



UNIVERSIDAD
DE
CÓRDOBA

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

PROGRAMA DE DOCTORADO
EN
Recursos Naturales y Gestión Sostenible

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DE LA EFICACIA AGRÍCOLA DE UN GEL
INOCULANTE MICORRÍFICO ULTRAPURO DE
ÚLTIMA GENERACIÓN**

**STUDY OF THE AGRICULTURAL EFFECTIVENESS OF A LAST-
GENERATION ULTRAPURE MYCORRIZAL GEL INOCULUM**

Autor: Maxym Reva

Directores: Dr. Miguel Ángel Herrera Machuca, Dr. Alberto Bago Pastor

25 de abril de 2022
Córdoba – España

TITULO: *ESTUDIO DE LA EFICACIA AGRÍCOLA DE UN GEL INOCULANTE
MICORRÍFICO ULTRAPURO DE ÚLTIMA GENERACION*

AUTOR: *Maxym Reva*

© Edita: UCOPress. 2022
Campus de Rabanales
Ctra. Nacional IV, Km. 396 A
14071 Córdoba

<https://www.uco.es/ucopress/index.php/es/>
ucopress@uco.es

Universidad de Córdoba

Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y de Montes
Departamento de Ingeniería Forestal

PROGRAMA DE DOCTORADO
EN
Recursos Naturales y Gestión Sostenible

**ESTUDIO DE LA EFICACIA AGRÍCOLA DE UN GEL INOCULANTE
MICORRÍFICO ULTRAPURO DE ÚLTIMA GENERACIÓN**

**STUDY OF THE AGRICULTURAL EFFECTIVENESS OF A LAST-GENERATION
ULTRAPURE MYCORRIZAL GEL INOCULUM**

Memoria presentada por D. Maxym Reva, licenciado, para optar al grado de Doctor por la
Universidad de Córdoba.

Fdo: Maxym Reva

VºBº de los directores de la Tesis Doctoral

Fdo: Dr. Miguel Ángel Herrera Machuca

Fdo: Dr. Alberto Bago Pastor

Mayo 2022
Córdoba – España

Esta Tesis doctoral ha sido realizada en gran parte en las instalaciones de AGROCODE BIOSCIENCE S.L. y MAAVi Innovation Center de Kimitec Group, Vicar (Almería, España): (preparación de ensayos, análisis de laboratorio, análisis estadísticos, elaboración de textos). Los ensayos de campo fueron realizados en diferentes provincias de España (Almería, Córdoba, Granada, Sevilla, Cáceres, Ciudad Real, Murcia, Burgos, Palencia, Valladolid, Zaragoza) y en diversas localizaciones de Brasil, Rumania y Ucrania. La preparación metodológica y aprendizaje de las herramientas científicas fue realizada en la Estación Experimental del Zaidín, CSIC, Granada y en la Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y de Montes, Universidad de Córdoba. La etapa formativa fue realizada en la Universidad de Córdoba.

Para la realización del presente trabajo, el licenciado Maxym Reva fue financiado por la empresa AGROCODE BIOSCIENCE S.L., Vúcar (Almería, España).

Parte de los resultados presentados en esta Tesis Doctoral han sido publicados en la revista internacional HORTSCIENCE, a través del siguiente artículo:

Reva M, Cano C, Herrera MA & Bago A (2021) Arbuscular mycorrhizal inoculation enhances endurance to severe heat stress in three horticultural crops. *HortScience*, 56(4), 396-406.

Parte de los resultados presentados en esta Tesis Doctoral han sido publicados en la siguiente revista nacional:

Reva M (2018) Estudio de la eficacia agrícola de un gel inoculante micorrízico arbuscular ultrapuro de última generación. En: *Creando Redes Doctorales. Vol. VI: "La generación del conocimiento"*. Chica Pérez AF & Mérida García J (eds). UCOPress, Editorial Universidad de Córdoba, pp. 333-336.

Parte de los resultados obtenidos durante esta Tesis Doctoral han sido presentados en los siguientes congresos y reuniones científico-técnicas:

VI Congreso Científico de Investigadores en Formación de la Universidad de Córdoba, 18 y 19 de enero de 2018, con la presentación 'Estudio de la eficacia agrícola de un gel inoculante micorrízico arbuscular ultrapuro de última generación', donde obtuvieron el 1^{er} premio al mejor póster.

III Seminario Propio del programa de doctorado "Recursos Naturales y Gestión Sostenible", Universidad de Córdoba, 12 de julio de 2019, con el póster "Estudio de la eficacia de un gel inoculante micorrízico arbuscular ultrapuro de última generación sobre la resistencia del cultivo de tomate en condiciones de estrés térmico (altas temperaturas diurnas por encima de 40°C durante más de una semana)".

“Si he logrado ver más lejos ha sido porque he subido a hombros de gigantes” [Isaac Newton]
(Turnbull 1959)*

“Las plantas no tienen raíces – tienen micorrizas” [John (Jack) Laker Harley]

*Turnbull HW (ed) (1959) The correspondence of Isaac Newton: 1661-1675. Volume 1. *Published for the Royal Society at the University Press*, London, UK, p. 416.

Agradecimientos

Me gustaría expresar mis agradecimientos a todas las personas que de una u otra manera han participado o influido en el desarrollo de esta Tesis Doctoral.

Agradezco a Victor Zabaluyev [Віктор Олексійович Забалуєв], director del Departamento de Edafología, mi tutor de fin de carrera en la Universidad Estatal Agraria y Económica de Dnipro en Ucrania (ahora está en Universidad Nacional de Recursos Biológicos y Gestión de la Naturaleza de Ucrania en Kyiv). Viktor Zabaluev fue el primero quien me indicó el camino de estudios de la micorriza arbuscular para su uso en agricultura hace más de 20 años, me ayudó obtener una beca en la Universidad de Córdoba y venir a España y es un gran maestro y amigo para mí.

Agradezco a José Roldán Cañas, el presidente de la Fundación Universitaria de Proyectos Internacionales España-Ucrania de la Universidad de Córdoba, Catedrático en el Departamento de Agronomía de la UCO, quien me acogió allá por el año 2003, me ayudó en muchos aspectos formativos, profesionales y personales, y me ayudó a encontrar a la persona que me guió en la formación sobre las micorrizas y en la preparación de la Tesis Doctoral – Miguel Ángel Herrera Machuca. Sin la ayuda inestimable de José Roldán Cañas yo no hubiese podido establecerme en España y empezar los estudios de las micorrizas arbusculares que son la pasión de mi vida profesional, por lo que le expreso mi admiración por ser mi gran tutor y amigo aquí en España.

Agradezco a Miguel Ángel Herrera Machuca por su guía constante en la preparación de mi Tesis Doctoral, grandes conocimientos que compartió conmigo y por ponerme en contacto con el Dr. José Miguel Barea Navarro, director del Departamento de Microbiología del Suelo y Sistemas Simbióticos y de la Estación Experimental del Zaidín (EEZ) del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) en Granada.

Agradezco a José Miguel Barea Navarro, que en paz descanse, quien me acogió en dos prácticas de investigación en la EEZ-CSIC en 2005 y 2006 que me permitieron conocer en profundidad diferentes manejos de las micorrizas arbusculares y ampliar fuertemente mis conocimientos sobre este campo de estudios.

Agradezco a la Dra. Rosario Azcón González de Aguilar, profesora de investigación en el Departamento de Microbiología del Suelo y Sistemas Simbióticos de la EEZ de CSIC, que fue la codirectora de mi primer intento (fallido) de hacer mi Tesis Doctoral. Junto con José Miguel Barea Navarro ella me ayudó en todos los momentos de formación y estancia en EEZ-CSIC y en la preparación de la Tesis Doctoral. Aprendí mucho con Charo.

Agradezco a Custodia Cano Romero, auxiliar de investigación en EEZ-CSIC, quién me ensañó todas las técnicas prácticas de manejo de las micorrizas arbusculares (aislamiento, cultivo, análisis). Su labor fue crucial para que yo aprendiera en profundidad el cultivo *in vitro* de las micorrizas arbusculares, la considero una de las mayores expertos en el manejo de diferentes técnicas relacionadas. Era mi gran ayuda en el inicio de mis estudios de los hongos micorrícicos arbusculares y es mi gran amiga que me ayudó en momentos difíciles.

Agradezco al Dr. Alberto Bago Pastor, científico titular en el Departamento de Microbiología del Suelo y Sistemas Simbióticos de la EEZ de CSIC, el codirector de mi Tesis Doctoral, quién me ayudó en mis primeras visitas a la EEZ, me acogió en su casa, me ayudó en momentos difíciles y me permitió conocer el gran invento de los inóculos micorrícicos arbusculares que él elaboró junto con Custodia Cano Romero – el gel inoculante micorrícico ultrapuro de última generación, un producto único en el mercado, apasionante por sus logros y potencial para la agricultura, silvicultura, medio ambiente y economía mundial. Con su ayuda constante he podido avanzar en la elaboración de mi Tesis Doctoral y conocer más en profundidad las micorrizas.

Agradezco a Félix García Moreno, el CEO de Agrocode Bioscience S.L. y Kimatec Group, quién me prestó todo su apoyo moral, material y financiero para realizar esta Tesis Doctoral. Sin la financiación de AGROCODE BIOSCIENCE S.L. mi Tesis Doctoral no hubiera llegado a su fin. La visión empresarial, social, económica y medioambiental que tiene Félix integra completamente el uso de los inóculos probióticos agrícolas, como son MYCOGEL® y NITROCODE AZ+®, para hacer la agricultura más sostenible, paliar los efectos negativos de cambio global, mejorar la salud y bienestar de las personas y aumentar los beneficios de los agricultores.

Agradezco a Miguel Fernández Cabeo, el director de Semilleros Vicaplant S.L., a Pedro Pardo y a su familia, a José Molina Sánchez, a Leonardo Montoya Marín y a su hijo Leonardo, José Antonio Muñoz y a su hijo, mi compañero de trabajo, José Muñoz, a Jesús en Valle del Jerte, Juanje Arribas, Juan Carlos Marín, Antonio Hurtado Tomas, Manolo Perales Herrero y todas las personas que me ayudaron en las empresas agrícolas donde he realizado los ensayos por su generosidad, labor, disponibilidad, dedicación y enseñanza de sus experiencias que me sirvieron mucho en la consecución de mis propósitos experimentales.

Agradezco a todos los compañeros de Kimatec Group que me ayudaron de una u otra manera en las tareas relacionadas con la elaboración de mi Tesis Doctoral incluidas buenas palabras o gestos de apoyo. Especial mención a

Efrén Remesal, el director del Departamento de I+D de Kimatec Group, quien en últimos meses me estaba resolviendo todas mis peticiones relacionadas con la preparación de la Tesis Doctoral, y fueron muchas.

Agradezco a Práxedes Baena Pinta por ayudar a mí y mi familia en las etapas tempranas de nuestra estancia en España, cuando la adaptación a nueva vida después de Ucrania fue especialmente difícil. Ella creyó en mí y mis propósitos en momentos difíciles.

Agradezco a mi madre, Nataliya Reva, y mi padre, Ivan Reva, que en paz descanse, por impulsarme a ir siempre adelante y apoyarme en todos momentos. Agradezco a mis suegros, Galyna Klyvets y Petro Klyvets, por ser conmigo como segundos padres y apoyarme en todos los momentos.

Agradezco a mi familia, mi hija Anastasia y mi mujer Tania, quienes siempre estaban conmigo, me ayudaban en muchas tareas, me inspiraban, me soportaban y siempre creían en mí en todos estos largos años de mis peripecias con la Tesis Doctoral.

Agradezco a los científicos que estudiaron las micorrizas y cuyos descubrimientos me ayudaron comprender mejor el funcionamiento de las micorrizas. Subiendo a “hombros de gigantes” yo pude ver más lejos para avanzar en el estudio de las micorrizas arbusculares.

Agradezco a cualquier persona no mencionada arriba que contribuyó en el desarrollo de mi Tesis Doctoral – el avance de uno siempre depende de apoyo de otras personas, la colaboración hace grandes avances.

Gracias a toda vuestra ayuda yo he podido hacer un pequeño paso en la comprensión del funcionamiento de un gel inoculante micorrícico ultrapuro de última generación en condiciones agrícolas y aumentar las experiencias de su uso práctico. Espero que estos avances harán nuestro mundo más sostenible y cómodo para vivir. ¡Gracias!

A mi familia, mi mujer y mi hija que han creído tanto en mi

Poema

The Earth's Hyphae* (autor desconocido)

You have a strong network,
Earth's Hyphae
Thank you! You connect all plants in life
And feed me carbon during my bumpy rides,
Sometimes Nitrogen, Sometimes Phosphorus,
All that I need from my generous neighboring plants
Earth's Hyphae
You work hard to squeeze all nutrients from the soil
I give you space to live with me,
And we can have a mutual bond,
To share the things, we need in life.
Earth's Hyphae
I stand strong when you are around,
Defending pest and invaders.
Earth's Hyphae
I love your glamorous fruiting cap,
Spiting spores all around.
Earth's Hyphae
When I'm not around
Pass on all the wisdom we shared
Glad that I had you on my side.
Oh, my dear Mycorrhizae!!

Las hifas de la Tierra

Tenéis una red fuerte,
Hifas de la Tierra
¡Gracias! Conectáis todas las plantas en la vida
Y me alimentáis con carbono durante mis paseos llenos de baches,
A veces con nitrógeno, a veces con fósforo,
Todo lo que necesito de mis generosas plantas vecinas.
Hifas de la Tierra
Trabajáis duro para exprimir todos los nutrientes del suelo.
Os doy espacio para vivir conmigo,
Y podemos tener un vínculo mutuo
Para compartir las cosas que necesitamos en la vida.
Hifas de la Tierra
Me mantengo fuerte cuando estáis cerca
Defendiéndome de plagas e invasores.
Hifas de la Tierra
Amo vuestra glamorosa gorra frutal,
Esporas escupidas por todas partes.
Hifas de la Tierra
Cuando no tengo experiencia
Transmitís toda la sabiduría que compartimos
Me alegro de teneros a mi lado.
¡¡Oh, mis queridas Micorrizas!!

*American Society for Microbiology <https://www.facebook.com/asmfan/photos/a.10160409359285200/10160409318175200/>
(último acceso 01/11/2021).

RESUMEN

Las micorrizas arbusculares son el objeto de estudio de los científicos desde hace más de un siglo. Hasta hace relativamente poco tiempo eran grandes desconocidos para nosotros, sin embargo, presentan una enorme importancia para la agricultura y el medio ambiente. Manejar correctamente las micorrizas arbusculares podría proporcionar enormes beneficios para la humanidad ya sea aumentando la productividad de cultivos, equilibrando el uso de abonos, mejorando las resistencias de las plantas a plagas, patógenos y diferentes situaciones de estrés; o ayudando a preservar suelos, aumentar la biodiversidad de diferentes biomas y microbiomas, secuestrar el dióxido de carbono de la atmósfera y luchar contra la polución de suelos, aguas, atmósfera y contra el cambio climático.

Desde hace varias decenas de años se han diseñado diferentes inoculantes comerciales basados en micorrizas arbusculares, ahora conocidos como “inoculantes micorrícicos convencionales”. Dichos productos solían presentar diversas desventajas para su uso en la agricultura y en la revegetación de territorios degradados, entre ellos su formato sólido insoluble o poco soluble (tierras, limas, arcillas expandidas, polvos micronizados etc.), la presencia únicamente de esporas micorrícicas (propágulos de lenta germinación), su baja densidad de propágulos y la presencia de otros microorganismos (a veces patogénicos). Todas estas características limitaban su uso en la agricultura, la jardinería, la revegetación y otras aplicaciones, frecuentemente generando resultados muy modestos de su efecto en las plantas que ponían en duda el uso rentable de micorrizas. Los agricultores necesitaban inóculos micorrícicos arbusculares aptos para su aplicación vía riego, con buena rapidez de colonización de raíces de las plantas, con alta concentración de propágulos para un manejo fácil, y, muy importante, libres de cualquier tipo de microorganismos indeseados asociados.

En 2005 un producto innovador patentado por dos científicos de CSIC (Alberto Bago y Custodia Cano) supuso una auténtica revolución en el mundo de los inoculantes micorrícicos arbusculares, marcando inicio de nueva era en su aplicación a diferentes ámbitos del cultivo de las plantas. El producto consiste en un gel soluble en agua, ultrapuro (sin presencia de otros microorganismos), con muy alta concentración de diferentes tipos de propágulos (esporas, hifas extrarradicales y trozos de raíces micorrizadas) que permiten una colonización rápida de las raíces de plantas. Actualmente este producto se está comercializando en decenas de los países con excelentes resultados.

La presente Tesis Doctoral es un compendio de ensayos realizados a lo largo de más de 10 años, en muy diversos cultivos, localizaciones y condiciones ambientales con ese gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) de última generación. Los resultados obtenidos ofrecen por vez primera una visión científica de los efectos del gel en condiciones agronómicas reales, lejos de la propaganda comercial tan habitual en este campo tan competitivo, a la vez que fundamental y fascinante.

Los veinte ensayos de la Tesis fueron realizados en tres tipos de cultivos: leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo), hortícolas (tomate, pimiento, pepino) y extensivos (maíz, soja, girasol). Las condiciones de ensayos fueron de campo o de invernadero las más cercanas a la producción típica de la industria agrícolas. En todos los ensayos fue aplicado el GIMU en diferentes dosis y frecuencias de aplicaciones comparándolo con un control (manejo típico del cultivo sin aplicación del GIMU) o con un control positivo (manejo típico del cultivo sin aplicación del GIMU pero con aplicación adicional de un enraizante industrial o un abonado adicional en las primeras dos semanas del cultivo). En cuatro ensayos se realizó la aplicación conjunta del GIMU y del inóculo basado en las rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas *Azospirillum brasilense*. Se evaluaron los niveles de micorrización de las raíces, el crecimiento de las plantas, la productividad, la calidad de cosechas, los parámetros económicos (gastos, valor de cosecha, beneficios netos, rentabilidad, retorno de la inversión). Se realizó un análisis estadístico ANOVA con la posterior comparación las media de todas pares según la prueba de Fisher LSD a nivel de significación de 95% ($\alpha = 0,05$).

Los resultados de ensayos de la presente Tesis Doctoral demostraron que la aplicación del GIMU en condiciones agronómicas reales induce importantes efectos positivos sobre el vigor, la productividad, la calidad de las cosechas y los beneficios económicos en diversos cultivos agrícolas: leñosos, hortícolas y extensivos. El GIMU funciona como estimulante natural del enraizamiento, tanto aplicado solo como en combinación con enraizantes comerciales. Además, mejora el desarrollo vegetativo, la supervivencia y el éxito de injerto de los plantones de olivo y pistachero.

La aplicación del GIMU aumenta en gran medida la resistencia de las plantas al estrés térmico al aumentar su vigor, productividad y calidad de la fruta, al mismo tiempo que supone una práctica agrícola más sostenible y duradera.

La aplicación conjunta del GIMU e inóculo bacteriano de *Azospirillum brasilense* muestra efectos sinérgicos superiores a la aplicación de estos inoculantes biológicos por separado, teniendo gran potencial de uso para mejorar el vigor de las plantas, la productividad, la calidad de cosecha y los beneficios económicos obtenidos.

La aplicación del GIMU tiene efectos positivos sobre el vigor, la productividad, la calidad de cosecha y los beneficios económicos independientemente del tipo de producción agrícola: convencional, integrada o ecológica.

La detección de la micorriza arbuscular en las raíces de las plantas no debería considerarse como una prueba fehaciente de funcionamiento del GIMU en las plantas tratadas.

Los resultados y los cálculos económicos, relacionados con las aplicaciones del GIMU tanto a nivel local de un cultivo concreto, como a nivel de un país (España) y a nivel global, demuestran que el uso de esta tecnología de última generación puede ser económicamente muy beneficioso para los agricultores, haciendo la agricultura más sostenible.

