora efectiva (Gunathilakae et al., 2018). Los HMA muestran un mecanismo para disminuir la toxicidad de metales pesados en las plantas mediante la retención de estos en las estructuras de micorrizas, como el micelio fúngico y las vesículas, lo que evita la movilización de los metales a los tejidos aéreos de la planta (Dhalaria et al., 2020). En la figura 1 se muestra el mecanismo de detoxificación establecido por dicha simbiosis.

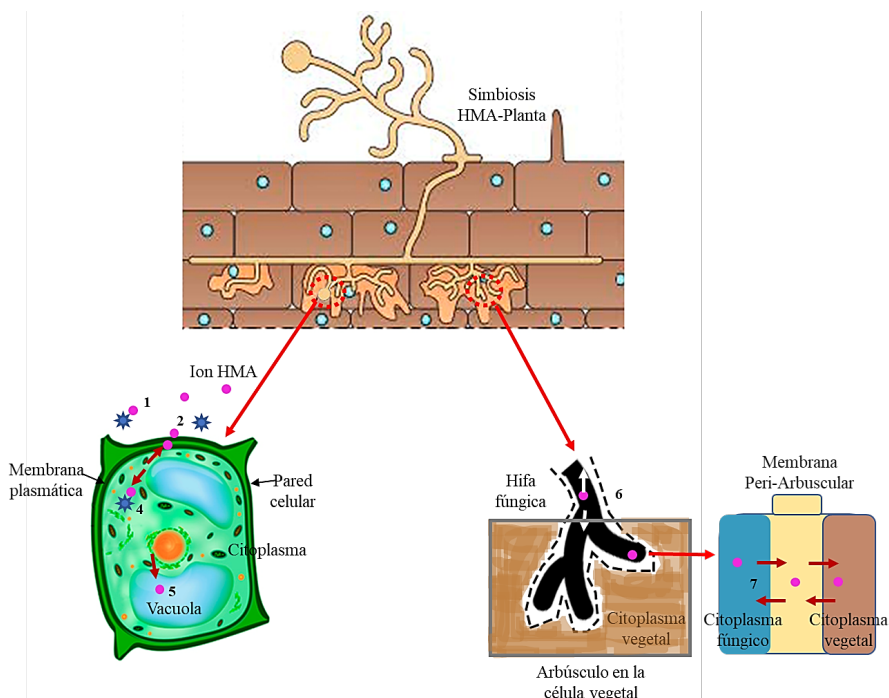


Figura 1. Mecanismo de detoxificación establecido por dicha simbiosis.

Figura 1. Se presenta un modelo hipotético del Mecanismo de detoxificación de metales pesados (HM) en plantas por simbiosis de micorrizas arbusculares. (1) Los agentes quelantes (fitoquelatinas y ácidos orgánicos de la planta y glomalinas del hongo) se unen a los iones HM del suelo. (2 y 3) Transporte de iones metálicos a través de la pared celular y la membrana plasmática (actuando como barrera selectiva y con la ayuda de transportadores) de plantas y hongos. (4) Quelación de iones HM en el citosol. (5) Secuestro de iones HM en las vacuolas de células vegetales y fúngicas. (6) Transporte de iones HM en las hifas fúngicas. (7) Exportación de iones HM del hongo a las células vegetales a través de transportadores en arbusculos.

El estudio de Bhaduri & Fulekar (2012) estableció el potencial fitorremediador de *Ipomoea aquatica* en suelos moderadamente contaminados por Cd, el cual muestra mejor acumulación en tejidos vegetales cuando se inocula con HMA, la acumulación es de hasta 100 mg/l y 88,07 %, sin síntomas visuales de toxicidad, mientras que las plantas sin HMA muestran una marcada reducción del crecimiento a la misma concentración con una acumulación de metal de 73,2 %. Por otro lado, *Glomus macrocarpum* y *Rhizoglosum intraradices* son capaces de aliviar el estrés por Cd en cultivos de cacao, por la traslocación de este a todos los órganos (tallos, hojas y raíces) y no al grano de cacao que es de importancia económica en muchos países (Pérez et al., 2019).

CONCLUSIONES

Los hongos micorrizas arbusculares son el organismo idóneo para el desarrollo tecnológico del sector agrícola con un enfoque sostenible y amigable en condiciones de resiliencia ante los diversos fenómenos naturales y antropogénicos, principalmente el cambio y la variabilidad climática; sus múltiples beneficios como la tolerancia a diversos factores de estrés abiótico (intrusión de salinidad y sequías principalmente) aseguran el cumplimiento del compromiso común establecido por las Naciones Unidas: El fomento de la seguridad alimentaria para erradicar de forma consecutiva con la pobreza y hambruna en el mundo.

Una de las principales problemáticas del sector agrícola es el uso excesivo de agroquímicos y el bajo rendimiento en los cultivos, por tanto, los HMA resultarían la herramienta biotecnológica óptima para

combatir esta problemática pues entre sus múltiples beneficios se encuentra el control biológico de plagas y su incremento en la absorción de nutrientes, lo que provoca un aumento en la producción; además son bioprotectores y biofertilizantes por excelencia.

Como una bonificación los HMA son mejoradores de la calidad físico, química y biológica del suelo; además de actuar en simbiosis con diversas plantas como fitorremediadores de metales pesados. Recientemente se ha investigado la influencia de los HMA en el ciclo natural del carbono y el nitrógeno, donde se ha demostrado que contribuyen a reducir las emisiones de gases de efecto invernadero como el N₂O, lo que sugiere que podrían desempeñar un papel en la mitigación del cambio climático, sin embargo, este aspecto debe ser estudiado a mayor detalle y análisis.

REFERENCIAS

- Abeer, H., Abd_Allah, E. F., Alqarawi, A. A., & Dilfuza, E. (2015). Induction of salt stress tolerance in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] by arbuscular mycorrhizal fungi. *Legume Research*, 38(5), 579–588.
- Abeer, H., Abd Allah, E. F., Alqarawi, A. A., Al-Huqail, A. A., & Shah, M. A. (2016). Induction of Osmoregulation and Modulation of Salt Stress in *Acacia gerrardii* Benth. by Arbuscular Mycorrhizal Fungi and *Bacillus subtilis* (BERA 71). *BioMed Research International*, 2016. Doi: 10.1155/2016/6294098
- Aguilar, W., Arce, P., Galiano, F., & Torres, T. (2016). Aislamiento de esporas y evaluación de métodos de inoculación en la producción de micorrizas en cultivos trampa. *Tecnología En Marcha, Especial B*. Recuperado de <https://www.scielo.sa.cr/pdf/tem/v29s3/0379-3982-tem-29-s3-5.pdf>
- Ait-El-Mokhtar, M., Baslam, M., Ben-Laouane, R., Anli, M., Boutasknit, A., Mitsui, T., Wahbi, S., & Meddich, A. (2020). Alleviation of Detrimental Effects of Salt Stress on Date Palm (*Phoenix dactylifera* L.) by the Application of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and/or Compost. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 131. Doi: 10.3389/FSUFS.2020.00131/BIBTEX
- Barto, E. K., Weidenhamer, J. D., Cipollini, D., & Rillig, M. C. (2012). Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science*, 17(11), 633–637. Doi:10.1016/J.TPLANTS.2012.06.007
- Barbosa, M. V., Pedroso, D. D. F., Curi, N., & Carneiro, M. A. C. (2019). Do different arbuscular mycorrhizal fungi affect the formation and stability of soil aggregates? *Ciência e Agrotecnologia*, 43. Doi: 10.1590/1413-7054201943003519
- Baslam, M., Qaddoury, A., & Goicoechea, N. (2014). Role of native and exotic mycorrhizal symbiosis to develop morphological, physiological and biochemical responses coping with water drought of date palm, *Phoenix dactylifera*. *Trees - Structure and Function*, 28(1), 161–172. Doi: 10.1007/S00468-013-0939-0/FIGURES/4
- Baum, C., El-Tohamy, W., & Gruda, N. (2015). Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Scientia Horticulturae*, 187, 131–141. Doi: 10.1016/J.SCIENTA.2015.03.002
- Benítez-Díaz, P., & Miranda-Contreras, L. (2013). Contaminación de aguas superficiales por residuos de plaguicidas en Venezuela y otros países de Latinoamérica. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 29, 7–23. Recuperado a partir de <https://www.revistascca.unam.mx/rica/index.php/rica/article/view/41043>
- Bhaduri, A. M., & Fulekar, M. H. (2012). Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi on the phytoremediation potential of *Ipomoea aquatica* on cadmium uptake. *Biotech*, 2(3), 193–198. Doi: 10.1007/S13205-012-0046-8
- Cao, J., Wang, C., Dou, Z., Liu, M., & Ji, D. (2018). Hyphospheric impacts of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungus on soil bacterial community to promote oxytetracycline degradation. *Journal of Hazardous Materials*, 341, 346–354. Doi: 10.1016/J.JHAZMAT.2017.07.038
- Carreón-Abud, Y., Jerónimo-Treviño, E., Beltrán-Nambo, M. D. L. Á., Martínez-Trujillo, M., Trejo Aguilar, D., & Gavito, M. E. (2013). Aislamiento y propagación de cultivos puros de hongos micorrízicos arbusculares provenientes de huertas de aguacate con diferente manejo agrícola por la técnica de minirizotrófon. *Revista*

mexicana de micología, 37, 29-39. Recuperado de: https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-31802013000100005