En general, el uso de del GIMU de última generación con HMA *Rhizophagus irregularis* es capaz de amoldarse a las exigencias y condiciones de la agricultura moderna, y debería ser recomendado tanto para los 10 cultivos estudiados (olivo, pistachero, almendro, cerezo, tomate, pimiento, pepino, maíz, soja, girasol) como para todos los demás cultivos micorrizables con el objetivo de incrementar los beneficios productivos, medioambientales y económicos del sector agrícola.

Abreviaciones

AIA – ácido indolacético (un fitohormona);
AIB – ácido indol-butírico (un fitohormona);
AGFL – ácidos grasos fosfolípidos ([PLFA] en inglés);
AG – ácido giberélico (un fitohormona);
AJ – ácido jasmónico (un fitohormona);
AS – ácido salicílico (un fitohormona);
APP – aparato de prepenetración (en los hongos micorrícicos arbusculares);
ATP - adenosín trifosfato;
BAMs – bacterias ayudantes de micorrizas (sinónimos – *bacterias auxiliares de micorrizas, bacterias facilitadoras de la micorrización*; en inglés - *mycorrhiza-helper-bacteria, MHB*);
BPCPs – bacterias promotora de crecimiento de las plantas ([PGPB] en inglés);
BSPs – bacterias solubilizadoras de fosfato (P);
DDT – días después de trasplante;
EARs – estructuras absorbentes ramificadas ([BAS] en inglés);
ECM – ectomicorriza; ectomicorrícico;
EPA – espacio periarbuscular;
EPVs – estructuras parecidas a vesículas;
ERF – endófitos radicales finos;
EROs – especies reactivas de oxígeno ([ROS] en inglés);
EUN – eficiencia en el uso de nitrógeno (N);
GIMU – gel inoculante micorrícico ultrapuro;
HERs – hifas extrarradiculares;
HMA – hongo micorrícico arbuscular; HMA – hongos micorrícicos arbusculares;
MA – micorriza arbuscular; micorrícico arbuscular; MA – micorrizas arbusculares; micorrícicos arbusculares;
ME – micorriza ericoide;
MER – micelio extrarradicular;
MMER – micelio micorrícico extrarradicular;
MPA – membrana periarbuscular;
MPCVs – microorganismos promotores de crecimiento vegetal;
NPP – nematodos patógenos de las plantas;
PCPs – promotoras del crecimiento de las plantas; PCP – promoción de crecimiento de las plantas;
Pi – fosfato;
PSRGs – proteínas de suelo relacionadas con la glomalina ([GRSP] en inglés);
RIM – resistencia inducida por micorrizas;
RMC – red micorrícica común (RMCs – redes micorrícicas comunes
RPCPs – rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas ([PGPR] en inglés);
RSI – resistencia sistémica inducida;
UTOs - unidades taxonómicas operativas ([OTU, operational taxonomic unit] en inglés)

Índice

I. INTRODUCCIÓN	1
PROBLEMAS GLOBALES Y LA IMPLICACIÓN DE LA MICORRIZA	3
I.1. GENERALIDADES DE LA MICORRIZA	7
I.1.1. Definición de simbiosis micorrícica	7
I.1.2. Tipos de micorrizas	8
Micorriza arbuscular (MA)	10
Ectomicorriza	11
Micorriza orquidoide	13
Micorriza ericoide	15
Micorriza arbutoide	17
Micorriza monotropoide	17
Ectendomicorriza	18
Otros tipos de interacciones simbióticas raíz-hongo	18
“Fidelidad” del simbionte a un tipo de micorrizas	19
Distribución de los tipos micorrizas por los ecosistemas	19
Importancia de micorrizas en el suelo y ecosistemas	20
I.1.3. Origen y evolución de micorrizas	26
I.1.4. Historia de uso y descubrimiento de micorrizas	31
Historia antigua de las interacciones entre las micorrizas y ser humano	31
Micorrizas – siglos XVIII-XIX hasta el descubrimiento de A.B. Frank	34
Albert Bernhard Frank – autor de la palabra “micorriza”	35
Dando nombres a la micorriza	38
Ectomicorrizas – historia de las investigaciones	39
Terfezias	42
Micorrizas monotropoides – historia de las investigaciones	43
Micorrizas ericoides – historia de las investigaciones	43
Micorrizas arbutoides – historia de las investigaciones	44
Micorrizas orquidoides – historia de las investigaciones	44
Micorrizas arbusculares – historia de las investigaciones	47
Investigaciones tempranas sobre efectos de los hongos micorrícicos arbusculares (HMAs) en el crecimiento de la planta hospedadora	50
Absorción de nutrientes por el micelio extrarradical – investigaciones tempranas	51
Biotrofia fúngica y regulación del crecimiento fúngico – historia de las investigaciones	54
Historia de la taxonomía en las micorrizas arbusculares	54
Inoculaciones con hongos micorrícicos arbusculares – primeros estudios	55
Tratando de cultivar HMAs	56
Historia de investigaciones sobre aplicaciones de HMAs	56
Diversas teorías históricamente desarrolladas sobre las micorrizas arbusculares	58
Conclusión – historia de investigaciones sobre la MA	59
I.2. BIOLOGIA DE LA MICORRIZA ARBUSCULAR	60
I.2.1. Los hongos formadores de las micorrizas arbusculares: taxonomía actualizada	60
I.2.2. Estructuras principales de HMAs	62
Esporas de HMAs	62
Hifas extrarradicales (HERs), micelio extrarradical (MER) de HMAs	64
Estructuras absorbentes ramificadas (EARs) de HMAs	65
Anastomosis en HMAs	66
Apresorios/hifopodios de HMAs	67
Hifas intrarradicales (HIRs) de HMAs	68
Arbúsculos	68
Vesículas de HMAs	70
Células auxiliares (CA) de HMAs	71
Estructuras similares a vesículas de HMAs	71
Esporocarpos de HMAs	71
Peridio de esporocarpos de HMAs	72
Redes de hifas de HMAs	73
I.2.3. Biología de los HMAs: biotrofismo obligado del hongo, ciclo de vida de los HMAs (fases asimbiótica, presimbiótica, simbiótica)	74
Patrones de colonización: tipos <i>Arum</i> y <i>Paris</i>	74
Características moleculares de HMAs	76

Desarrollo de la simbiosis: ciclo de vida de los HMAs (fases asimbiótica/presimbiótica/simbiótica)	76
Fase asimbiótica de HMAs	76
Fase presimbiótica de HMAs	77
Fase simbiótica de HMAs	78
Desarrollo de arbusculo	81
Fisiología del carbono y fósforo en arbusculos	81
Regulación del desarrollo de micorriza arbuscular según la disponibilidad de nutrientes	84
Esporulación de HMAs	85
I.2.4. La simbiosis MA como un supraorganismo	85
¿Plantas micotróficas facultativas?	87
Planta hospedadora de MA: ¿Ser o no ser?	89
I.2.5. ¿Qué le da la planta al hongo?: nutrición carbonada de los HMAs	90
Fotosintatos	90
Carbohidratos (azúcares)	91
Lípidos	92
I.2.6. ¿Qué le da el hongo a la planta?: P, N, otros nutrientes, agua	93
P: desde HMA a la planta	93
N: desde HMA a la planta	96
Potasio: desde HMA a la planta	97
Azufre: desde HMA a la planta	97
Calcio: desde HMA a la planta	98
Micronutrientes y HMA	98
Agua y micorriza arbuscular	99
Papel de HMAs en la fotosíntesis de las plantas micorrizadas	100
I.2.7. Metaboloma de plantas con HMAs	101
Metabolitos primarios	102
Azúcares	102
Lípidos	102
Ácidos orgánicos	103
Aminoácidos	104
Efecto de HMA en metabolitos primarios bajo estrés biótico/abiótico	104
Metabolitos secundarios	106
Vía de los carotenoides	107
Vía fenilpropanoide	107
Flavonoides	111
Fitohormonas	111
Necromasa de HMA y su efecto bioestimulante	112
I.2.8. Captación de nutrientes por el HMA y conexión con otras plantas a través de la red micorrícica común (RMC)	112
Tasas de crecimiento del micelio micorrícico extrarradical	115
Interconexiones de redes de micorrizas	116
Captación de P y N por el micelio micorrícico	117
Movilización de nutrientes y meteorización mineral por redes de micorrizas	117
Efecto protector del micelio micorrícico contra el ataque de patógenos de las raíces	117
I.2.9. Impacto de HMAs sobre las raíces	118
I.2.10. MA y las plantas no hospedadoras	119
I.2.11. Diversidad genética de HMAs	121
I.3. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FUNCIONALIDAD DE LA SIMBIOSIS MICORRÍCICA ARBUSCULAR	123
I.3.1. Condiciones ambientales	123
Estrés abiótico	123
Diferentes especies de HMAs	124
Factores bióticos	125
Disponibilidad de fósforo en suelo	125
I.3.2. Tipos de propágulos de HMA y su eficacia a la hora de colonizar una raíz hospedadora	125
I.3.3. Interacciones de la micorriza arbuscular con microorganismos del suelo – micorrizosfera	126
Interacciones en la micorrizosfera que mejoran la adquisición de P de la planta	129
La simbiosis tripartita en leguminosas	129
Micorrizosfera y consorcios microbianos	130
Exudados y cooperación con otros microorganismos	131
Interacciones entre los hongos <i>Trichoderma</i> y HMAs	132
I.3.4. Interacciones de la micorriza arbuscular con otros seres vivos – dispersión (diseminación) de HMAs	135
Diseminación activa de HMAs	135

Diseminación pasiva de HMAs	136
¿Qué vectores facilitan la dispersión de HMAs?	136
Animales y dispersión de HMAs	136
Agua y dispersión de HMAs	139
Dispersión (diseminación) aérea de HMAs	140
Modelo hipotético para la dispersión de HMAs	141
I.3.5. Dependencia de las plantas de la MA	142
I.3.6. Orden de llegada de las especies de HMAs a la raíz	144
I.4. SISTEMAS DE PRODUCCIÓN <i>IN VITRO</i> DE HONGOS MICORRÍDICOS ARBUSCULARES	145
I.5. MICORRIZAS ARBUSCULARES Y SOSTENIBILIDAD DEL SISTEMA SUELO-PLANTA-MEDIO AMBIENTE	148
I.5.1. Mejora de la nutrición de las plantas via MAs: P	151
I.5.2. Funcionamiento no nutricional de los HMAs y uso potencial en la agricultura	152
I.5.3. Calidad de cosechas y frutos con MA	154
I.5.4. Los HMAs y quimioprevención	155
I.5.5. Mejora de la estructura del suelo (redes de hifas)	158
Mecanismos de agregación del suelo	158
Mecanismos biofísicos	158
Mecanismos bioquímicos	160
Mecanismos de interacción biológica	160
I.5.6. Superación de las condiciones de estrés abiótico por las plantas mediante MAs	162
1. Las micorrizas arbusculares y el cambio climático	162
2. Sequía	163
3. Salinidad	163
4. Agroquímicos y HMAs	164
Herbicidas y HMAs	165
Pesticidas organofosforados y HMAs	165
Pesticidas organoclorados y HMAs	167
5. Residuos de contaminantes orgánicos en plantas	168
Efectos de los HMAs sobre los residuos de contaminantes orgánicos en los cultivos	168
Contaminantes orgánicos persistentes (COP) derivados del benceno	169
Beneficios y mecanismos de los HMAs para reducir los residuos de contaminantes orgánicos en los cultivos	169
1. Aumento de la biomasa a través de una mejor nutrición mineral y disponibilidad de agua	170
2. Alivio del estrés oxidativo inducido por contaminantes	170
3. Mejora en las actividades de enzimas relacionadas con la degradación de contaminantes	170
4. Acumulación y secuestro de contaminantes por estructuras de HMA	171
5. Proteína del suelo relacionada con glomalina (PSRG): cambios desencadenados en la biodisponibilidad de los contaminantes	171
6. Estimulación de microorganismos que degradan contaminantes en el suelo	172
7. Mejora en la estructura del suelo	173
8. Reducción de la aplicación de pesticidas a través de una mayor resistencia de los cultivos a los patógenos y una mejor competencia con las malezas	173
6. Metales pesados y MA	173
7. Temperatura (alta y baja) y MA	174
8. Compactación del suelo y MA	176
9. HMA y estrés abiótico combinado	176
I.5.7. Superación de las condiciones de estrés biótico por las plantas mediante MAs	177
HMAs y efecto de entrenamiento (preacondicionamiento) de las resistencias de las plantas al estrés (priming)	177
Defensa vegetal y regulación hormonal	178
I.5.8. El papel de las MAs en las plantas acuáticas	179
I.6. LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES EN LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA: DE LA REVOLUCIÓN VERDE A LA REVOLUCIÓN BIOLÓGICA	181
I.6.1. Agricultura convencional, ecológica, otros tipos de agricultura	181
I.6.2. Impacto de diferentes condiciones ambientales y prácticas agrícolas en las MAs (y viceversa)	183
Técnicas agrícolas (laboreo, cultivos de cubierta, rotaciones, etc.)	184
Labranza (laboreo) y MA	184
Rotaciones de cultivos y MA	185
Cultivos de cobertura y MA	186

Quema de rastrojos y MA	187
Glifosato y MA	188
Uso de fertilizantes y su relación con las micorrizas arbusculares	189
Fosforo fertilizante y MA	191
Nitrógeno fertilizante y MA	193
Potasio fertilizante y MA	195
Azufre fertilizante y MA	197
Calcio fertilizante y MA	197
Magnesio fertilizante MA	199
Micronutrientes (Fe, Zn, Mn, Cu) en agricultura y MA	199
Hierro fertilizante y MA	200
Zinc fertilizante y MA	201
Plagas y micorriza arbuscular	203
1. Enfermedades de plantas por virus y MA	203
2. Enfermedades bacterianas y fitoplasmáticas y MA	204
3. Enfermedades fúngicas y MA	205
4. Plagas herbívoras (insectos, ácaros) y HMAs	206
5. Nematodos fitopatógenos y MA	207
Micorrizas y tolerancia al estrés biótico	209
Competencia por la absorción de nutrientes	209
Competición por fotosintatos de hospedador	209
Interacciones de la rizosfera alterada	209
Competencia directa por los sitios de entrada y el espacio con otros microorganismos	210
Activación de respuestas de defensa vegetal	210
I.6.3. Inóculos autóctonos (nativos) y exóticos de HMAs	212
I.6.4. Importancia de varios cultivos agrícolas e impacto de las MAs en ellos	214
Cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo)	214
1. Olivo y MA	214
2. Pistachero y MA	216
3. Almendro y MA	218
4. Cerezo y MA	220
Cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino)	222
5. Tomate y MA	222
6. Pimiento y MA	226
7. Pepino y MA	229
Cultivos extensivos (maíz, soja, girasol)	231
8. Maíz y MA	231
9. Soja y MA	233
10. Girasol y MA	236
I.6.5. Efecto de los hongos micorrícicos arbusculares sobre los esquejes	238
I.6.6. Influencia de los HMAs sobre los plantones	239
I.6.7. Influencia de los HMAs sobre el injerto y viceversa	241
I.7. INOCULANTES COMERCIALES DE LOS HONGOS MICORRÍCICOS ARBUSCULARES Y OTROS MICROORGANISMOS BENEFICIOSOS	243
I.7.1. Generalidades sobre biofertilizantes	243
I.7.2. Desafíos actuales que limitan las aplicaciones de biofertilizantes	243
I.7.3. Inoculantes micorrícicos arbusculares – definición, aspectos y tipos	247
Formulaciones de inóculos de HMAs	247
Multiplicación del inóculo MA y su identidad	248
Eficiencia de inóculos de HMAs en suelos agrícolas	250
I.7.4. Tecnologías de aplicación de HMAs	250
I.7.5. Riesgos de introducción de nuevas especies de HMAs	255
I.7.6. Aspectos económicos de la micorriza arbuscular	257
El mercado global de fertilizantes micorrícicos arbusculares	263
I.7.7. Gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) y ultraconcentrado de última generación	263
I.7.8. HMA <i>Rhizophagus irregularis</i>	264
I.7.9. <i>Azospirillum</i> , bacterias promotoras de crecimiento de las plantas (BPCPs), y sus efectos en agricultura	265
<i>Azospirillum</i> y HMAs	269
I.7.10. Otros microorganismos promotores de crecimiento vegetal	271
Microorganismos solubilizadores de fósforo	271
Bacterias de meteorización y disponibilidad de P	271
Bacterias solubilizadoras de potasio	273

Bacterias movilizadoras de hierro	273
Microorganismos movilizadores de zinc	273
Microorganismos movilizadores de sílice	273
Bacterias ayudantes de micorrizas	273
I.7.11. Interacción entre los microorganismos promotores de crecimiento vegetal (MPCVs) y HMAs	274
I.7.12. Co-aplicación del gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) (<i>Rhizophagus irregularis</i>) e inoculante bacteriano de fijadoras de N (<i>Azospirillum brasilense</i>)	275
II. INTERÉS Y OBJETIVOS DEL TRABAJO	277
III. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	281
IV. ENSAYOS (objetivos, métodos particulares y resultados)	289
IV.I. CULTIVOS LEÑOSOS	289
IV.I.I. OLIVO	289
IV.I.I.I. Enraizamiento de olivos y uso de del GIMU	289
<u>Ensayo 1.</u> Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Pajarero, producción convencional	289
<u>Ensayo 2.</u> Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Arbequina en las mesas de nebulización, producción convencional	294
IV.I.I.II. Endurecimiento de las plántulas de olivo	301
<u>Ensayo 3.</u> Comportamiento de estaquillas enraizadas y plantadas en varias mezclas de sustratos, tratadas con GIMU para producir plantones de olivo de var. Pajarero, producción convencional	301
IV.I.I.III. Crecimiento vegetativo y producción de olivos con micorriza arbuscular	312
<u>Ensayo 4.</u> Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo y producción de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2008 y 2013, producción ecológica	312
<u>Ensayo 5.</u> Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo, el estatus nutricional y la producción integrada de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2015 y 2018	322
<u>Ensayo 6.</u> Influencia de GIMU en el estatus nutricional y la producción convencional de olivos de variedad Arbequina de 8 años (2016)	334
IV.I.II. PISTACHERO	338
<u>Ensayo 7.</u> Aplicación conjunta del GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> en plantones de pistachero en invernadero y en campo (patrón <i>Pistacia terebinthus</i> , injerto var. Kerman) 2015-2017, producción convencional	338
<u>Ensayo 8.</u> Aplicación conjunta del GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> en plantones de pistachero recién injertados (patrón UCB1, injerto var. Kerman) 2015-2016, producción convencional	350
IV.I.III. ALMENDRO	356
<u>Ensayo 9.</u> Aplicación conjunta del GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> en almendros de var. Lauranne de 6 y 7 años en regadío de producción convencional (2016, 2017)	356
<u>Ensayo 10.</u> Aplicación conjunta del GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> en almendros ecológicos de variedades Constantí y Marinada cultivados desde la plantación hasta la edad de 4 años (2015-2018)	368
IV.I.IV. CEREZO	393
<u>Ensayo 11.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo var. Lapins, 2018, producción convencional	393
<u>Ensayo 12.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo (4 diferentes localizaciones, 2015-2018), producción convencional	399
IV.II. CULTIVOS HORTÍCOLAS	403
IV.II.I. TOMATE	403
<u>Ensayo 13.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de tomates pera de variedad Caniles (2014-2015), producción integrada	403
IV.II.II. PIMIENTO	415
<u>Ensayo 14.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento california var. Melchor, producción integrada	415
<u>Ensayo 15.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento lamuyo (pimiento español) var. Buque, producción integrada	432
IV.II.III. PEPINO	449
<u>Ensayo 16.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de pepino holandés ecológico de variedad 091, 2018-2019	449
IV.II.IV. CULTIVOS HORTÍCOLAS SOMETIDOS A ESTRÉS TÉRMICO DE TEMPERATURA ALTA	458
<u>Ensayo 17.</u> Efecto del GIMU en los cultivos de tomate, pimiento y pepino en condiciones de estrés térmico, producción integrada	458

IV.III. CULTIVOS EXTENSIVOS	482
IV.III.I. MAÍZ	482
<u>Ensayo 18.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de maíz (5 diferentes localizaciones y variedades, 2016-2019), producción convencional	482
IV.III.II. SOJA	485
<u>Ensayo 19.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de soja (4 diferentes localizaciones y variedades, 2015-2018), producción convencional	485
IV.III.III. GIRASOL	488
<u>Ensayo 20.</u> Efecto del GIMU en el cultivo de girasol (5 diferentes localizaciones y variedades, 2017-2018), producción convencional	488
V. DISCUSIÓN	491
V.I. Efecto del gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) sobre la productividad y el vigor de los cultivos en condiciones agronómicas	493
V.I.I. Cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo) [ensayos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12]	493
V.I.II. Cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino) [ensayos 13, 14, 15, 16]	502
V.I.III. Cultivos extensivos (maíz, soja, girasol) [ensayos 18, 19, 20]	506
V.II. Efecto del GIMU como estimulante de enraizamiento e injerto en especies arbóreas (olivos y pistacheros) [ensayos 1, 2, 3, 7, 8]	507
V.III. Efecto del GIMU frente a estrés térmico [ensayo 17]	508
V.IV. Interacciones beneficiosas del gel inoculante micorrícico ultrapuro con inoculante de rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas (RPCP) [ensayos 7, 8, 9, 10]	511
V.V. El GIMU aplicado en la agricultura convencional [ensayos 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 18, 19, 20], integrada [ensayos 13, 14, 15, 17] y ecológica [ensayos 4, 10, 16]	512
V.VI. Ensayos donde no se detectó la presencia de la micorriza arbuscular en las raíces tratadas con el GIMU [ensayos 1, 2, 13, 14]	513
V.VII. Beneficios económicos derivados de la aplicación del gel inoculante micorrícico ultrapuro en los cultivos ensayados [ensayos 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20]	515
VI. CONCLUSIONES	519
VII. BIBLIOGRAFÍA	523

I. INTRODUCCIÓN

PROBLEMAS GLOBALES Y LA IMPLICACIÓN DE LA MICORRIZA

La humanidad se enfrenta a grandes desafíos en la agricultura: el clima está cambiando, la población mundial está creciendo rápidamente, las ciudades se están expandiendo, las dietas están experimentando grandes cambios – y los suelos se están degradando cada vez más. En este mundo de rápida evolución, y dada la urgente necesidad de eliminar el hambre y garantizar la seguridad alimentaria y la nutrición, entender y alcanzar la gestión sostenible del suelo nunca ha sido más importante que ahora.

A nivel mundial los niveles de hambre y desnutrición aumentaron desde 2015 hacia 2020 (FAO & IISD 2020). En 2019 más de 820 millones de personas (o una de cada nueve) no obtuvieron suficientes alimentos para comer (FAO, IFAD, UNICEF, WFP & WHO 2019). Teniendo en cuenta las consecuencias negativas de la pandemia de COVID-19 (FAO 2020a), las ratios de pobreza irán incrementándose, poniendo en peligro el cumplimiento de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) para 2030 (FAO & IISD 2020), por lo que debemos aumentar nuestros esfuerzos para conseguir dichos Objetivos.

La población global humana ha aumentado exponencialmente en los últimos siglos, ejerciendo una presión sin precedentes sobre los recursos naturales de la Tierra. Entre mayores problemas globales las Naciones Unidas consideran problemas climáticos y medioambientales, seguridad alimentaria, crecimiento de la población, acceso al agua potable (UN Foundation 2020; United Nations 2020b).

Con el cambio climático actual se prevé que las temperaturas globales aumenten en más de 1,5°C para fines del siglo XXI, si no se implementan estrategias de intervención y mitigación (IPCC 2014). Este aumento de temperatura provocará un aumento en la frecuencia de los eventos meteorológicos adversos. Además, la degradación de la tierra asociada con prácticas agrícolas insostenibles está contribuyendo al estancamiento de los rendimientos de los cultivos frente al aumento de las aportaciones de fertilizantes y pesticidas (Grassini *et al.* 2013). Paralelamente, se espera que la extracción de fosfatos de rocas fosfóricas, que sigue siendo la principal fuente de fósforo para fertilizantes, se vuelva más difícil y costosa en las próximas décadas (Cordell & White 2011). Juntos, estos factores presentan un enorme desafío para la sostenibilidad de nuestro planeta y de la sociedad.

Se estima que la población humana mundial en 2050 alcanzará 9.700 millones (UN 2019) con un incremento de la proporción de la población urbana desde 55% actuales hasta un 68% en 2050 (FAO & IISD 2020). Esto, junto con el aumento de los ingresos, está impulsando una transición de los patrones de consumo hacia dietas más intensivas en recursos. Por ejemplo, un mayor consumo de alimentos de origen animal, cuya producción requiere más tierra y agua que los alimentos de origen vegetal, con el consiguiente aumento en los impactos negativos en el medio ambiente (World Resources Institute 2016).

Existen evidencias alarmantes de que se hayan traspasado importantes puntos de inflexión relacionados con la temperatura media global y el nivel medio global del mar, lo que ha provocado cambios irreversibles en los principales ecosistemas y el sistema climático planetario (United Nations 2020a). Las emisiones de gases de efecto invernadero provocadas por el ser humano son ahora más altas que nunca. Es muy probable que hayan sido la causa dominante del calentamiento observado desde mediados del siglo XX (IPCC 2014). La emisión continua de gases de efecto invernadero conducirá a un mayor calentamiento y provocará cambios duraderos en todos los componentes del sistema climático, aumentando la probabilidad de impactos severos, generalizados e irreversibles para las personas y los ecosistemas. Se espera que el cambio climático reduzca el rendimiento de los cultivos, la acuicultura, la producción ganadera y la calidad de los alimentos en muchas regiones del mundo, particularmente en ciertas regiones vulnerables. Los impactos del cambio climático, como los fenómenos meteorológicos extremos, la propagación de plagas y enfermedades, la pérdida de biodiversidad, la degradación de los recursos naturales, incluida la escasez de agua, están poniendo en peligro la seguridad alimentaria y la nutrición y provocando la migración forzada (FAO 2018a). Sin una acción drástica hoy, adaptarse a estos impactos en el futuro será más difícil y costoso (United Nations 2020b).

DESAFIOS. Existe consenso en que las emisiones derivadas del cambio de uso y cobertura de la tierra son, después de las emisiones de la combustión de combustibles fósiles, la segunda mayor fuente antropogénica de carbono a la atmósfera (IPCC 2007).

Un ejemplo revelador consiste en el área forestal total del mundo: aproximadamente el 50% ha desaparecido en los últimos 300 años como resultado de cambios en el uso de la tierra (MEA 2005). Incluyendo los impactos de la fragmentación, esta destrucción masiva de los hábitats forestales tuvo graves efectos sobre la biodiversidad (Pfeifer *et al.* 2017): más de 300 especies de vertebrados terrestres se extinguieron en los últimos siglos, especialmente debido a la deforestación (Dirzo *et al.* 2014). Actualmente se estima que la conversión de los ecosistemas naturales (como los bosques) en áreas agrícolas o artificiales explica, en gran medida, la tasa de extinción general de más de 100 especies

por millón de especies por año, actualmente estimada entre 100 y 1000 veces más alta de lo que se considera una tasa natural (Rockström *et al.* 2009).

Los sistemas agrícolas y alimentarios son unos de los principales impulsores del cambio climático (FAO 2017). Más de 820 millones de personas estaban desnutridas en 2018, mientras que la agricultura proporciona medios de vida a 2500 millones de personas (FAO 2019a). El cambio climático podría empujar a 122 millones de personas más, principalmente agricultores, a la pobreza extrema para 2030. Se prevé que el cambio climático aumente los precios de los cereales en un 29% para 2050. La agricultura absorbe 26% del impacto económico de los desastres climáticos, aumentando al 83% para la sequía en los países en desarrollo. La escasez de agua afecta al 40% de la población. Por cada aumento de 1°C, 500 millones de personas adicionales se enfrentarán a una caída del 20% en los recursos hídricos renovables (FAO 2019a).

Se prevé que el cambio climático reducirá significativamente los recursos renovables de agua superficial y subterránea con especial intensidad en la mayoría de las regiones subtropicales secas. Por cada grado de aumento en la temperatura de la superficie global, se proyecta que aproximadamente el 7 por ciento de la población mundial estará expuesta a una disminución mínima del 20 por ciento de los recursos hídricos renovables (FAO 2017).

La alimentación y la agricultura deberían producir un 70% más de alimentos para 2050 (FAO 2020); sin embargo, su propia existencia ya es un factor importante y potenciador del cambio climático. En efecto, la producción agraria es la responsable de la emisión de una cuarta parte de gases de efecto invernadero. Los suelos degradados han emitido 78Gt de CO₂ a la atmósfera (FAO 2019a).

SOLUCIONES. A pesar de ser uno de los principales impulsores del cambio climático, la agricultura puede ser parte de la solución si el sector experimenta una transformación estructural que reducirá las emisiones, reducirá el carbono y aumentará la resiliencia y la adaptación climáticas (FAO 2019a). Esta transformación incluye la ampliación del uso de la tecnología y la innovación, el apoyo a la conservación de la biodiversidad y los recursos genéticos y la integración de los conocimientos tradicionales y científicos.

Un tercio de las soluciones viables existentes para los ODS acordados provienen de la agricultura (FAO 2019a). Las soluciones basadas en la naturaleza son clave. Ayudan a la mitigación, la adaptación y la resiliencia, a conservar y restaurar los ecosistemas y a garantizar que la naturaleza contribuya a los medios de vida resilientes, la generación de empleos verdes y la reducción de la pobreza rural.

Reducir la deforestación y restaurar bosques y paisajes degradados – son las formas rápidas y rentables de reducir las emisiones en más de 5 gigatoneladas de dióxido de carbono equivalente cada año, aproximadamente el 10% de las emisiones totales de 2018, al tiempo que se impulsa la biodiversidad y los ecosistemas saludables (FAO 2019a).

La restauración de tierras agrícolas y suelos degradados puede eliminar hasta 51 gigatoneladas de dióxido de carbono de la atmósfera en total y aumentar la producción de alimentos en 17,6 megatoneladas por año (FAO 2019a).

Dado que la agricultura representa el 70% del consumo de agua dulce, las acciones para producir más con menos agua contribuirán en gran medida a adaptarse al cambio climático (FAO 2019a).

Un estudio reciente de la FAO muestra que las soluciones basadas en la naturaleza, como la conservación o la plantación de manglares para proteger las áreas costeras de las inundaciones, la conservación del suelo y el agua mediante la agricultura de contorno en las laderas y los sistemas de agricultura de conservación, pueden ofrecer mayores beneficios que las medidas de infraestructura dura. Pueden mantener hasta 12 gigatoneladas de dióxido de carbono fuera de la atmósfera cada año y agregar 2.300.000 millones \$USD a la economía mundial. Es necesario aumentar la concienciación y la financiación en estas áreas (FAO 2019a).

La FAO lucha contra la deforestación y la desertificación, incluso mediante el apoyo a iniciativas a gran escala como Acción Contra la Desertificación en apoyo de la Gran Muralla Verde en el Sahel (FAO 2019a). Asimismo está abordando la degradación del suelo y la sequía en los sistemas de cultivo mecanizados mediante la promoción de sistemas de agricultura de conservación que combinan una cubierta vegetal mejorada para optimizar la infiltración de agua de lluvia y la materia orgánica del suelo, la siembra directa de semillas y la reducción del tráfico para reducir la alteración del suelo, y rotaciones y mezclas de plantas para optimizar función del suelo (FAO 2019a).

Los suelos son nuestros aliados en la lucha contra el hambre y el cambio climático. Los suelos ayudan a suministrar agua y alimentos limpios, prevenir la desertificación y proporcionar resiliencia, al tiempo que mitigan el cambio climático a través del secuestro de carbono. Un tercio de los suelos mundiales está degradado, lo que afecta al menos a 3.200 millones de personas y cuesta más del 10 por ciento del producto bruto mundial anual en pérdida de biodiversidad y servicios de los ecosistemas (FAO 2019a).

Los suelos contribuyen, directa o indirectamente, a varios ODS (números 2, 3, 6, 13 y 15) referentes al hambre, la salud humana a través de la nutrición, el agua limpia, el cambio climático y la vida en la Tierra. La Alianza mundial

sobre los suelos (AMS) y la FAO elaboraron con posterioridad las Directrices voluntarias para la gestión sostenible de los suelos como primer paso para afrontar estas amenazas, dos de las cuales son los “desequilibrios de nutrientes” y la “contaminación del suelo” e implican aplicaciones de fertilizantes que pueden ser excesivas, insuficientes o contaminantes, ninguna de las cuales es sostenible (FAO 2017). En los capítulos pertinentes de las Directrices voluntarias para la gestión sostenible de los suelos (3.3. Fomentar el equilibrio y los ciclos de los nutrientes del suelo y 3.5. Prevenir y reducir al mínimo la contaminación del suelo) se brinda orientación inicial sobre el fomento del uso sostenible de los nutrientes en relación con los suelos, la agricultura y el medio ambiente, pero se necesita más apoyo y guía para aplicar estas recomendaciones

El Código Internacional de Conducta para el Uso y Manejo de Fertilizantes, también denominado “Código para Fertilizantes”, es un documento elaborado por FAO (2019) que tiene por objeto ayudar a los países a abordar las cuestiones múltiples y complejas relacionadas con el uso y manejo responsables de los fertilizantes en la agricultura a nivel de las explotaciones, los ecosistemas y nacional. El Código para Fertilizantes promueve entre los gobiernos, la industria, los agricultores, los comerciantes y la sociedad civil en general las prácticas que incluyen el reciclaje de nutrientes y la gestión agronómica y de la tierra para mejorar la salud del suelo; y recomienda la regulación relacionada con la venta, distribución y etiquetado de los productos fertilizantes siempre que sea apropiado. La toma en cuenta de los microorganismos del suelo (y en particular de los hongos formadores de micorrizas) debería ser una parte fundamental de estas prácticas sostenibles.

En efecto, aprovechar los microorganismos asociados con las especies de cultivos (el microbioma de los cultivos) se ha postulado como una de las soluciones a largo plazo más prometedoras para los desafíos integrales de lograr la seguridad alimentaria, al tiempo que se apoya un medio ambiente saludable (Singh & Trivedi 2017; National Academies of Science, Engineering and Medicine 2019). Estos microorganismos son responsables de la disponibilidad de recursos, la salud de las plantas y la resistencia al estrés biótico y abiótico. El reconocimiento mundial del potencial funcional asociado con el microbioma de los cultivos ha generado una inversión pública y privada sustancial en productos basados en microorganismos que tienen como objetivo complementar la agricultura convencional y aumentar la productividad agrícola. En consecuencia, los productos agrícolas microbianos (biofertilizantes o probióticos) se encuentran entre las industrias de más rápido crecimiento a nivel mundial, aumentando a una tasa anual prevista del 15% a partir de 2020 hasta 2028, con un valor de mercado anticipado de unos 16 mil millones \$ para 2028 (Research and Markets 2020). Por el contrario, la demanda de productos químicos (actualmente una industria de unos 250 mil millones de dólares), en particular los usos de pesticidas, se prevé que disminuya debido a los requisitos reglamentarios emergentes y la demanda de los consumidores de alimentos con bajos residuos químicos. Por ejemplo, la UE ha fijado el objetivo de reemplazar el 50% del uso de pesticidas químicos con soluciones biológicas para 2030 (European Commission 2020).

Las micorrizas y, en particular, las micorrizas arbusculares pueden tener un papel muy importante para mitigar los aspectos negativos descritos arriba y aumentar la sostenibilidad de las prácticas agrícolas, forestales y medioambientales. Junto con otros microorganismos beneficiosos para el suelo y las plantas son un factor muy importante para el funcionamiento equilibrado y productivo de los ecosistemas terrestres y cultivos agrícolas.

Por ejemplo, las redes de hongos, que conforman la base biológica de los suelos, se están destruyendo a un ritmo alarmante por el impacto antropogénico. Según estudios, más del 90% del suelo de la Tierra se degradará para 2050 (Van der Esch *et al.* 2017). Las industrias modernas, desde la agricultura hasta la silvicultura, no han tenido en cuenta la vida en el suelo. A pesar de que los hongos micorrícicos suministran hasta el 80% de los nutrientes de una planta, las prácticas agrícolas intensivas, a través de una combinación de arado y aplicación de fertilizantes químicos, pesticidas y fungicidas, reducen severamente la abundancia, diversidad e integridad física de las redes de hongos (Kiers & Sheldrake 2021). La tala causa estragos bajo tierra, disminuyendo la abundancia de hongos ectomicorrícicos hasta en un 95% y la diversidad de comunidades de hongos en hasta un 75% (Sterkenburg *et al.* 2019). El estudio de Van der Linde *et al.* (2018) sugirió que el "deterioro alarmante" de la salud de los árboles en toda Europa fue causado por una interrupción de sus relaciones micorrícicas, provocada por la contaminación por nitrógeno a partir del uso de combustibles fósiles y fertilizantes agrícolas.

Las redes de hongos micorrícicos constituyen entre un tercio y la mitad de la masa viva de los suelos y son un importante sumidero mundial de carbono (Frey 2019). Cuando los destruimos, sabotamos nuestros esfuerzos por limitar el calentamiento global. Las plantas suministran carbono a sus socios fúngicos a cambio de nutrientes como nitrógeno y fósforo; gran parte del fósforo que forma el ADN en nuestro propio cuerpo habrá pasado a través de un hongo micorrícico. En su intercambio, las plantas y los hongos se involucran en sofisticadas estrategias comerciales, logrando compromisos y resolviendo compensaciones vertiginosamente complejas. La influencia de estos cuatrillones de decisiones comerciales microscópicas se extiende por continentes enteros (Kiers & Sheldrake 2021).

A nivel mundial, al menos 5 mil millones de toneladas de dióxido de carbono se secuestran dentro de las redes de micorrizas cada año, una cantidad aproximadamente equivalente a la cantidad de dióxido de carbono emitida anualmente por los EE. UU. (los datos no publicados sugieren que esta cifra se acerca a los 17 mil millones de toneladas) (Kiers & Sheldrake 2021). La investigación de Clemmensen *et al.* (2013) ha demostrado que los hongos micorrícicos contienen de 50 a 70% del carbono total almacenado en los estratos superiores del suelo en las islas boscosas de Suecia. Incluso las pequeñas reducciones en la prevalencia de las redes de hongos tienen consecuencias significativas: una liberación de solo el 0,1% del carbono ahora almacenado en los suelos de Europa equivale a las emisiones anuales de 100 millones de automóviles (European Commission 2021).

Si queremos abordar la crisis climática, debemos abordar un punto ciego global: las vastas redes subterráneas de hongos que secuestran carbono y sostienen gran parte de la vida en la Tierra (Kiers & Sheldrake 2021). Los hongos son ingenieros de ecosistemas en gran parte invisibles. La mayoría vive como redes ramificadas y fusionadas de células tubulares conocidas como micelio. Las “redes de poder e influencia” del micelio micorrícico son típicamente de dos a tres órdenes de magnitud más largas que las raíces (Leake *et al.* 2004). A nivel mundial, la longitud total del micelio de los hongos en los 10 cm superiores del suelo es de más de 0,45 trillones de kilómetros ($4,5 \times 10^{17}$ km): aproximadamente la mitad del ancho de nuestra galaxia ($9,5 \times 10^{17}$ km) (Leake & Read 2017). El área de superficie de estas hifas, asumiendo un diámetro medio de solo 4 μ m, es casi 2,5 veces el área de las masas terrestres continentales (Leake & Read 2017). La mayor parte de este micelio tiene una vida relativamente corta y se reemplaza varias veces al año. Estas redes simbióticas comprenden un antiguo sistema de soporte vital que fácilmente califica como una de las maravillas del mundo viviente.