- Cavagnaro, T. R., Bender, S. F., Asghari, H. R., & van der Heijden, M. G. A. (2015). The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends in Plant Science*, 20(5), 283–290. Doi: 10.1016/J.TPLANTS.2015.03.004
- Dhalaria, R., Kumar, D., Kumar, H., Nepovimova, E., Kuca, K., Islam, M. T., & Verma, R. (2020). Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Potential Agents in Ameliorating Heavy Metal Stress in Plants. *Agronomy* 2020, Vol. 10, Page 815, 10(6), 815. Doi: 10.3390/AGRONOMY10060815
- Duan, H. X., Luo, C. L., Li, J. Y., Wang, B. Z., Naseer, M., & Xiong, Y. C. (2021). Improvement of wheat productivity and soil quality by arbuscular mycorrhizal fungi is density- and moisture-dependent. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(1), 1–12. Doi: 10.1007/S13593-020-00659-8/FIGURES/5
- Durán, P., Acuña, J. J., Jorquera, M. A., Azcón, R., Borie, F., Cornejo, P., & Mora, M. L. (2013). Enhanced selenium content in wheat grain by co-inoculation of selenobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi: A preliminary study as a potential Se biofortification strategy. *Journal of Cereal Science*, 57(3), 275–280. Doi: 10.1016/J.JCS.2012.11.012
- Fan, X., Chang, W., Sui, X., Liu, Y., Song, G., Song, F., & Feng, F. (2020). Changes in rhizobacterial community mediating atrazine dissipation by arbuscular mycorrhiza. *Chemosphere*, 256, 127046. Doi: 10.1016/J.CHEMOSPHERE.2020.127046
- Gardezi, A. K., Berber, S. R. M., & Garay, A. V. A. (2015). Los usos y beneficios de las micorrizas en la agricultura. Desarrollo y tecnología: Aportaciones a los problemas de la sociedad, *Plaza y Valdez*, 243-265.
- Gunathilakae, N., Yapa, N., & Hettiarachchi, R. (2018). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the cadmium phytoremediation potential of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Groundwater for Sustainable Development*, 7, 477–482. Doi: 10.1016/J.GSD.2018.03.008
- Hernández Hernández, C. (2019). Simbiosis micorrízica arbuscular y hongos entomopatógenos endófitos en maíz como bioprotectores contra el gusano cogollero. (Master dissertation, Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo).
- Hernández, M., & Chailloux, M. (2014). las micorrizas arbusculares y las bacterias rizosféricas como alternativa a la nutrición mineral del tomate. *Cultivos Tropicales*, 25(2), 5–12. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=193217832001>.
- Leifheit, E. F., Veresoglou, S. D., Lehmann, A., Morris, E. K., & Rillig, M. C. (2014). Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation-a meta-analysis. *Plant and Soil*, 374(1–2), 523–537. Doi: 10.1007/S11104-013-1899-2/TABLES/1
- López, M. (2016). *Estudio comparativo de los tratamientos biológico y químico convencional en el cultivo de frijol (Phaseolus vulgaris L.) Variedad Jamapa*. (Master dissertation, Instituto Politécnico Nacional México)
- Meira, P. (2013). Problemas ambientales globales y educación ambiental, Una aproximación desde las representaciones sociales del cambio climático II: Una aproximación desde las representaciones sociales del cambio climático. *Rev. de Inv. Educ.*, 6(3), 29–64. Recuperado de: <http://www.scielo.org.bo/pdf/rieiii/v6n3/n6a03.pdf>
- Minzer, R., Romero, I., y Orozco, R. C. (2017). *Análisis estructural de la economía nicaragüense: el mercado laboral*. Informe técnico. Disponible en: https://repositorio.cepal.org/bitstream/handle/11362/41942/1/S1700547_es.pdf
- Mohamed, I., Eid, K. E., Abbas, M. H. H., Salem, A. A., Ahmed, N., Ali, M., Shah, G. M., & Fang, C. (2019). Use of plant growth promoting Rhizobacteria (PGPR) and mycorrhizae to improve the growth and nutrient utilization of common bean in a soil infected with white rot fungi. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 171, 539–548. Doi: 10.1016/J.ECOENV.2018.12.100.
- Montoya Martínez, A. C. (2014). Hongos micorrízicos como biofertilizantes y agentes de control biológico contra *Fusarium oxysporum* en *Agave tequilana*. (Bachelor's thesis, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo).
- Moran Bolaños, N. (2021). *Comportamiento agronómico del cultivo de maní (Arachis hypogaea L.) con aplicación de microorganismos benéficos (Micorrizas y Rizobacterias)* (Bachelor's thesis, Universidad Estatal del Sur de Manabí).