A través de la actividad de los hongos, el carbono inunda el suelo, donde sostiene intrincadas redes tróficas: aproximadamente el 25% de todas las especies del planeta viven bajo tierra (FAO, ITPS, GSBI, SCBD & EC 2020). Gran parte permanece en el suelo, lo que convierte a los ecosistemas subterráneos en el almacén estable del 75% de todo el carbono continental (1500 PgC) superando el triple el carbono de las plantas (500 PgC) (Malhi *et al.* 2002). Pero las estrategias de cambio climático, las agendas de conservación y los esfuerzos de restauración pasan por alto los hongos y se enfocan abrumadoramente en los ecosistemas de la superficie (Kiers & Sheldrake 2021). Este es un problema: la destrucción de las redes subterráneas de hongos acelera tanto el cambio climático como la pérdida de biodiversidad e interrumpe los ciclos de nutrientes vitales a nivel mundial. Estas redes deben ser consideradas como un bien público global que debe ser mapeado, protegido y restaurado con urgencia (Kiers & Sheldrake 2021).

I.1. GENERALIDADES DE LA MICORRIZA

Las micorrizas son unas de las interacciones biológicas entre reinos más importantes, ya que involucran aproximadamente 340.000 especies de plantas terrestres y aproximadamente 50.000 taxones de los hongos del suelo. En estas interacciones mutuamente beneficiosas, los hongos reciben carbono derivado de la fotosíntesis y proporcionan a cambio a la planta hospedadora nutrientes minerales como fósforo y nitrógeno. Más de 150 años de investigación sobre micorrizas han contribuido a la profundización de los conocimientos sobre su biología, biodiversidad e impacto ecológico.

A partir de finales del siglo XIX, los investigadores de los campos tradicionales de la micología y la botánica se volvieron cada vez más conscientes de la relevancia de las simbiosis entre las raíces de plantas y los hongos – las micorrizas. Más de un siglo después los investigadores todavía discuten cuestiones de las interacciones micorrícicas y plantean cuestiones sustanciales en ecología, evolución, microbiología, fitopatología, agronomía y ciencias forestales, así como en economía aplicada y bioinformática, solo por nombrar algunas de los campos relevantes.

Este interés interdisciplinario, alimentado por diferentes enfoques experimentales, refleja la conciencia de que el término general "micorriza" cubre una gran cantidad de sistemas biológicos que incluyen la mayoría de las especies de plantas. Según Brundrett & Tedersoo (2018), el 72% de las plantas vasculares forman micorrizas arbusculares (donde los hongos Glomeromycotina crean redes de hifas inter- e intracelulares dentro de las raíces), el 2,0% son ectomicorrizas (donde los hongos de Ascomycota o Basidiomycota producen un manto que rodea la raíz, así como una red de hifas intercelulares en el epidermis y el córtex de la raíz), el 1,5% son micorrizas ericoides (donde la mayoría de Ascomycota forma espirales dentro de las células epidérmicas de las raíces finas de Ericales) y el 10% son micorrizas orquidoides (donde principalmente Basidiomycota colonizar las células corticales de los protococos y raíces de las orquídeas). Sólo el 8% de las plantas son completamente no micorrícicas y el 7% tiene asociaciones inconsistentes con hongos micorrícicos arbusculares. El informe Estado de las plantas del mundo (Willis 2017) enumera alrededor de 391.000 especies de plantas vasculares conocidas actualmente por la ciencia; por tanto, podemos concluir que el número de especies de plantas micorrícicas oscila entre 320.000 y 340.000, teniendo en cuenta también que muchas plantas no vasculares, como las hepáticas, interactúan con los hongos micorrícicos. Todas estas plantas se asocian con más de 50.000 especies de hongos (van der Heijden *et al.* 2015) y son igualmente exitosas en la colonización de diferentes ambientes, desde zonas alpinas y boreales hasta bosques tropicales y praderas.

I.1.1. Definición de simbiosis micorrícica

El biólogo alemán Albert Bernhard Frank (1839-1900) acuñó el término **micorriza** en 1885: "*Der ganze Körper ist also weder Baumwurzel noch Pilz allein, sondern ähnlich wie der Thallus der Flechten, eine Vereinigung zweier verschiedener Wesen zu einem einheitlichen morphologischen Organ, welches vielleicht passend als **Pilzwurzel, Mykorhiza** bezeichnet werden kann.*" [El cuerpo entero no es solo raíz de árbol ni hongo, sino que, como el talo de los líquenes, es un órgano morfológico único que puede denominarse raíz-hongo, micorriza (Frank 1885)]. Él redescubrió y redefinió el fenómeno en su libro de texto (Frank 1892): "*... Pilzgewebe... in... organischer Verwachsung mit... Würzelhen... und... gemeinschaftlich... wächst, das Pilz und Wurzel ein... gemeinsam arbeitendes Organ darstellen, welches ich **Pilzwurzel, Mykorhiza, genant habe.***" (en traducción libre: **[las hifas de los hongos crecen junto con las raíces formando un órgano común que se llama hongo-raíz, la micorriza]**).

El término micorriza deriva de las palabras griegas μυκήσ [mýkēs] (hongo) y ριζα [rhiza] (raíz). Las micorrizas son las estructuras simbióticas y los hongos micorrícicos son los microorganismos simbióticos que colonizan las raíces de las plantas, proporcionando beneficios (fósforo, nitrógeno, otros nutrientes, agua, protecciones contra estreses bióticos y abióticos) principalmente a cambio de carbono fotosintético, con un impacto positivo en el crecimiento de las plantas (Smith & Read 2008). Este grupo de hongos ha sido ampliamente estudiado debido a su importancia en la producción de cultivos agrícolas y forestales, así como en el funcionamiento del ecosistema terrestre. Se reconocen varios grupos de hongos micorrícicos, dependiendo de su ubicación filogenética, asociación morfológica con las raíces de las plantas y taxonomía de las plantas hospedadoras asociadas. Los conceptos actuales sobre las micorrizas de forma resumida pueden ser encontrados en revisiones y libros de texto recientes, como son de Smith y Read (2008), Brundrett y Tedersoo (2018) y Tedersoo *et al.* (2020).

Los hongos micorrícicos están reconocidos como piezas clave en el secuestro de carbono (Johnson *et al.* 2016) y de la agregación de partículas en el suelo y tienen un impacto importante en la composición de las comunidades microbianas y vegetales (van der Heijden *et al.* 2015). Por estas razones, se cree que las micorrizas han dado forma a la

evolución de la biosfera desde la terrestreización de las plantas y, en el contexto actual de preocupaciones ambientales crecientes, son actores cruciales del funcionamiento de los ecosistemas (van der Heiden *et al.* 2015; Ferlian *et al.* 2018).

1.1.2. Tipos de micorrizas

El término general "micorriza" cubre una gran cantidad de sistemas biológicos que incluyen la mayoría de las especies de plantas. La impresionante biodiversidad revelada por estos números convierte la asociación de micorrizas en uno de los procesos biológicos más relevantes de nuestro planeta (Bonfante 2018).

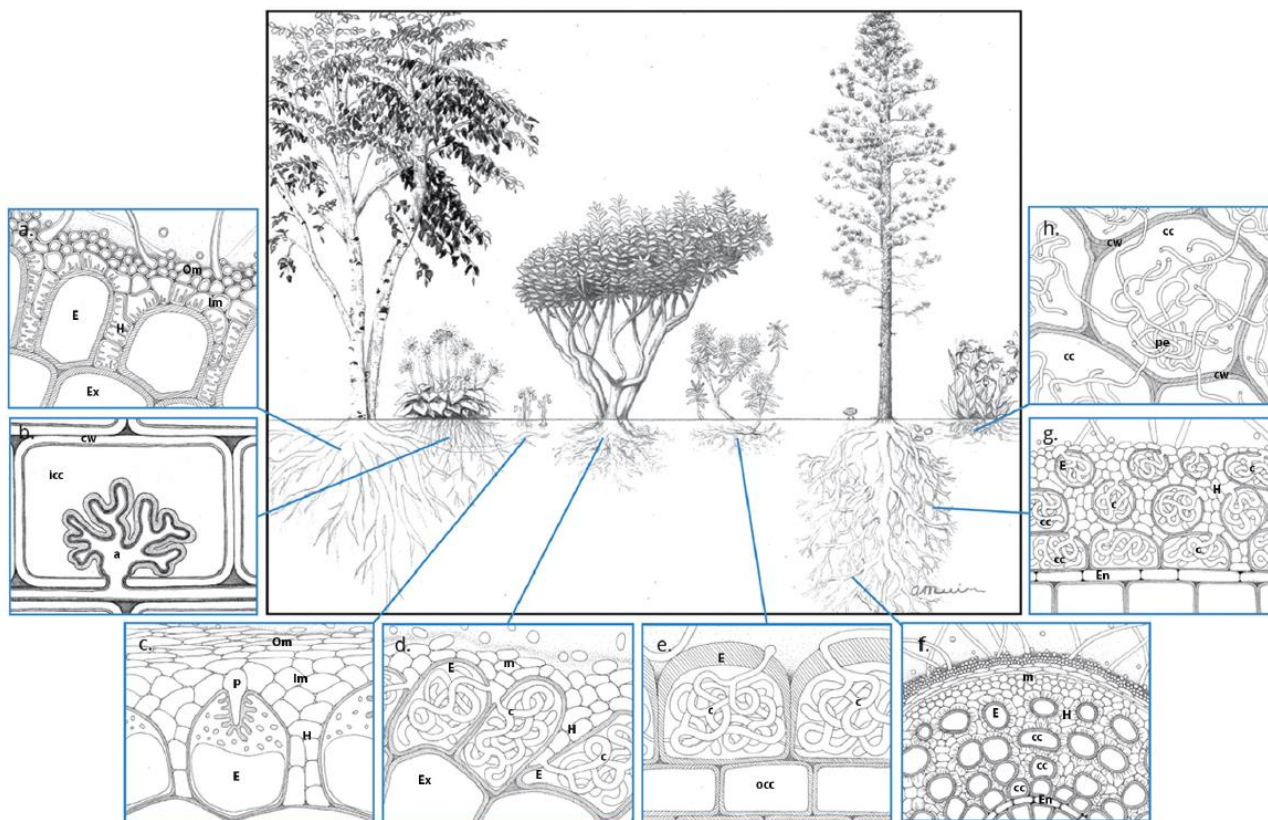


Fig. 1.1.1. Representación de una comunidad vegetal hipotética (panel central) que muestra las principales categorías de micorrizas y sus correspondientes características interfaciales estructurales (Massicotte & Guinel 2017). De izquierda a derecha, (a.) abedul blanco (*Betula papyrifera*) para ectomicorriza (ECM) de angiospermas; (b.) raíz de bálsamo de hoja de flecha (*Balsamorhiza sagittata*) para micorriza arbuscular (MA); (c.) pipa de indio (*Monotropa uniflora*) para micorriza monotropoide; (d.) madroño del Pacífico (*Arbutus menziesii*) para micorriza arbutoide; (e.) té de Labrador (*Rhododendron groenlandicum*) para micorriza ericoide; (f. y g.) pino contorto costero (*Pinus contorta*) para ECM de gimnospermas y ectendomycorrhiza, respectivamente; y (h) zapatilla de dama de montaña (*Cypripedium montanum*) para micorriza orquidoide. Abreviaciones: a - arbuscúlo; c - ovillo o rulo de hifas [*fungal coil* en inglés]; cc - célula cortical; cw - pared celular; E - célula epidérmica; En - endodermis; Ex - célula exodérmica; H - red Hartig; icc - célula cortical interna [*inner cortical cell*]; lm - manto interior; m - manto fúngico (indiferenciado); occ - célula cortical externa [*outer cortical cell*]; Om - manto exterior [*outer mantle*]; p - clavija de hongo [*fungal peg*]; pe - pelotón. Adaptado y rediseñado de Peterson *et al.* (2004) y van der Heijden *et al.* (2015).

Entre 320.000 y 340.000 plantas vasculares y no vasculares existentes pueden formar micorrizas (Bonfante 2018). Entre ellas, las angiospermas representan el grupo más grande y diverso de especies micorrícicas (aproximadamente 85-90%) e incluyen árboles, arbustos, hierbas y la mayoría de los cultivos principales como arroz, trigo, maíz, patata, boniato, tomate y mandioca (Ferne & Yan 2019). Para los hongos asociados, se estima que al menos 50.000 especies de hongos de Ascomycota, Basidiomycota y Glomeromycota (Mucoromycota) forman micorrizas (van der Heiden *et al.* 2015). Esta sorprendente diversidad, respaldada por más de 500 millones de años de coevolución entre plantas y hongos, ha generado cuatro tipos principales de micorrizas que han surgido en diferentes momentos durante la evolución de las plantas y presentan rasgos morfológicos específicos: micorrizas arbusculares (MA), ectomicorrizas (ECM), micorrizas orquidoideas (MOR) y micorrizas ericoideas (MER) (Fig. 1.1.1). Las interacciones célula-célula en cada tipo de micorrizas (Tab. 1.1.1) han fascinado a los biólogos de plantas desde las observaciones ultraestructurales pioneras en la década de 1980 (Peterson *et al.* 2004; Bonfante 2018) y han sentado las bases para investigaciones posteriores sobre la señalización y la regulación génica en estas simbiosis. En menor cantidad de especies de las plantas y los hongos también se distinguen otros tres tipos de micorrizas: micorrizas arbutoides (MAR), micorrizas monotropoides (MM), ectoendomicorrizas (EEM) (Peterson *et al.* 2004).

Los tipos de micorrizas presentan una distribución desigual: las MA son el tipo dominante (78%), seguidos de MOR (10%), ECM (2%) y MER (1,4%) (Tedersoo *et al.* 2020); las plantas no micorrícicas (NM) presentan 8% entre todas especies. Múltiples tipos de micorrizas coexisten en muchos ecosistemas, con especies de plantas y hongos que establecen, en algunos casos, más de un tipo de micorrizas (Fig. I.1.1). Además, un solo hongo puede colonizar diferentes plantas hospedadoras, estableciendo una "red micorrícica común" (RMC) (Fig. I.1.1) es decir, una red de hifas subterráneas que conecta distintos individuos de plantas.

Tab. I.1.1. Las características de los tipos importantes de micorrizas (datos de Smith & Read 2008; Peterson *et al.* 2004; Tedersoo *et al.* 2020; Lutzoni *et al.* 2018; Brundrett & Tedersoo 2018; Massicotte & Guinel 2017; van der Heijden *et al.* 2015). Los caracteres estructurales dados se relacionan con el estado maduro, no con los estados en desarrollo o senescentes. Las interrogaciones indican dudas y discusiones; “+” – presencia; “-” – ausencia.

Características	Tipo de micorriza						
	Micorriza arbuscular	Ectomicorriza (ECM)	Micorriza orquidoide	Micorriza ericoide	Micorriza arbutoide	Micorriza monotroipoide	Ectendomicorriza
Taxones fúngicos	Glomeromycota; (Mucoromycota?)	Basidiomycota; Ascomycota	Basidiomycota; Ascomycota?	Ascomycota; Basidiomycota (pocos)	Basidiomycota; Ascomycota	Basidiomycota	Ascomycota (<i>Wilcoxina</i> etc.)
Cantidad de especies de hongos	>340-1.600	~20.000-25.000	~25.000	>150	~10 (también forman ECM)	~10 (también forman ECM)	Pocas especies conocidas (<10)
Taxones de plantas	Bryophyta Pteridophyta Gimnospermas Angiospermas	Gimnospermas Angiospermas	Orchidaceae	Ericales Algunos Bryophyta?	Ericales (<i>Arbutus</i> , <i>Arctostaphylos</i> , y varios géneros de subfamilia Pyrolae)	Monotropoideae (Ericaceae)	Gimnospermas (<i>Pinus</i> , <i>Larix</i> , <i>Picea</i>) Angiospermas?
Cantidad de especies de plantas	~200.000 (72% obligatorias + 7% inconsistentes)	~6.000 (2%)	~20.000-35.000 (10%)	~4.000 (1,4%)	Pocas especies conocidas (<100)	Pocas especies ~15	Pocas especies conocidas (~100)
Primeras descripciones (autor y año)	Nägeli (1842)?; Schlicht (1889)	Teofrasto (siglo IV a.C.) Dillenii (1719) Vittadini (1831) Hartig (1840) Frank (1885)	Link (1824)	Frank (1892)	Rivett (1924)	Fries (1832) Kamienski (1881)	Melin (1923)
Septos en hongos	-	+	+	+	+	+	+
Colonización intracelular	+	-	+	+	+	+	+
Manto fúngico	-	+	-	- (+ superficial y poco común)	+ o -	+	+ o -
Red de Hartig	-	+	-	-	+	+	+
Plantas aclorófilas	- (+, a veces)	-	+*	-	-	+	-
Parte de raíz con intercambio nutricional	Córtex (también células de talos en Bryophyta y Pteridophyta)	Epidermis y córtex	Córtex (semilla y protocormo en etapas tempranas)	Epidermis (en raíces finas)	Epidermis	Epidermis	Epidermis y córtex
Edad evolutiva	>500MA** (Lutzoni <i>et al.</i> 2018)	270-170 MA y adelante (Genre <i>et al.</i> 2020)	<84-76MA (Ramirez <i>et al.</i> 2007)	~118MA (Martino, <i>et al.</i> 2018)	Probablemente similar micorriza ericoide (100-80MA)	Probablemente similar micorriza ericoide (100-80MA)	Probablemente similar a ECM (200-100MA)
Importancia	La mayoría de los cultivos agrícolas e industriales; Cultivos forrajeros; Producción de frutas; Horticultura; Plantas ornamentales y medicinales; Madera; Fitorremediación; Reforestación	Reforestación; Madera; Producción de setas (>400 especies); Frutos secos (avellanas, castañas, piñones); Paisajismo y ocio; Agroforestería; Plantas ornamentales y medicinales; Fitoestabilización	Conservación; Vainilla; Plantas ornamentales (más de 100.000 híbridos y cultivares) y medicinales	Biorremediación; Producción de bayas; Plantas ornamentales (<i>Rhododendron</i> , brezos, etc.) y medicinales	Plantas ornamentales y medicinales; Uso alimenticio y maderero limitado (madroño)	Plantas medicinales; Preservación de biodiversidad	Reforestación; Madera; Producción de piñones; Plantas ornamentales y medicinales
Ecosistemas principales	Bosques tropicales y templados, pastizales, estepas, sabanas, matorrales, desiertos	Bosques templados, boreales, mediterráneos y algunos tropicales, tundra	Tropical, templado, mediterráneo	Brezales, tundra, bosques boreales y templados	Brezales, tundra, bosques boreales y templados	Bosques boreales y templados coníferos	Bosques boreales y templados coníferos

* Todas las orquideas son aclorófilas en las primeras etapas del desarrollo vegetativo. La mayoría de las especies de orquideas son verdes en la edad adulta. ** MA – millones de años.

Los hongos micorrícicos se consideran ahora entre los componentes dominantes del microbiota vegetal (Bonfante *et al.* 2019), el ecosistema biodiverso de comunidades microbianas que viven en estrecha asociación con individuos multicelulares y tienen un impacto tanto en la salud humana como vegetal (Compant *et al.* 2019; Elinav *et al.* 2019). En este contexto, los hongos micorrícicos podrían actuar como impulsores de la llamada revolución microbiana; es decir, el desarrollo de herramientas sostenibles basadas en el microbiota para mejorar la salud y la productividad de las plantas.

Las plantas durante su crecimiento interactúan con una gran cantidad de los factores de carácter biótico y abiótico. Entre los factores bióticos los microorganismos tienen una enorme influencia en su desarrollo que puede oscilar entre la negativa (enfermedades) y la positiva o beneficiosa para las plantas. Entre las relaciones beneficiosas establecidas entre las plantas y microorganismos destacan: bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) y PGPR en siglas inglesas), microorganismos antagonistas del desarrollo de patógenos, microorganismos inductores de

resistencia frente a estreses bióticos y abióticos, rizobacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico, microorganismos solubilizadores de fosfatos insolubles y hongos formadores de micorrizas (Tian *et al.* 2020).