- Muñoz Carrillo, M. G. (2018). *Análisis de expresión de genes de respuesta al estrés hídrico en plantas de Sorghum bicolor (L) Moench en presencia y ausencia de asociaciones con hongos micorrízicos* (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Aguascalientes).
- Ojeda, L., Furrázola, E., & Hernández, C. (2014). Micorrizas arbusculares en leguminosas de la empresa pecuaria El Tablón, Cuba. *Pastos y Forraje*, 37(4), 392–398. Recuperado de <http://scielo.sld.cu/pdf/pyf/v37n4/pyf02414.pdf>
- Oliveira, R. S., Carvalho, P., Marques, G., Ferreira, L., Nunes, M., Rocha, I., Ma, Y., Carvalho, M. F., Vosátka, M., & Freitas, H. (2017). Increased protein content of chickpea (*Cicer arietinum* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen-fixing bacteria under water deficit conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97(13), 4379–4385. Doi: 10.1002/JSFA.8201
- Pérez Moncada, U. A., Gómez, M. R., Serralde Ordoñez, D. P., Peñaranda Rolón, A. M., Wilches Ortiz, W. A., Ramírez, L., & Rengifo Estrada, G. A. (2019). Hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) como estrategia para reducir la absorción de cadmio en plantas de cacao (*Theobroma cacao*). *Terra Latinoamericana*, 37(2), 121–130. Doi: 10.28940/TERRA.V37I2.479
- Porcel, R., Aroca, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 181–200. Doi: 10.1007/S13593-011-0029-X
- Recchia, G. H., Konzen, E. R., Cassieri, F., Caldasand, D. G. G., & Tsai, S. M. (2018). Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Leads to Differential Regulation of Drought-Responsive Genes in Tissue-Specific Root Cells of Common Bean. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1–24. Doi: 10.3389/fmicb.2018.01339
- Reyes, H. A., Ferreira, P. F. A., Silva, L. C., da Costa, M. G., Nobre, C. P., & Gehring, C. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi along secondary forest succession at the eastern periphery of Amazonia: Seasonal variability and impacts of soil fertility. *Applied Soil Ecology*, 136, 1–10. Doi: 10.1016/j.apsoil.2018.12.013
- Ruiz, P., Rojas, K., & Sieverding, E. (2013). *La distribución geográfica de los hongos de micorriza arbuscular: una prioridad de investigación en la Amazonía peruana*. 23, 47–63. Recuperado a partir de <https://revistas.pucp.edu.pe/index.php/espacioydesarrollo/article/view/3479>
- Singh, P. K., Singh, M., & Tripathi, B. N. (2013). Glomalin: An arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. *Protoplasma*, 250(3), 663–669. Doi: 10.1007/S00709-012-0453-Z/TABLES/2}
- Torres, G. V., Pisco, A. S., & Lopez, L. A. A. (2021). Efecto Bioprotector de Micorrizas Arbusculares en la Reducción de Roya (*Hemileia vastatrix*) en la Región San Martín. *Revista Agrotecnológica Amazónica*, 1(1), 34-44. Doi: <https://doi.org/10.51252/raa.v1i1.122>
- Weisany, W., Raci, Y., Salmasi, S. Z., Sohrabi, Y., & Ghassemi-Golezani, K. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi induced changes in rhizosphere, essential oil and mineral nutrients uptake in dill/common bean intercropping system. *Annals of Applied Biology*, 169(3), 384–397. Doi: 10.1111/AAB.12309
- Xu, J., Liu, S., Song, S., Guo, H., Tang, J., Yong, J. W. H., Ma, Y., & Chen, X. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition and the associated soil microbial community under different soil phosphorus availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, 181–190. Doi: doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2018.02.010
- Yagoob, A., Mohammad Reza, Zardashti Jalilian, J., & Eini, O. (2012). Efectos de los hongos micorrízicos arbusculares sobre el rendimiento de semillas y proteínas bajo estrés por déficit de agua en frijol mungo. *Agronomy, Soil y Environmental Quality*, 105(1), 79–84. Doi: 10.2134/agronj2012.0069
- Yang, S. Y., Grønlund, M., Jakobsen, I., Grottemeyer, M. S., Rentsch, D., Miyao, A., Hirochika, H., Kumar, C. S., Sundaresan, V., Salamin, N., Catausan, S., Mattes, N., Heuer, S., & Paszkowski, U. (2012). Nonredundant Regulation of Rice Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis by Two Members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 Gene Family. *The Plant Cell*, 24(10), 4236–4251. Doi: 10.1105/TPC.112.104901