Micorriza arbuscular (MA)

Las micorrizas arbusculares (MAs) son el tipo de micorrizas más común (Smith & Read 2008). Se forman en una variedad enormemente amplia de plantas hospedadoras con los hongos simbióticos obligados clasificados en un filo fúngico el Glomeromycota (Schüssler *et al.* 2001; Redecker & Schüßler 2014). Las plantas incluyen angiospermas, gimnospermas y esporofitas de pteridofitas, todas las cuales tienen raíces, así como los gametofitos de algunas hepáticas y pteridofitas que no las tienen (Read *et al.* 2000). Parece muy probable que los hongos tuvieran sus orígenes posiblemente hace más de 1000 millones de años (anteriores a las estimaciones actuales de colonización de la tierra) y que las simbiosis de MAs también sean extremadamente antiguas. Debido a su papel en la absorción de nutrientes, los hongos MAs probablemente fueron importantes en la colonización de la tierra por plantas (Simon *et al.* 1993; Heckman *et al.* 2001; Lutzoni *et al.* 2018); en la actualidad siguen siendo los principales determinantes de las interacciones de las plantas en los ecosistemas hasta el día de hoy.

Las micorrizas arbusculares derivan su nombre de las estructuras dicotómicas en forma de árbol (*arbúsculos*) que el hongo forma dentro de las células corticales de las raíces de las plantas vasculares colonizadas y también de algunos micotalos de hepáticas y gametofitos de pteridofitas colonizados por hongos micorrícicos arbusculares (HMAs) (Smith & Read 2008). Los *arbúsculos* juegan un papel clave en el intercambio bidireccional de nutrientes: la transferencia de carbono de la planta al hongo y la transferencia en dirección inversa de nutrientes, especialmente fósforo, en la dirección inversa del hongo a la planta (Luginbuehl & Oldroyd 2017). Las estructuras de almacenamiento llamadas vesículas, ubicadas dentro o entre las células corticales de la raíz de algunas micorrizas arbusculares, también son un rasgo característico de los hongos MAs, no todos los grupos taxonómicos las forman (e.g. Gigasporaceae), mientras que los *arbúsculos* son una característica conservada evolutivamente en todos los linajes de Glomales (Morton 1990b). Es por ello por lo que del término "hongo micorrícico vesicular-arbuscular" (HMVA), que se usaba comúnmente para estos hongos simbióticos, se eliminara la parte "vesicular", y solo se retuvo la parte "arbuscular". Es pertinente mencionar que además de las vesículas y los *arbúsculos* característicos, otras estructuras intrarradicales como las hifas intracelulares también están formadas por hongos MAs, que a veces ocurren en ausencia de los *arbúsculos* (Dickson 2004). En la rizosfera de las plantas hospedadoras, los hongos glomales producen una gran cantidad de esporas, que varían en tamaño de aproximadamente 20 a 500 μm de diámetro (o 50-800 μm según algunas estimaciones) (Shah 2014). Los tipos de esporas, las uniones de hifas y las características de la pared son algunos de los atributos importantes para la distinción morfológica de varios taxones de HMAs, a nivel de especie, género o incluso familia.

Una micorriza arbuscular tiene tres componentes importantes: la raíz de la planta, las estructuras fúngicas intrarradicales y un micelio extrarradical en el suelo (Smith & Read 2008). El último puede ser muy extenso, pero no forma hebras miceliales complejas ni rizomorfos, ni ninguna estructura pseudoparenquimatosa vegetativa comparable a la vaina fúngica típica de las ectomicorrizas (excepto tal vez en algunos casos en que forma esporocarpos, que son unos ovillos complejos de hifas donde se encuentran las esporas de algunas especies de HMAs, especialmente de *Funneliformis mosseae*).

Los HMAs son biotrofos obligados que dependen exclusivamente del carbono en forma de lípidos y azúcares que sus plantas hospedadoras les proveen para mantener su crecimiento, desarrollo y función (Bago *et al.* 2003; Helber *et al.* 2011; Jiang *et al.* 2017; Luginbuehl *et al.* 2017). A cambio, los HMAs mejoran la adquisición de nutrientes orgánicos e inorgánicos (Chiu & Paszkowski 2019; Genre *et al.* 2020; Liu *et al.* 2020) y son capaces de ayudar a sus plantas hospedadoras a crecer vigorosamente bajo una variedad de condiciones de estrés abiótico y biótico al mediar una serie de comunicaciones con señales complejas y mejorar el intercambio de múltiples sustancias entre socios, lo que conduce a características bioquímicas y fisiológicas mejoradas y una mayor absorción de nutrientes y agua (Bitterlich *et al.* 2018; Chen *et al.* 2018; Begum *et al.* 2019; Evelin *et al.* 2019; Dowarah *et al.* 2021). Además, las redes de hifas de los HMAs mejoran las características del suelo, como la agregación de partículas del suelo, mejorando así la resistencia del suelo a la erosión por el viento y el agua. Finalmente, los HMAs disminuyen la lixiviación de nutrientes del suelo, contribuyendo así a la retención de nutrientes en el suelo y disminuyendo los riesgos de contaminación del agua subterránea. Estos múltiples efectos de los HMAs se traducen en importantes beneficios ecológicos en diversos contextos naturales (Chen *et al.* 2018).

Una de las primeras descripciones de una micorriza arbuscular y la primera descripción del género *Rhizophagus* se remonta a Dangeard (1896), quién describió una nueva especie fúngica *Rhizophagus populinus* en las raíces de álamo piramidal (*Populus* sp.) en el oeste de Francia. El autor supuso que el hongo estaba matando a los árboles. Esta

publicación, y otra posterior más detallada e ilustrada (Dangeard 1900) mostraban que el organismo en cuestión era un hongo que habitaba las raíces y formaba vesículas, arbusculos, hifas y esporas intrarradicales de paredes gruesas. En esta misma publicación Dangeard por primera vez utilizó el término "el hongo micorrízico vesículo-arbuscular" (HMVA) (Dangeard 1900). Petri (1919), y más tarde Peyronel (1923) rechazaron la idea de que *R. populinus* fuese un patógeno, concluyendo que no era el causante de la muerte de los álamos, y reconociéndolo como un hongo endomicorrízico.

En comparación con otros hongos, el micelio de los HMAs es muy inusual, ya que cada una de sus esporas e hifas contienen de cientos a miles de núcleos (Kokkoris *et al.* 2020), que es de uno a dos órdenes de magnitud más alto que cualquier pariente fúngico. Las esporas de HMAs pueden contener entre 130 y 35 000 núcleos individuales, según la especie y el estado fisiológico del hongo. Debido a que los HMAs producen hifas cenocíticas (es decir, aseptadas), en un mismo individuo de HMA prácticamente millones de núcleos pueden coexistir en un gran citoplasma en cualquier momento. El número de núcleos por espора varía entre las especies (Kokkoris *et al.* 2020), pero también notablemente entre las esporas hermanas del mismo individuo (Bécard & Pfeffer 1993; Marleau *et al.* 2011). Si bien el número de núcleos aumenta proporcionalmente con el tamaño de las esporas, las esporas hermanas de tamaño similar aún pueden variar en el número de núcleos que contienen (Marleau *et al.* 2011). Además, datos recientes han demostrado que, al menos en el HMA-modelo de la especie *Rhizophagus irregularis*, la organización nuclear es homocariótica (núcleos con un genotipo presente en el citoplasma) o dicariótica, donde el micelio contiene miles de núcleos procedentes de dos cepas parentales (Ropars *et al.* 2016; Wyss *et al.* 2016; Chen *et al.* 2018).

El número final de núcleos en cada espора hermana no está relacionado con la viabilidad o la capacidad de germinación de las esporas (Marleau *et al.* 2011). La forma de los núcleos también puede variar entre las esporas y dentro de ellas, y algunos núcleos muestran una forma globosa mientras que otros tienen formas irregulares (Lee 2011).

Ectomicorriza

Las ectomicorrizas (ECMs), también denominadas micorrizas ectotróficas (Marx y Davey 1967), son el segundo tipo de micorrizas ecológicamente más predominante que se encuentra en la naturaleza (Soudzilovskaia *et al.* 2019). Los hongos asociados en las asociaciones ectomicorrízicas (ECMs) representan aproximadamente el 30% de la biomasa microbiana en los suelos forestales (Hogberg & Hogberg 2002).

Una raíz ectomicorrízica típica muestra la formación de dos estructuras características como el "manto" y la "red de Hartig". El manto fúngico, también conocido como "vainas" ["sheath" en inglés], es la agrupación de micelios fúngicos en la superficie de la raíz del huésped y la red Hartig es la red de hifas fúngicas formadas entre las células epidérmicas o corticales de la raíz del huésped sin penetrar dentro de las células radicales (Smith & Read 2008). Las interacciones hormonales entre la planta y los hongos conducen a una arquitectura de la raíz drásticamente alterada, incluida la supresión de los pelos radicales (Peterson *et al.* 2004). De la superficie del manto surgen "rizomorfos" que son las hebras de hifas entrelazadas formando haces, y estas estructuras se extienden por el suelo circundante. En los bosques tropicales, el desarrollo de los rizomorfos puede ser prolífico, a veces viajando a varios metros de la raíz del huésped (Sylvia *et al.* 2004; Futai *et al.* 2008). La gran mayoría de las raíces ectomicorrízicas que se desarrollan en simbiosis con las miles de especies de hongos ectomicorrízicos comparten estas características anatómicas fundamentales, pero las asociaciones ectomicorrízicas varían ampliamente en la importancia de sus diferentes estructuras hifas (es decir, el revestimiento del manto, la red de Hartig y las redes de hifas extramatriciales), anatomía celular (Rinaldi *et al.* 2008) y propiedades fisiológicas (como el intenso transporte bidireccional de metabolitos) (Smith & Read 2008).

Es importante señalar que, al igual que todos los hongos micorrízicos, los hongos ectomicorrízicos ocupan un nicho dual; es decir, el suelo y la raíz hospedadora (Martin *et al.* 2016). De manera similar a sus ancestros saprotróficos, los hongos ectomicorrízicos tienen acceso a nutrientes minerales en el suelo que son absorbidos de manera eficiente por la red de micelio absorbente perenne y parcialmente translocados a la raíz de la planta hospedadora (Read *et al.* 2004; Van der Heijden *et al.* 2015; Finlay 2008). Sin embargo, los hongos ectomicorrízicos han perdido gran parte de la capacidad de los hongos saprotróficos para descomponer eficientemente la lignocelulosa que se acumula en la madera y la materia orgánica del suelo (Treseder *et al.* 2006). La adaptación al estilo de vida ectomicorrízico no solo ha implicado la pérdida de funciones; Los hongos ectomicorrízicos también han adquirido algunos de los mecanismos que utilizan los patógenos vegetales biotróficos para colonizar los tejidos radicales y capturar la glucosa del huésped (Martin *et al.* 2001; Spanu 2012; Bonfante & Genre 2010) aunque carecen de las estructuras morfológicas parasitarias específicas de los patógenos, como el haustorio.

Las ECMs colonizan las raíces de aproximadamente 6.000 especies de las plantas que incluyen principalmente plantas leñosas como gimnospermas, angiospermas y algunas plantas terrestres no-vasculares como las hepáticas (van Der Heijden *et al.* 2015). En total, se sabe que aproximadamente 7.750 especies de hongos forman ECMs, aunque una

estimación final de la riqueza de especies de hongos ECMs probablemente estaría entre 20.000 y 25.000 especies en la base de estimaciones de los datos conocidos y desconocidos en la diversidad de macromicetos (Rinaldi *et al.* 2008; Van der Heijden *et al.* 2015). Estos hongos EMCs pertenecen a más de 80 linajes evolucionados independientemente y también pertenecen a más de 250 géneros (Tedersoo & Smith 2013; Geml 2017), principalmente de Basidiomycota y Ascomycota (Tedersoo *et al.* 2010). Muchos hongos ECMs forman cuerpos fructíferos, como setas, hongos polvera, hongos de coral, trufas, etc. (Futai *et al.* 2008), otros no los forman en absoluto (Rinaldi *et al.* 2008; Tedersoo *et al.* 2010).

Aunque las ectomicorrizas tienen un número relativamente pequeño de especies de plantas (alrededor de 2% taxones de las fanerógamas; Brundrett 2009; Brundrett & Tedersoo 2018), ellas juegan un papel importante a escala mundial. Por ejemplo, los bosques extensos en las ecorregiones templadas, boreales, subtropicales y montañosas del hemisferio norte y el hemisferio sur están compuestos por especies de árboles que han sido colonizadas por hongos ectomicorrícicos (Read *et al.* 2004; Taylor y Alexander 2005; Soudzilovskaia *et al.* 2015). En cada uno de estos bosques, trillones de raicillas de plantas son colonizadas e interconectadas por el micelio de miles de especies diferentes de hongos ectomicorrícicos, formando redes de micorrizas extrarradicales que se han denominado informalmente "wood-wide web" o "Internet de las plantas" (Simard *et al.* 1997; Selosse *et al.* 2006; Klein *et al.* 2016), a través de cuales intercambian señales y nutrientes (Leake *et al.* 2004).

Aunque no son tan numerosos, algunos arbustos e incluso especies de plantas herbáceas importantes en sitios de sucesión ecológica temprana también pueden formar ectomicorrizas (por ejemplo, *Arctostaphylos*, *Bistorta*, *Cistus*, *Helianthemum*, *Kobresia*, *Salix herbacea*) (Tedersoo *et al.* 2010). Las asociaciones de ectomicorrizas (ECM) han evolucionado en diferentes linajes de plantas y hongos varias veces (Hibbett & Matheny 2009; Tedersoo *et al.* 2010; Tedersoo y Smith 2013).

Algunos hongos tienen un rango de plantas hospedadoras estrecho, como *Boletus betulicola* que forma micorrizas solo con especies de *Betula*. Algunos hongos tienen una amplia gama, como *Pisolithus tinctorius* que forma micorrizas con más de 46 especies de árboles pertenecientes a 20 géneros (Cairney & Chambers 1997). En términos generales, los hongos ECMs se agrupan los de etapa temprana y de etapa tardía según su colonización en raíces jóvenes (plantas hasta 5 años) y en sistemas radicales adultas (más de 5 años), respectivamente (Rao *et al.* 1997). El requerimiento de carbono de los hongos ECMs en etapa tardía es más alto que el de los hongos ECMs en etapa temprana (Mason 1980). Los hongos en etapa temprana son muy importantes para fines de recuperación y silvicultura, ya que las plántulas jóvenes consideradas para aplicaciones de recuperación y silvicultura pueden establecerse fácilmente a gran escala en el vivero con la inoculación de los hongos ECMs en etapa temprana. En las plantaciones más antiguas, con el cambio en el dosel arbóreo y en el estado nutricional del suelo, los hongos de la etapa tardía toman el cargo (Mason *et al.* 1987).

El éxito vital de esta simbiosis es el intercambio de nutrientes entre los simbioses. La planta proporciona carbono y vitaminas esenciales al hongo (Nehls 2007; Nehls *et al.* 2008) y, a cambio, el hongo proporciona nutrientes inorgánicos (especialmente N y P) a la hospedadora, creando así un vínculo esencial entre los dos socios (Smith & Read 2008). La ECM mejora particularmente la absorción de nutrientes presentes con baja movilidad en el suelo, por ejemplo, fósforo (Cairney 2011). Los hongos ECMs ayudan a las plantas aumentando la conductividad hidráulica, la tolerancia a la sequía y la resistencia a los patógenos del suelo (Han *et al.* 2006; Zhang *et al.* 2011; Marx 1969; Chakravarty & Unestam 1987; Branzanti *et al.* 1999; Vishwanathan *et al.* 2020). Las hifas extramáticas de los hongos ECMs forman una extensa red miceliales, constituyendo el micelio el 80% de la biomasa fúngica en ciertas especies (Wallander *et al.* 2001; Rillig & Mummey 2006). La producción de micelio permite un área de superficie máxima para el intercambio de nutrientes, y el suministro de C lábil de su planta hospedadora permite que los hongos ECMs proliferen y descompongan o recolecten nutrientes de ubicaciones heterogéneas en el suelo (Cairney 2005; Drigo *et al.* 2012).

El micelio de los hongos ECMs libera varias sustancias químicas en el suelo – esto mantiene unidas las partículas del suelo y ayuda a mejorar la calidad del suelo (Bogeat-Triboulot *et al.* 2004).

El árbol hospedador obtiene un beneficio adicional por el aumento de la tolerancia a las condiciones extremas de temperatura del suelo, pH y altas concentraciones de metales pesados (Hung & Trappe 1983; Colpaert *et al.* 2000; Jentschke & Godbold 2000; Meharg 2003; Tibbett *et al.* 2002; Collin-Hansen *et al.* 2007; Ferreira *et al.* 2005; Ferreira *et al.* 2007). Por lo tanto, una planta ECM crece y sobrevive en suelos de baja fertilidad o en suelos degradados. También se sabe que los hongos ECMs producen diversas sustancias promotoras del crecimiento, ácidos orgánicos, antibióticos y ácidos grasos (Ho 1987; Satyanarayana *et al.* 1996). Las ectomicorrizas pueden mejorar la resistencia de una planta a los patógenos del suelo al exhibir diferentes medidas de protección (Sylvia *et al.* 2004; Suh *et al.* 1991; Yamaji *et al.* 2005; Chari *et al.* 2012). A través de estos diferentes mecanismos, una planta ECM se beneficia con mayor crecimiento, vigor y supervivencia.

Las plantas viven en comunidades y sus raíces están conectadas por micelios comunes de hongos micorrícicos. Las hifas fúngicas pueden estar conectadas a más de una planta de la misma especie o de especies diferentes. Las plantas pueden albergar diferentes hongos micorrícicos de la misma especie o de diferentes especies (Smith & Read 2008). Esto ayuda a la planta hospedadora y a los hongos a compartir carbono, nitrógeno, fósforo y otros recursos dentro de la comunidad. Ecológicamente, los hongos ECM juegan un papel importante en la estabilidad de los ecosistemas forestales. El micelio externo de los hongos ECMs puede ser más extenso que el de los HMAs con hasta 200 m de hifas por gramo de suelo seco (Read & Boyd 1986). Se estima que entre el 10 y el 50% del carbono fijado por los árboles es recibido de las raíces por los hongos ECMs, que luego lo distribuyen a través de sus redes miceliales (Smith & Read 2008). En los sistemas forestales boreales, se ha estimado que los micelios de ECM constituyen el 30% de la biomasa microbiana total (Wallander *et al.* 2001), y se ha demostrado que contribuyen hasta el 50% de la respiración del suelo (Högberg *et al.* 2001).

Además de ser beneficiosos para las plantas, muchos hongos ECMs son una fuente de alimento para humanos y animales, por ejemplo, *Agaricus bisporus*, *Boletus edulis*, *Lactarius deliciosus*, *Pleurotus spp.*, *Tuber spp.*, contribuyendo así a la economía de muchas comunidades humanas (Boa 2005). Los hongos comestibles son un producto forestal no maderable de alto valor y de creciente importancia comercial en los mercados internacionales. Han sido registrados más de 400 especies de hongos EMCs comestibles (Wang *et al.* 2002). Algunas setas y polyporos se utilizan para hacer tintes, por ejemplo, *Pisolithus tinctorius* produce tinte de bronceado a oro (Cardon 2007).

En los bosques nativos manejados para la producción de madera, las ectomicorrizas son una parte aceptada del ecosistema y su importancia potencial en la nutrición de los árboles ha sido reconocida desde los primeros experimentos (Frank, 1885).

La silvicultura de plantaciones está aumentando en muchas partes del mundo a medida que aumenta la demanda de madera y celulosa y en respuesta a los llamamientos para aumentar la captura de CO₂ mediante el aumento de la cubierta forestal (Smith & Read 2008). Aunque las plántulas trasplantadas o regeneradas naturalmente pueden desarrollar asociaciones de ECM a partir de cualquier inóculo micorrícico de origen natural, las ventajas potenciales de que el material de vivero sea micorrícico antes de trasplantar son claras.

Micorriza orquidoide

Las micorrizas orquidoideas son interacciones mutualistas entre hongos basidiomicetes (con una excepción bajo la duda de un hongo ascomiceto; Rasmussen 2002) y miembros de las Orchidaceae, una de las familias de plantas más grandes del mundo. La mayoría de las orquídeas del mundo son fotosintéticas, una pequeña cantidad de especies son micoheterótrofas a lo largo de su vida, y una investigación reciente indica un tercer modo (mixotrofia) mediante el cual las orquídeas verdes complementan su carbono fijado fotosintéticamente con carbono derivado de su hongo micorrícico (Dearnaley 2007). Los simbiosiontes fúngicos son esenciales ya que proporcionan carbono y minerales a las semillas de orquídeas sin reservas y similares al polvo durante el desarrollo temprano (Dearnaley *et al.* 2016). La planta primero se convierte en un organismo esferoide que es aclorófilo en la mayoría de las especies terrestres, llamado protocormo que luego desarrolla raíces y brotes. La dependencia de los hongos continúa hasta la etapa adulta, aunque en diferentes grados (Smith & Read 2008; Waterman *et al.* 2011; Schweiger *et al.* 2018).

El hongo coloniza semillas en germinación a través de tricomas y células suspensoras (Smith & Read 2008), así como velamina de la raíz y células corticales en la etapa adulta (Clements 1988), produciendo además un gran número de hifas fúngicas enrolladas intracelulares, conocidas como pelotones y consideradas como una estructura de intercambio durante su vida o incluso a su muerte por transferencias de C a la planta (Rasmussen 1995; Selosse 2014; Dearnaley *et al.* 2016).

Curiosamente, la micorriza orquidoide se considera más beneficiosa para las orquídeas que los hongos, que dependen de otros recursos como saprotrofos o endófitos de raíces no orquídeas (Selosse & Martos 2014). Así, la interacción entre orquídeas y hongos aparece como una asimetría interdependiente (Martos *et al.* 2012; McCormick & Jacquemyn 2014; McCormick *et al.* 2018).

Los estudios de las plantas orquídeas y los descubrimientos relacionados con las micorrizas orquídeas formaron los hitos muy importantes para el desarrollo de la biotecnología moderna (Yam & Arditti 2009) de las plantas y las micorrizas. Según Yam & Arditti (2009) la asociación entre orquídeas y hongos fue reportada por primera vez en 1824 por el botánico alemán Heinrich Friedrich Link (Link 1824), mientras que el requisito de micorrizas para la germinación de semillas se estableció en 1899 por Noël Bernard. Melchior Treub informó haber visto endófitos en plántulas y plantas jóvenes de licópodos (Treub 1890). Él formuló el término "protocormo" para describir las plántulas de licópodos. Noël Bernard usó el término para describir la etapa inicial de la germinación de semillas de orquídeas. Con el tiempo, se

olvidó el uso inicial de "protocormo" para los licópodos y el término se usa actualmente casi exclusivamente para las orquídeas (Yam & Arditti 2009).

Noël Bernard (1874-1911) dio un salto cuántico para el desarrollo biotecnológico cuando formuló un método para la germinación simbiótica de semillas de orquídeas in vitro (Bernard 1899, 1909a). Este es probablemente el primer método de propagación in vitro de cualquier planta. Utilizó lo que en ese momento eran procedimientos microbiológicos modernos y avanzados. Bernard también predijo que llegaría el día en que los cultivadores de orquídeas tendrían laboratorios como parte de sus establecimientos (Yam & Arditti 2009). Este es el caso en la actualidad no solo de las orquídeas, sino también de otras plantas.

El método de Lewis Knudson (1884-1958) para la germinación asimbiótica de semillas de orquídeas (Knudson 1921, 1922a) fue el primer procedimiento práctico para la propagación in vitro de cualquier planta en estado puro (es decir, cultura axénica). Su método fue una importante innovación conceptual y tecnológica que presagió la biotecnología moderna.

Aparte de los cultivos agrícolas, las Orchidaceae se encuentran entre las más estudiadas de todos los grupos de plantas en términos de sus asociados micorrícicos (Albornoz *et al.* 2021). Esto es a pesar de la menor importancia ecológica de la familia en la función del ecosistema (Dixon *et al.* 2003; Swarts & Dixon 2017). Sin embargo, esta importante familia de cultivos ornamentales, con un comercio anual estimado de 1.100 millones de unidades, en su mayoría epífitos (Hinsley *et al.* 2017).

Todas las orquídeas terrestres examinadas en condiciones de laboratorio tienen un requisito obligatorio de hongos micorrícicos para la germinación y el crecimiento de las plántulas, aunque la dependencia de los hongos micorrícicos en las etapas posteriores del desarrollo de las plantas es menos clara (Rasmussen & Rasmussen 2009). El carbono es el producto a granel que se comercializa entre las orquídeas clorofilicas y sus hongos asociados, y los nutrientes fluyen a la orquídea desde el hongo (y viceversa), pero en diversos grados (Gebauer *et al.* 2016). En las orquídeas micoheterotróficas, la orquídea recibe carbono y otros nutrientes vegetales, incluido el nitrógeno, desde el hongo (Gebauer & Meyer 2003; Gebauer *et al.* 2016). Las micorrizas de orquídeas mixotróficas explotan una amplia gama de compuestos orgánicos, incluido el fitato como fuente de P (Nurfadilah *et al.* 2013), mientras que los estudios genéticos muestran que los diferentes géneros de hongos micorrícicos de orquídeas pueden o no acceder a las reservas de nitratos y nitritos (Fochi *al.* 2017). Las plantas epífitas pueden germinar y ser cultivadas sin hongos micorrícicos (Swarts & Dixon 2017).

McCormick *et al.* (2018) destacan que distinguir entre los asociados micorrícicos y endófitos no micorrícicos requiere los estudios de germinación, lo que puede ser problemático para las orquídeas que cambian de "especie" micorrícica según la estación, la ecología y la etapa de vida.

El centro de diversificación de la familia Orchidaceae se encuentra en la región andina neotropical, con un segundo nodo de diversificación importante en las regiones tropicales y subtropicales de Asia (Christenhusz *et al.* 2018). De manera similar, dentro de las 30,000 especies de orquídeas (Govaerts *et al.* 2016), el 30% de las especies son taxones terrestres templados, sobre los cuales se ha realizado gran parte de la investigación sobre micorrizas, con poca atención para el >60% restante de la familia que son epífitas tropicales. Por lo tanto, la comprensión de la importancia de las micorrizas a nivel de toda la familia y del bioma (ver Tedersoo *et al.* 2020) está en conflicto con el sesgo de investigación actual hacia los taxones terrestres, asociados con regiones de investigación intensiva (EE. UU., Europa y Australia) que están fuera los puntos calientes filogenéticos de la diversificación (Albornoz *et al.* 2021).

Las orquídeas se comercializan para una amplia gama de propósitos y en muchas escalas diferentes, desde el comercio a gran escala hasta el uso de subsistencia (por ejemplo, como medicinas, materiales para tejer, adornos, alimentos, tintes; Lawler 1984). También hay otros usos comerciales emergentes de las orquídeas, como en perfumes y productos cosméticos (Hinsley *et al.* 2018).

Las orquídeas se clasifican constantemente entre las más vendidas en el comercio mundial de plantas en macetas (Hinsley *et al.* 2018; USDA 2020) y también comprenden cerca de 10% de todas las flores frescas cortadas comercializadas internacionalmente (De *et al.* 2015). En 2012, había más de 40 países exportadores e y 60 países importadores de flores cortadas de orquídeas en todo el mundo, y el tamaño total del comercio mundial fue de 504 millones de dólares EE. UU. (De *et al.* 2015). En Europa, el valor al por mayor de los 182 millones de orquídeas en macetas fue de más de 620 millones de euros en 2018 (Yuan *et al.* 2021). Las exportaciones de orquídeas en macetas solo de los Países Bajos fueron valoradas en casi 500 millones de euros en 2015 (Hinsley *et al.* 2018). *Phalaenopsis* ha sido el cultivo de orquídeas más importante del mundo con una participación de mercado del 79% entre todas las orquídeas que se venden. Las estadísticas de Royal FloraHolland mostraron que, en 2018, se vendieron en los Países Bajos 130 millones de macetas de *Phalaenopsis*, valoradas en 410 millones de euros (Yuan *et al.* 2021).

Por otro lado, los datos de ALL THE RESEARCH (2021) estiman el mercado global de orquídeas en \$ 5.152 millones en 2020 y se espera que alcance \$ 7.051 millones para 2027. El género *Phalaenopsis* se valoró en \$ 1.293 millones en 2020 y tiene la mayor participación en el mercado global de orquídeas.

Las mayores áreas de producción se encuentran en Tailandia, Taiwán, los Países Bajos y Japón, y la demanda de flores tanto en macetas como cortadas, crece anualmente en valor económico (Hanks 2015). También existe un considerable comercio nacional y regional de orquídeas cultivadas; Tailandia, por ejemplo, vende aproximadamente la mitad de las orquídeas que produce en su mercado nacional (Thammasiri 2015).

Vainilla spp. son las orquídeas comestibles de importancia mundial, con registros de uso, cultivo y comercio en Mesoamérica que se remontan a 250-900 d.C (Lubinsky et al. 2008a). De los numerosos taxones comestibles cultivados de *Vanilla*, *Vanilla planifolia* es la principal especie utilizada para el comercio de alimentos, siendo el híbrido *Vanilla x tahitensis* el segundo más cultivado (Lubinsky et al. 2008a, b). Madagascar es el mayor productor de vainilla con 3.219 toneladas (74.339 ha) producidas en 2019 (que representan el 44% de la producción mundial), seguido de Indonesia con 2.329 toneladas (32%; 20.286 ha), México con 522 toneladas (7%; 862 ha), Papua Nueva Guinea con 495 toneladas (7%; 1910 ha), China con 379 toneladas (5%; 4.053 ha) (FAOSTAT 2019).

Se utilizan al menos 35 especies de orquídeas para hacer salep (un condimento alimentario turco para hacer bebidas y helados), incluidas especies de los géneros *Anacamptis*, *Dactylorhiza*, *Himantoglossum*, *Ophrys*, *Orchis*, *Serapias* y *Steveniella* (Kasperek & Grimm 1999; Kreziou et al. 2016; Ghorbani et al. 2017).

Los tubérculos de orquídeas terrestres se utilizan en varios países africanos en la producción de chikanda, un gran pastel con estructura similar a la carne, hecho de orquídeas molidas y cacahuete horneado (Bingham 2009). Las especies de orquídeas utilizadas para chikanda generalmente pertenecen a tres géneros (*Disa*, *Habenaria* y *Satyrium*; Bingham et al. 2003; Davenport & Ndangalasi 2003; Nyomora 2005; Challe & Price 2009), pero los estudios han demostrado que las especies de *Brachycorythis* (Bingham et al. 2003) y *Roeperocharis* (Challe & Price 2009) también se cosechan debido a la escasez local de los otros taxones (Veldman et al. 2017).

En las islas de Reunión y Mauricio, en el océano Índico, las hojas aromáticas de *Jumellea fragrans* y *J. rossii* se han comercializado durante mucho tiempo como faham, un condimento utilizado para dar sabor al ron y en la producción de "té de Borbón" o "té de Madagascar" (Decary 1955). Las hojas también se utilizan en la medicina criolla (Longuefosse 2006).

Algunos de los usos medicinales comerciales más extendidos de las orquídeas incluyen la medicina tradicional china y del sur de Asia (Teoh 2016; Leon & Lin 2017). Las orquídeas también se comercializan en todo el mundo, incluso en Europa, para uso en diversas medicinas tradicionales, cosméticos y suplementos alimentarios (Brinkmann 2014).

Micorriza ericoide

En la familia de las plantas Ericaceae, las raíces terminales extrafinas de la mayoría de las especies, que carecen de pelos radicales y se conocen como raíces pilosas, están colonizadas por hongos que forman micorriza ericoide (ME; Smith & Read 2008). Una ME, que incluye tanto los componentes vegetales como fúngicos del complejo simbiótico, es una micorriza morfológicamente distinta caracterizada por la formación de hifas intracelulares compactas en las células epidérmicas agrandadas de la raíz pilosa que funcionan como sitios de intercambio de nutrientes (Bonfante-Fasolo & Gianinazzi-Pearson 1979; Read 1983).

Aunque las plantas de ME representan solo el 1,4% de las especies de angiospermas (Brundrett & Tedersoo 2018), tienen una distribución casi global y a menudo son abundantes en hábitats con duras condiciones edáficas, principalmente donde los suelos ácidos, las bajas temperaturas o la baja humedad del suelo limitan la absorción de nutrientes del suelo por las plantas y retardan la degradación de la materia orgánica (Read 1991; Cairney & Meharg 2003; Mitchell & Gibson 2006). Las MEs son particularmente abundantes en los brezales y el sotobosque del bosque boreal, hábitats que representan aproximadamente el 70% de la superficie terrestre del hemisferio norte (Read et al. 2004). La proliferación de plantas ericáceas en estos entornos se ha atribuido a la simbiosis con los hongos de ME, que ayudan a desintoxicar las condiciones ácidas del suelo y proporcionan acceso a reservas de nutrientes orgánicos recalcitrantes (Näsholm et al. 1998; Read et al. 2004). Sin embargo, los hongos de MEs siguen siendo poco estudiados en relación con los tipos de micorrizas más comunes, arbuscular y ectomicorriza, y faltan datos definitivos sobre el estado de las micorrizas y los roles funcionales de muchos taxones asociados con las raíces de MEs (Leopold 2016).

Se cree que la simbiosis de ME es la más joven de los tres principales tipos de micorrizas, originada en el ancestro común más reciente de las Ericaceae hace ~117 MA (Cullings 1996; Schwery et al. 2015). Si bien la mayoría de las plantas de la familia Ericaceae forman MEs, el género basal de la familia *Enkianthus* se asocia con los hongos MAS (Glomeromycota), al igual que las familias relacionadas dentro del orden Ericales (Obase et al. 2013). Los tipos de

micorrizas arbutoides y monotropoides, también se reconocen dentro de las Ericaceae en las subfamilias Arbutoideae y Monotropoideae, respectivamente (Smith & Read 2008). Los simbioses de Arbutoideae y Monotropoideae incluyen hongos ECMs típicos y la colonización de raíces comparte algunas características morfológicas con ME y ECM. La posición basal de *Enkianthus* dentro de las Ericaceae sugiere que la asociación con los hongos MAs es el estado micorrízico ancestral a partir del cual evolucionaron las otras asociaciones micorrízicas (Obase *et al.* 2013).

Las micorrizas ericoides se limitan principalmente a la gran familia Ericaceae (que ahora también incluye a Epacridaceae y Empetraceae), que comprende cerca de 4000 especies (Tab. I.1.1) de arbustos o árboles pequeños en su mayoría, muchas de ellas poco estudiadas en términos de microtrofia (Massicotte & Guinel 2017). van der Heijden *et al.* (2015) estiman 150 especies de hongos ericoides en todo el mundo, muchas de las cuales son ascomicetos cultivables (p. ej., *Rhizoscyphus ericae* y *Oidiodendron maius*) junto con algunos basidiomicetos no cultivables (p. ej., Sebaciales clado B o Serendipitaceae (Allen *et al.* 2003; Selosse *et al.* 2007; Garnica *et al.* 2016; Weiss *et al.* 2016).

Entre los leotiomycetes, *Rhizoscyphus ericae* fue la primera especie de hongos que se aisló de las raíces de ME. Ubicado originalmente en el género *Pezizella*, luego fue trasladado a *Hymenoscyphus* y luego a *Rhizoscyphus* (Zhang & Zhuang 2004). Vrålstad *et al.* (2000) acuñaron por primera vez el término "agregado a *Rhizoscyphus ericae*" para acomodar varios taxones de hongos aislados de raíces de ME y filogenéticamente cercanos a *R. ericae*. Desde entonces, estos taxones se han incluido en el género *Meliniomyces* (Hambleton & Sigler 2005). Dentro de este género, *M. variabilis* y *M. bicolor* forman MEs con varias especies de Ericaceae. Además, *M. bicolor* puede formar ECM (morfortipo *Piceirhiza bicolorata*) con árboles de bosques templados (Villarreal-Ruiz *et al.* 2004). La otra especie de hongos de ME bien estudiada en los Leotiomycetes es *Oidiodendron maius*, que forma ME con varias Ericaceae (Wei *et al.* 2016).

Las micorrizas ericoides muestran características anatómicas mínimas que incluyen células epidérmicas agrandadas y una variedad de ovillos (rollos) de hifas intracelulares (o complejos; Fig. I.1.1. e) que crean una interfaz funcional (Massicotte *et al.* 2005a; Vohnik & Albrechtova 2011; Vohnik *et al.* 2016). No todas las células epidérmicas se colonizan y, contrariamente a la creencia original de que cada célula epidérmica fue colonizada individualmente por hifas, la evidencia ahora sugiere la existencia de conexiones micóticas intercelulares diminutas (Massicotte *et al.* 2005a). Los ovillos (rollos) fúngicos están rodeados por una matriz interfacial hecha por la planta hospedadora (más simple que en los sistemas arbusculares) más una membrana plasmática (Perotto *et al.* 1995), y pueden durar varias semanas antes de que se inicie la degradación (Smith & Read 2008). Se han reportado los mantos superficiales para algunas micorrizas ericoides, pero son poco comunes; estas micorrizas tampoco exhiben un crecimiento laberíntico (Peterson *et al.* 2004). Sin embargo, recientemente se documentó una micorriza ericoide distinta (Vohnik *et al.* 2012): exhibe constantemente un manto (o vaina) e involucra a un grupo de basidiomicetos (Trechisporales) no descrito previamente. Es importante enfatizar la importancia de las micorrizas ericoides para las plantas que a menudo viven en ambientes deficientes en nutrientes (Massicotte & Guinel 2017), y que nuevos descubrimientos continúan desarrollándose dentro de este tipo de micorrizas.

Las plantas de las Ericaceae son ecológicamente importantes porque se estima que los ecosistemas terrestres donde dominan contienen cerca de 20% de la reserva de carbono terrestre de la Tierra (Read *et al.* 2004). Dichos suelos infértiles se caracterizan por condiciones ácidas y un alto contenido de compuestos polifenólicos recalcitrantes, lo que conduce a una descomposición muy lenta de la materia orgánica del suelo. Un elemento fundamental para la supervivencia de las plantas ericáceas en estos ecosistemas es su asociación endomicorrízica con hongos que liberan nutrientes del suelo a través de la degradación de una amplia gama de sustratos orgánicos complejos y recalcitrantes (Smith & Read 2008). Las plantas ericáceas también son vegetación del sotobosque en los ecosistemas forestales, y Clemmensen *et al.* (2015) propuso que la biomasa de hongos de micorriza ericoide (ME) puede contribuir al gran almacenamiento de materia orgánica del suelo en bosques templados y altitudinales más antiguos. Por lo tanto, los hongos de MER son actores importantes en la movilización y acumulación de carbono del suelo en los hábitats de ME no solo por su papel en la descomposición, sino también porque su propia biomasa fúngica puede ser rica en compuestos de carbono recalcitrantes (Read *et al.* 2004).

Los hongos de ME son hongos versátiles porque, además de promover el crecimiento y la salud de las plantas ericáceas como simbioses endomicorrízicos (Wei *et al.* 2016), también se reportan como endófitos en las raíces de otras especies vegetales (Fig. I.1.1). Esto no es sorprendente porque la mayoría de los hongos de ME son ascomicetos y pertenecen a Helotiales (Leotiomycetes), un clado que presenta varios endófitos de raíces (Tedersoo *et al.* 2009). En particular, *Meliniomyces variabilis* y *Oidiodendron maius* son a menudo endófitos de raíces coasociados en plantas ECMs y no ECMs (Bergero *et al.* 2000; Tedersoo *et al.* 2009; Vohnik *et al.* 2013), donde pueden promover el crecimiento de las plantas. (Abuzinadah & Read 1989). Además, *O. maius* puede vivir como un saprófito en la turba, el suelo y la materia orgánica en descomposición en los ecosistemas templados (Rice & Currah 2006).

Un nicho endofítico para los hongos de ME. Una característica interesante de los hongos de ME es su aparición común como endófitos de raíces no micorrícicos en hospedadores no ericáceos. Los hongos endófitos de transmisión horizontal son un grupo muy diverso de hongos (Rodríguez *et al.* 2009) que colonizan los tejidos vivos de plantas sanas sin síntomas visibles de la enfermedad (Tab. I.1.1). Estos hongos endófitos son componentes importantes de los ecosistemas y, como los hongos micorrícicos (Johnson *et al.* 1997), abarcan un continuo de mutualistas a parasitarios, dependiendo del hospedador y las condiciones ambientales (Schulz & Boyle 2005). La expansión del repertorio de enzimas activas en carbohidratos (CAZymas), en comparación con los saprótrofos y patógenos, caracteriza los genomas de varios hongos endófitos de transmisión horizontal (Perotto *et al.* 2018). Esta firma genómica se encontró en endófitos de raíz en Helotiales, como *Phialocephala subalpina* (Schlegel *et al.* 2016), pero también en especies de hongos emparentados más lejanamente a hongos de MER, como *Harpophora oryzae* y *Colletotrichum tofieldiae* (Sordariomycetes, Ascomycetes) o *Serendipita indica* y *S. vermifera* (Sebacinales, Basidiomycetes) (ver Fesel & Zuccaro 2016).

Algunos autores han sugerido que el hábito micorrícico puede haber evolucionado a partir del endofitismo radical, que podría considerarse como una “sala de espera” simbiótica que predispone al hongo a la evolución de la interacción micorrícica (Selosse *et al.* 2009; Van der Heijden *et al.* 2015). Esta hipótesis no se aplica a todos los hongos ECMs, porque la mayoría de ellos probablemente se originan en descomposición saprotrófica de la madera, al menos en los basidiomicetos (Kohler *et al.* 2015; Martin *et al.* 2016), pero podría aplicarse a los hongos de ME, dado el comportamiento y los rasgos genómicos similares.

Micorriza arbutoide

Las micorrizas arbutoides involucran solo dos grupos de plantas ericáceas: la familia Ericaceae (géneros *Arbutus*, *Arctostaphylos*) y algunas especies de la subfamilia Pyroloideae (Tab. I.1.1). Estructuralmente, un manto, una red Hartig y ovillos (rollos) intracelulares epidérmicos son las características clave que definen una micorriza arbutoide (Fig. I.1.1. d), siendo la red Hartig y los ovillos las interfaces de funcionamiento más obvias (Massicotte & Guinel 2017). Una exodermis limita la progresión de la red de Hartig (Massicotte *et al.* 1993) y el manto a menudo está reducido o ausente. Las espirales intracelulares están separadas por una matriz (apoplasto) interfacial (como en micorriza arbuscular, ver Fig. I.1.1. y subcapítulo I.2) y varían notablemente en tamaño, dependiendo de las dimensiones de las células epidérmicas del huésped. Además, la red Hartig parece dejar intactas algunas áreas intercelulares que permiten conexiones plasmodesmatales (Massicotte *et al.* 2008). Al igual que en ectomicorrizas, la división del trabajo entre las interfaces no se ha cuantificado. Además, está documentado que muchas Pyrolaceae no son típicamente plantas autótrofas, sino mixotróficas (Tedersoo *et al.* 2007; Preiss & Gebauer 2008); por lo tanto, además de la fotosíntesis, estas plantas parecen obtener parte de su presupuesto de carbono de la red micorrícica (ver sección I.1.2 Ectomicorrizas).

Micorriza monotropoide

Monotropoideae es una subfamilia de la familia Ericaceae, y la mayoría de las 15 especies (10 géneros) de esta subfamilia son plantas aclorófilas y, por tanto, heterótrofas (Wallace 1975). Estas plantas no son capaces fijar carbono por sí mismas porque tienen cantidades muy bajas de pigmentos relacionados con la clorofila (Cummins & Welschmeyer 1998). Obtienen carbono fijo de plantas fotosintéticas a través de hifas micorrícicas. Las plantas que presentan esta relación se denominan plantas micoheterotróficas (Smith & Read 2008; Leake 1994). La relación de micorrizas entre las plantas Monotropoideae y los hongos se conoce como micorrizas monotropoides. Tales relaciones están asociadas solo con ciertos géneros de hongos, incluidos *Lactarius*, *Rhizopogon*, *Russula* y *Tricholoma*, que también forman ectomicorrizas con plantas fotosintéticas circundantes (Bidartondo & Bruns 2001; Bidartondo & Bruns 2002; Cullings *et al.* 1996; Yang & Pfister 2006). En particular, *Lactarius* y *Russula* son bien conocidos como hongos ectomicorrícicos relativamente dominantes en los ecosistemas forestales (Lim & Berbee 2013; Duddridge & Read 1982).

Las estructuras micorrícicas monotropoides tienen las características ectomicorrícicas típicas, incluido el manto de hifas que cubre las raíces y la red de Hartig entre las células del córtex de las raíces (Duddridge & Read 1982; Massicotte *et al.* 2005). Además, las hifas de hongos penetran y producen “clavijas” de hongos dentro de las células epidérmicas de las raíces de las plantas, que son las estructuras características de las micorrizas monotropoides (Massicotte *et al.* 2010). Las clavijas de hongos se conocen como estructuras que trasladan los compuestos de carbono fotosintéticos de los hongos a las plantas. La simbiosis entre hongo y planta no supone beneficio para ambos organismos – en esta relación la planta parasita sobre el hongo micorrícico.

Actualmente, las especies de Monotropoideae están en peligro debido a la destrucción de su hábitat. Es importante realizar estudios sobre Monotropoideae para proteger las poblaciones en declive de estas plantas, así como para proporcionar pistas importantes sobre la translocación de nutrientes a través de las redes de hifas (Björkman 1960; Selosse *et al.* 2006; Selosse & Roy 2009).

Ectendomicorriza

Se sabe que pocos géneros de coníferas forman ectendomicorriza – *Pinus* (pino), *Larix* (alerce) y *Picea* (abeto), que representan más de 100 especies en todo el mundo, son los más documentados (Yu *et al.* 2001). De manera similar, pocos hongos ascomicetos pueden iniciar el desarrollo de ectendomicorriza: dos especies de *Wilcoxina*, *W. mikolae* y *W. rehmi*, han recibido la mayor atención (Mikola 1965; Laiho 1965); sin embargo, también se han registrado *Sphaerosporella brunnea*, *Phialophora finlandia* y *Chloridium paucisporum* (Yu *et al.* 2001). Las ectendomicorrizas suelen tener un manto delgado y una red de Hartig similar a los de ectomicorrizas, pero exhiben grandes ovillos intracelulares en las células epidérmicas y corticales (Fig. 1.1.1. g). Teóricamente, existen dos interfaces (quizás tres si consideramos el manto interno, además de la red de Hartig y los ovillos intracelulares), pero la “división del trabajo” no ha sido cuantificada (Massicotte & Guinel 2017). Curiosamente, *Wilcoxina* debe activar las enzimas de la pared celular para que se vuelvan intracelulares solo cuando se asocia con el pino y el alerce para formar ectendomicorriza, pero forma una ectomicorriza típica con muchos otros géneros de gimnospermas y angiospermas (Scales & Peterson 1991; Massicotte *et al.* 1999).

Las ectendomicorrizas pueden ser importantes en la revegetación de sitios perturbados y en el establecimiento de plántulas de coníferas en situaciones posteriores a incendios (Yu *et al.* 2001).

Otros tipos de interacciones simbióticas raíz-hongo

Varias otras categorías "menores" ilustran las variaciones de interfaz raíz-hongo existentes (Massicotte & Guinel 2017). Las dos primeras variantes a continuación se han considerado previamente diferentes de la micorriza arbutoide. Las **micorrizas pirolóides**, que se encuentran en las especies de *Pyrola*, tienen un desarrollo de manto mínimo (Imhof 2009) y células epidérmicas excesivamente grandes en relación con sus complejos hifales intracelulares (Massicotte *et al.* 2008), mientras que las **micorrizas cavendishioides**, que se encuentran en *Cavendishia nobilis* (Ericaceae), presentan un desarrollo mínimo de la red de Hartig, los ovillos intracelulares epidérmicos atípicos que comprenden hifas hinchadas (Setaro *et al.* 2006) y un desarrollo del manto superficial. Una tercera variante, la **micorriza pisonioide**, en *Pisonia grandis* (Nyctaginaceae), se diferencia de la ECM de angiospermas típicas, debido a la ausencia de la red de Hartig y la presencia de importantes crecimientos hacia el interior de la pared epidérmica, adyacente al manto interno (Ashford & Allaway 1982; Allaway *et al.* 1985), una forma inusual de amplificar la superficie de intercambio. Una cuarta variante, la **micorriza cistoide**, que se encuentra en miembros de la familia Cistaceae, exhibe una colonización de raíces similar a la de un arbutoide, pero que se extiende para incluir células corticales (Massicotte *et al.* 2010). Curiosamente, las mismas especies de los hongos simbiote en Cistaceae, como, por ejemplo, los de *Terfezia* spp. son capaces de formar de formar endomicorrizas con unas especies de las plantas y ectomicorrizas con otras y, además, fuera de la familia Cistaceae (Zitouni-Haouar *et al.* 2014). Por otro lado, la misma planta de Cistaceae es capaz de formar diferentes tipos de micorriza con el mismo hongo dependiendo de las condiciones de cultivo (Gutiérrez *et al.* 2003) – por ejemplo, la planta *Helianthemum almeriense* inoculada con hongos *Terfezia claveryi* o *Picoa lefebvrei* forma endomicorrizas en las condiciones de campo, una ectomicorriza o ectendomicorriza ambas sin manto en los cultivos de macetas, y una ectomicorriza con el manto y la red de Hartig característicos en los cultivos *in vitro*. Finalmente, se debe considerar el gremio de **endófitos septados oscuros**, que son un grupo de ascomicetos conidiales pigmentados septados que colonizan intracelularmente las raíces de numerosos huéspedes en todo el mundo (Jumpponen & Trappe 1998, Jumpponen 2001; Mandyam & Jumpponen 2005).

Los datos de Soudzilovskaia *et al.* (2020) sugieren que solo alrededor del 5% de las aproximadamente 308.312 especies de plantas vasculares descritas (Christenhusz & Byng 2016) han sido examinadas para el tipo de micorrizas, y las plantas tropicales están particularmente subestudiadas. Por lo tanto, se necesita más investigación para obtener una comprensión verdaderamente cuantitativa de los patrones de distribuciones de tipos de micorrizas entre las plantas vasculares.

“Fidelidad” del simbiote a un tipo de micorrizas

La mayoría de las plantas y los hongos micorrícicos hongos son constantes (“fieles”) en el tipo de micorrizas que forman (Molina & Horton 2015). Sin embargo, existen muchas excepciones y las herramientas moleculares han planteado varias preguntas a este respecto. Las excepciones bien conocidas incluyen un gran grupo de hospedadores que forman tanto ectomicorrizas como micorrizas arbusculares en 166 géneros diferentes (Soudzilovskaia *et al.* 2020, Tabla S2) (por ejemplo, varias especies en Fagaceae, *Eucalyptus*, *Populus*, *Salix*); estos hospedadores a menudo forman micorrizas arbusculares en su edad temprana como, por ejemplo, plántulas, pero se vuelven predominantemente ECMs, cuando las plantas están adultas (ver Molina *et al.* 1992; Brundrett 2004; Smith & Read 2008). Las condiciones ambientales pueden influir en el tipo de micorriza en algunas plantas – Reddell & Malajczuk (1984) observaron que las plantas de *Eucalyptus marginata* formaban asociaciones MAs cuando crecían en el suelo mineral, pero ectomicorrizas si crecían en la hojarasca.

La colonización por MA también se ha observado en hospedadores típicamente no MAs, como *Pseudotsuga* (Cázares & Smith 1995) y *Pinus* (Horton *et al.* 1999). Koske *et al.* (1990) reportaron la colonización por MA junto con micorrizas ericoides en varias Ericaceae de Hawai. Probablemente continuaremos descubriendo más incidencias de colonización por MA en huéspedes típicamente ECMs o ericoides a medida que exploremos este fenómeno más a fondo, y queda por ver si estos son el resultado de la colonización oportunista en raíces que carecen de un manto fúngico sin una mejora obvia del vigor de las plantas (quizás después de una alteración como se ve en Horton *et al.* 1999), o mutualismos funcionales como se evidencia por el aumento de la absorción de P con la colonización de MA en *Pseudotsuga* (Cázares & Smith 1995).

Las herramientas moleculares han arrojado una luz considerable sobre las interacciones de los hongos ECMs con huéspedes arbutoides, como *Arbutus* spp. o *Arctostaphylos* spp. (Krpata *et al.* 2007; Kennedy *et al.* 2012) y plantas micoheterotróficas en Orchidaceae (Bidartondo *et al.* 2004) y Ericaceae (Grelet *et al.* 2010). Los hongos ECMs de los árboles forestales son los principales micobiontes de las plantas micoheterotróficas, y las plantas micotróficas suelen tener un rango de hongos muy estrecho, como una sola especie o un grupo de especies estrechamente relacionadas (Taylor *et al.* 2002; Bidartondo 2005). Aunque continúa el debate sobre si se trata de simbiosis mutualistas o parasitarias, anatómicamente se las conoce como micorrizas (Peterson *et al.* 2004), y ciertamente se encuentran dentro del continuo parasitismo-mutualismo reconocido para todas las simbiosis micorrícicas (Johnson *et al.* 1997). Varios estudios moleculares recientes también han demostrado que algunos hongos ECMs pueden formar tanto ectomicorrizas como micorrizas ericoides (Bergero *et al.* 2000; Allen *et al.* 2003; Villarreal-Ruiz *et al.* 2004; Grelet *et al.* 2009, 2010). Dichos hallazgos llevaron a Vrålstad (2004) a considerar la posibilidad de que los hongos ECMs y ericoides operen dentro de un “gremio común” y puedan desarrollar redes miceliales comunes que pueden producir interacciones ecológicamente significativas entre los árboles ECMs del piso superior y las plantas Ericaceae del sotobosque.

Los estudios moleculares y el muestreo de raíces en todo el mundo continuarán aclarando las líneas de fidelidad de las micorrizas. Por ejemplo, el hongo micorrícico ericoide *Rhizocyphus ericae* está muy extendido en la hepática frondosa *Cephaloziella* en la Antártida, y un aislado de la hepática formó micorrizas ericoides típicas con plántulas de *Vaccinium macrocarpon* tras la inoculación (Upson *et al.* 2007). También se aislaron varios hongos que forman micorrizas ericoides con *Woolsia pungens* de 17 plantas en un bosque del sureste de Australia (Chambers *et al.* 2008). Los miembros de Sebeniales también difuminan la línea de fidelidad, ya que varias especies están involucradas en micorrizas ecto-, orquídeas y ericoides (Selosse *et al.* 2002a, 2002b; Allen *et al.* 2003; Urban *et al.* 2003; Setaro *et al.* 2006). Estos patrones revelan una interesante línea de investigación: ¿quién controla una interacción compatible y los rasgos anatómicos característicos de cada tipo de micorrizas – la planta, el hongo o ambos? (Molina & Horton 2015).

Distribución de los tipos micorrizas por los ecosistemas

En la naturaleza, cada tipo de micorrizas está asociado a un ecosistema y medio edáfico con características distintivas en las que la selección ha favorecido el desarrollo de una gama particular de atributos (Read 1991). A escala global los hongos micorrícicos pueden estar haciendo contribuciones significativas que son distintivas en escalas latitudinales o altitudinales para ciclo de nutrientes del ecosistema (Read & Perez-Moreno 2003), con varios ejemplos propuestos en la Figura I.1.2.

Cornellissen *et al.* (2001) utilizaron 83 especies de plantas británicas de categorías funcionales y de micorrizas conocidas para probar la hipótesis de que la clasificación de los tipos funcionales de plantas según la asociación de micorrizas podría ayudar a explicar las reacciones nutricionales entre la productividad de las plantas y la rotación de la hojarasca. Observaron dentro de este subconjunto particular de la flora templada, que las estrategias ericoides y

ectomicorrícicas estaban vinculadas a una baja rotación de carbono y nutrientes del ecosistema, y las especies de micorrizas arbusculares – vinculadas a una alta rotación de carbono y nutrientes del ecosistema.

Soudzilovskaia *et al.* (2019) realizaron el análisis cuantitativo de los impactos de las micorrizas en el funcionamiento de los ecosistemas y elaboraron mapas globales de alta resolución de la distribución de la biomasa vegetal por asociaciones de micorrizas dominantes (Fig. 1.1.3). Según sus cálculos la vegetación micorrícica arbuscular, ectomicorrícica y ericoide almacena, respectivamente, 241 ± 15 , 100 ± 17 y $7 \pm 1,8$ GT de carbono en la biomasa aérea, mientras que la vegetación no micorrícica almacena $29 \pm 5,5$ GT de carbono.

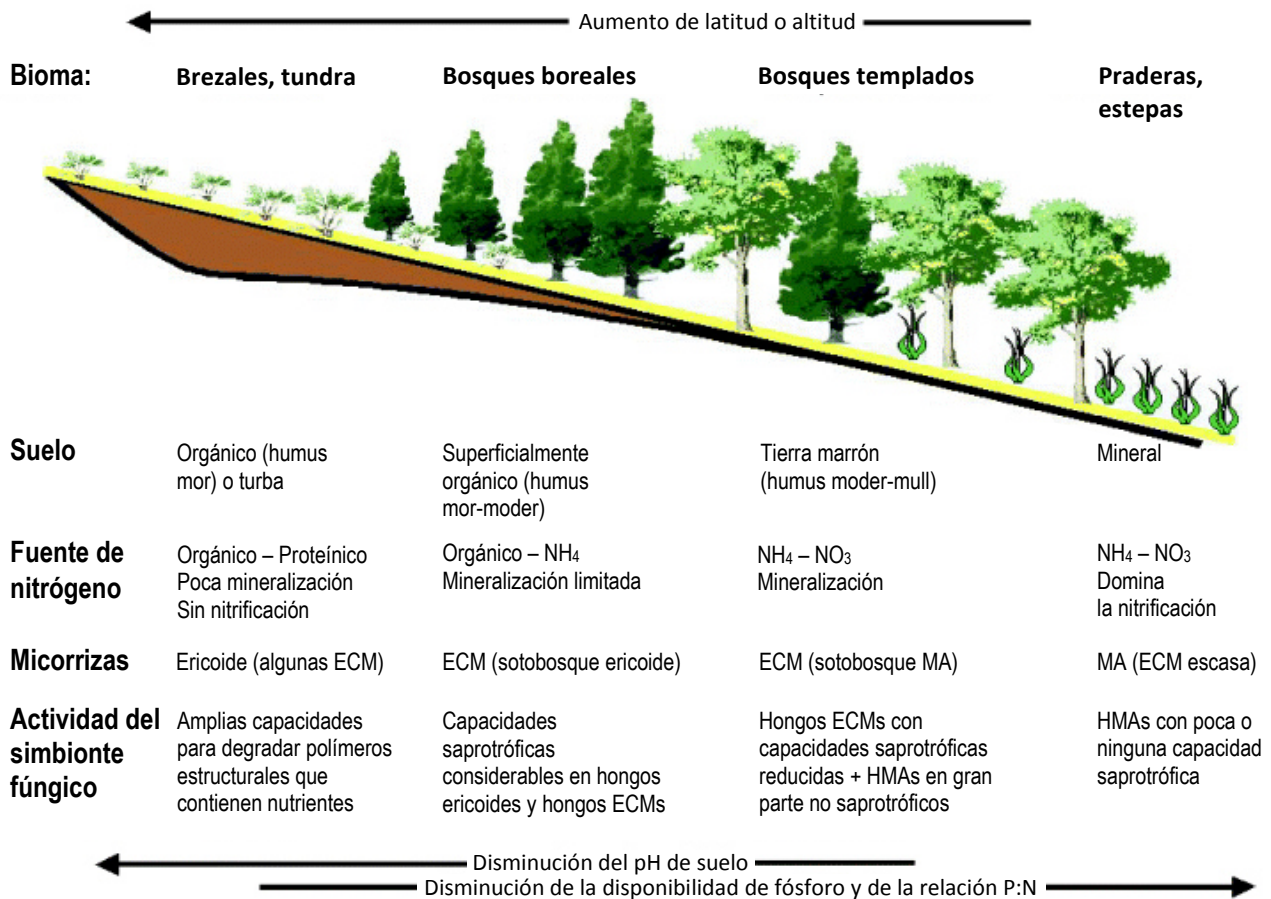


Fig. 1.1.2. Las relaciones propuestas, en una escala global basada en el hemisferio norte, entre la distribución de biomasas a lo largo de gradientes ambientales y los roles de la asociación de micorrizas predominante en la facilitación de la captura de N y P por los grupos funcionales característicos de la planta (modificada de Read & Perez-Moreno 2003).

Importancia de micorrizas en el suelo y ecosistemas

Es probable que los hongos micorrícicos sean uno de los componentes de biomasa más altos de la biota del suelo, solo después de las raíces de las plantas (Dickie & St John 2017). No obstante, décadas de investigación ecológica del suelo tradicional ignoraron en gran medida su papel. Incluso ahora las técnicas sofisticadas actuales, como el uso de PCR, todavía tiene dificultades para demostrar la importancia ecológica de las micorrizas arbusculares. Un número creciente de estudios está utilizando el metabarcoding para estudiar los hongos del suelo o la diversidad total de eucariotas, pero los hongos micorrícicos arbusculares no están bien representados en los datos de muchos de estos estudios, incluso de pastizales dominados por plantas micorrícicas arbusculares (Cutler *et al.* 2014; Shen *et al.* 2014; Ramirez *et al.* 2014; Tu *et al.* 2015; Prober *et al.* 2015). La mayoría de los investigadores de micorrizas encontrarían extremadamente improbable que la baja abundancia de secuencias de ADN de hongos micorrícicos arbusculares refleje una escasa importancia ecológica (Dickie & St John 2017).

Múltiples líneas de evidencia sugieren que los hongos micorrícicos arbusculares son una de las reservas de biomasa más abundantes en el suelo. Los hongos micorrícicos arbusculares reciben aproximadamente del 3 al 20% de los fotosintatos de las plantas (Hawkes *et al.* 2008). Simplemente siguiendo este carbono micorrícico, uno esperaría una biomasa y actividad razonablemente altas de hongos micorrícicos arbusculares en los suelos. Treseder & Cross (2006) estiman que la biomasa de hongos micorrícicos arbusculares dentro de las raíces solamente (sin incluir las hifas extrarradicales) varía entre 4 g m^{-2} en los desiertos, hasta 44 g m^{-2} en los bosques, lo que resulta en una biomasa global total de 1,4 Pg.

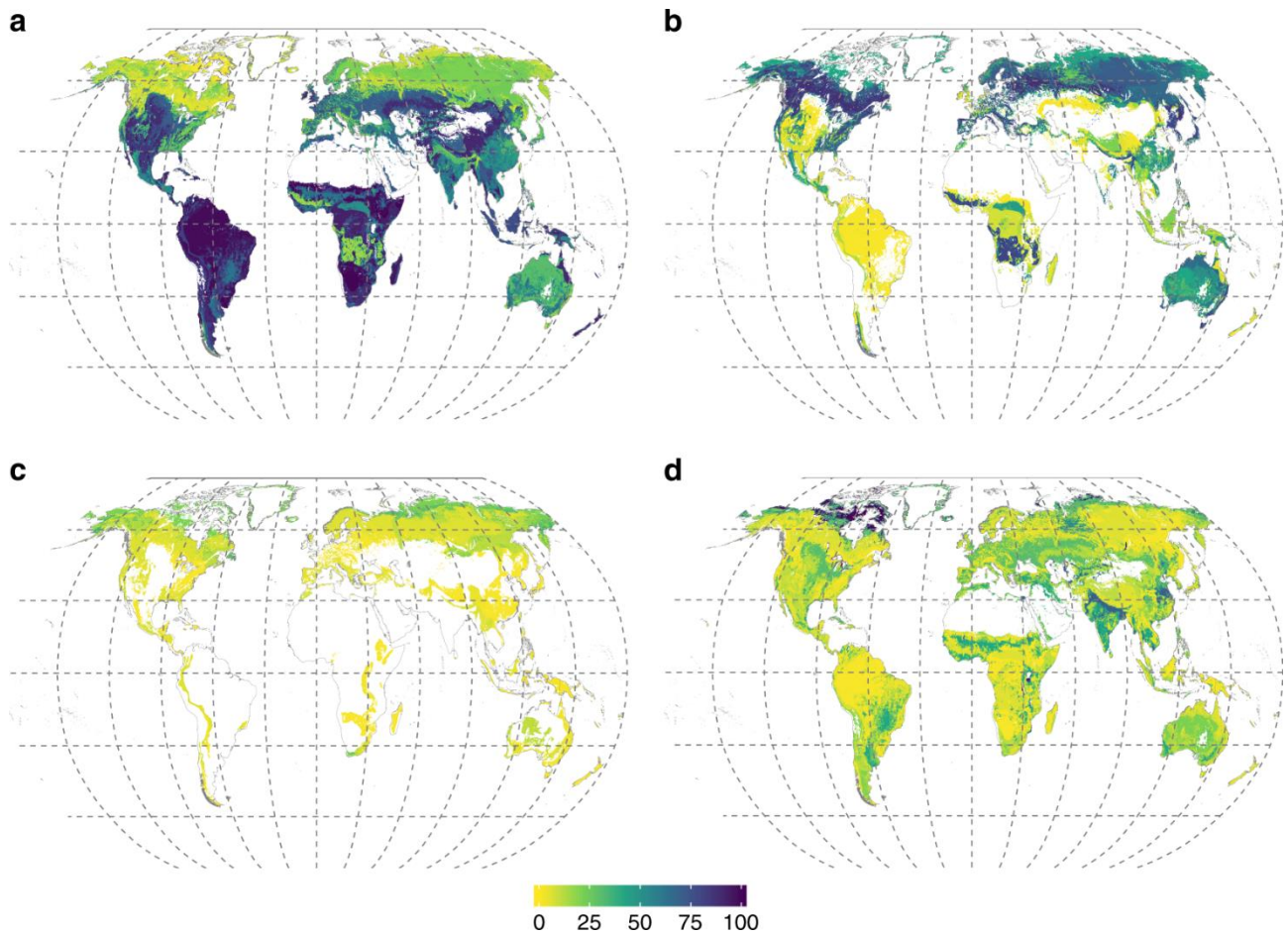


Fig. I.1.3. Porcentaje de biomasa vegetal aérea de vegetación micorrízica (Soudzilovskaia *et al.* 2019). **a** Plantas micorrízicas arbusculares, **b** plantas ectomicorrízicas, **c** plantas micorrízicas ericoides y **d** plantas no micorrízicas. La resolución del mapa es de 10 arcmin.

Miller *et al.* (1995) cuantificaron la longitud de las hifas en praderas y pastos y encontraron 111 m cm^{-3} y 81 m cm^{-3} de hifas micorrízicas arbusculares, equivalentes a 457 y $339 \mu\text{g cm}^{-3}$. Olsson *et al.* (1999) utilizaron ácidos grasos fosfolípidos para estimar la biomasa micorrízica arbuscular en $32\text{--}370 \mu\text{g}$ de peso seco por un gramo de suelo en los 20 cm superiores del suelo en el campo de lino, que es sustancialmente más alta que la biomasa estimada de los hongos saprotrofos ($240 \mu\text{g g}^{-1}$) o bacterias ($85 \mu\text{g g}^{-1}$). La importancia de las micorrizas en el ecosistema de suelo está resumida en la Figura Fig. I.1.4.

Los microorganismos de suelo juegan un papel clave en los ecosistemas e influyen en una gran cantidad de los procesos ecológicos importantes, incluyendo la adquisición de nutrientes (Smith & Read 2008; Sprent 2001), el ciclo de nitrógeno (Tiedje 1988; Kowalchuk & Stephen 2001), el ciclo de carbono (Hogberg *et al.* 2001) y la formación de suelo (Rillig & Mummey 2006). Es importante tener en cuenta que los hongos micorrízicos y las bacterias fijadoras de nitrógeno son responsables desde 5-20% (en pastizales y sabanas) hasta 80% (en bosques templados y boreales) de todo el nitrógeno y hasta el 75% del fósforo que es adquirido por las plantas anualmente (Van der Heijden *et al.* 2008).

Como parte de ciclo de carbono las bacterias fijadoras de nitrógeno junto con los hongos micorrízicos pueden influir hasta 50% de la productividad de las plantas (Spehn *et al.* 2002; Van der Heijden *et al.* 2006a, 2006b; Klironomos *et al.* 2000; Vogelsang *et al.* 2006). Las bacterias y los hongos contribuyen y hasta 100% de la descomposición de la materia orgánica en el suelo (Bardgett 2005; Hattenschwiler *et al.* 2005).

Como una parte importante del ciclo de nitrógeno los microorganismos fijadores de nitrógeno como las bacterias simbióticas (incluyendo los rizobios; algunos actinomicetos, cianobacterias) y las bacterias de vida libre son capaces de contribuir hasta 20% de la adquisición de nitrógeno por las plantas (Vitousek & Walker 1989; Cleveland *et al.* 1999; DeLuca *et al.* 2002). Algunos hongos micorrízicos pueden contribuir hasta 80% de la adquisición de nitrógeno por las plantas desde suelo (Simard *et al.* 2002; Hobbie & Hobbie 2006). La pérdida de nitrógeno del suelo hasta 60% puede ser debido a la desnitrificación llevada a cabo por algunas bacterias y hongos desnitrificadores (Houlton *et al.* 2006).

Además, los microorganismos de suelo representan la mayoría invisible de la vida en el suelo y comprenden una gran parte de la diversidad genética de la Tierra (Whitman *et al.* 1998). Por ejemplo, se ha estimado que un gramo de

suelo contiene hasta 10^{10} - 10^{11} bacterias (Horner-Devine *et al.* 2003), 6.000-50.000 especies bacterianas (Curtis *et al.* 2002) y hasta 200 m de las hifas de hongos (Leake *et al.* 2004).

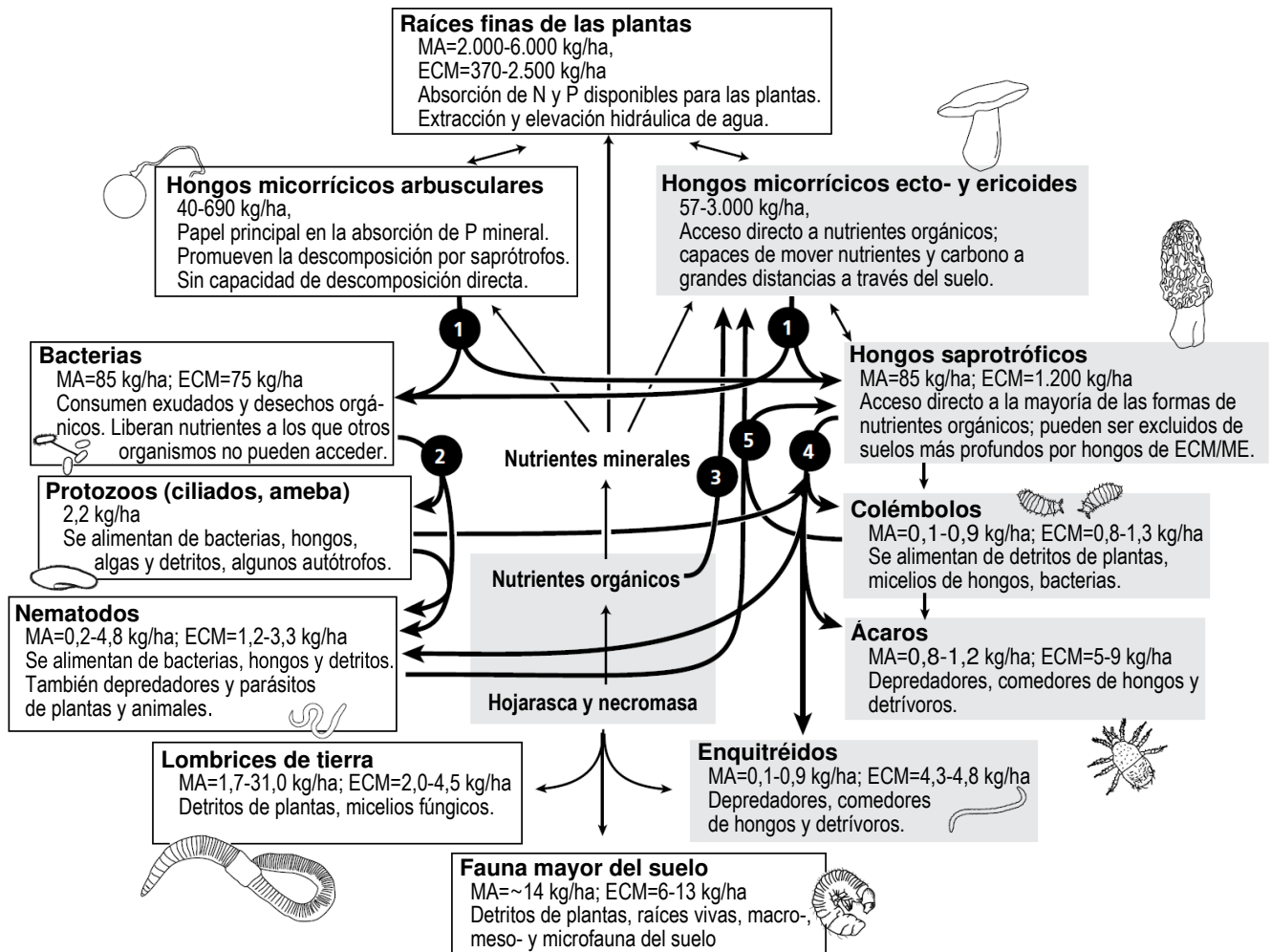


Fig. I.1.4. Resumen de la biomasa y algunas de las interacciones clave de los hongos micorrízicos en el ecosistema del suelo para los ecosistemas micorrízicos arbusculares típicos basados en pastizales templados y tropicales y para ecosistemas ectomicorrízicos basados en bosques de coníferas y boreales (modificada de Dickie & St John 2017; con datos adaptados de Petersen & Luxton 1982; Fogel & Hunt 1983; Jackson *et al.* 1997; Högberg & Högberg 2002; Treseder & Cross 2006; Clemmensen *et al.* 2013), utilizando una profundidad supuesta de 0,1m y una densidad aparente de 1000 kg m^{-3} para las conversiones cuando sea necesario; los números deben verse como indicaciones del tamaño de orden de magnitud de las poblaciones de la biota de suelo (HMAs, bacterias, protozoos etc.). El sombreado gris indica el tamaño de la biomasa o de los conjuntos de la biota que generalmente son más altos en los bosques que en los pastizales (Dickie *et al.* 2014). Esencialmente, todos los componentes de la biota representados en la imagen interactúan con todos los demás a través de la depredación, la competencia, la absorción, la liberación y la mortalidad de nutrientes; un subconjunto de estos flujos de recursos se muestra con flechas delgadas. Algunas conexiones de interés, indicadas por flechas más gruesas y números en círculos, incluyen: (1) el impulso de la descomposición saprotrofica promovido por la exudación radical y micorrízica de C y N (Drake *et al.* 2013; Finzi *et al.* 2015; Hodge & Storer 2015), que puede acelerar la descomposición, y (2) una cascada trófica de aumento de las poblaciones de nematodos y protozoos que se alimentan de bacterias y de sus depredadores (Wardle 2002). Por el contrario, (3) el uso de nutrientes orgánicos por parte de hongos ectomicorrízicos que extraen N y P pero no C, puede resultar en la inhibición de la mineralización de nutrientes por parte de los saprotrofos (Orwin *et al.* 2011) y puede conducir a la exclusión de los hongos saprotrofos de las capas más profundas del suelo en algunos sistemas (Lindahl *et al.* 2007). El pastoreo preferencial por parte de la fauna del suelo sobre los hongos saprotrofos (4) puede reducir la competencia con los hongos micorrízicos. Tanto los hongos saprotrofos como los ectomicorrízicos también pueden matar y consumir nematodos y colémbolos (5) como fuente de N (Klironomos & Hart 2001). ECM – ectomicorriza; ME – micorriza ericoide.

Los hongos micorrízicos tienen una enorme influencia tanto en el funcionamiento de las plantas como en la vida microbiana del suelo. La adquisición de fósforo por las plantas puede depender hasta 90% de los hongos micorrízicos (Leake *et al.* 2002; Van der Heijden *et al.* 1998, 2006b). Los hongos micorrízicos arbusculares pueden estimular el crecimiento de la biodiversidad de las plantas hasta 50% (Grime *et al.* 1987; Klironomos *et al.* 2000 Van der Heijden *et al.* 1998, 2006a).

Según los datos de la Tabla I.1.2. entre los 160 cultivos agrícolas mundiales en 2020 presentados por FAOSTAT 130 cultivos eran típicamente micorrízicos arbusculares, 3 – ectomicorrízicos, 2 – micorrízicos ericoides, 1 – micorrízico orquidoide (Vainilla) y 5 – no micorrízicos. Además, para 19 cultivos o grupos de cultivos hubo una mezcla de las plantas micorrízicas arbusculares con otros tipos de estados micorrízicos, siendo 16 de ellos mezclados con las plantas no

micorrícicas. Dado que era difícil determinar la proporción de la superficie de cada estado micorrícico para los cultivos o grupos de cultivos que tenían dos estados a la vez – el cálculo se realizó asignando la mitad de superficie para un estado micorrícico y otra mitad para otro estado. En total los cultivos agrícolas (sin incluir los pastos) ocupan 1.450 millones ha en nuestro planeta. Los cultivos con micorriza arbuscular ocupan 90,1% de la superficie mundial de cultivos agrícolas, seguidos por los cultivos no micorrícicos (9,7%), y con poca representación de cultivos ectomicorrícicos (0,16%), cultivos orquidoides (0,05%, este valor probablemente debería ser menor) y cultivos ericoides (0,02%). Entre los primeros 60 mayores cultivos solo hubo 2 completamente no micorrícicos y 3 parcialmente no micorrícicos, el resto eran cultivos micorrícicos arbusculares (55 completamente y 3 parcialmente). Por lo tanto, los cultivos con la micorriza arbuscular, que ocupan 1.306 millones ha, son la inmensa mayoría de la superficie de los campos agrícolas mundiales, lo que demuestra la enorme importancia de la micorriza arbuscular para la sostenibilidad alimentaria e industrial de la humanidad.

Tab. I.1.2. Lista de los cultivos mundiales en 2019 (<http://www.fao.org/faostat>) y sus estados micorrícicos (determinados según los datos de Soudzilovskaia *et al.* 2020, Table S2)

Nº	Nombre inglés	Nombre español	Nombre latín de género o especie representativos	Superficie mundial, ha	%	Estado micorrícico*
1	Wheat	Trigo	<i>Triticum spp</i>	219.006.893	15,11	MA
2	Maize	Maíz	<i>Zea mays</i>	201.983.645	13,93	MA
3	Rice, paddy	Arroz, cascara	<i>Oryza sativa</i>	164.192.164	11,33	diverso: MA y NM
4	Soybeans	Soja	<i>Glycine max</i>	126.951.517	8,76	MA
5	Barley	Cebada	<i>Hordeum vulgare</i>	51.601.372	3,56	MA
6	Sorghum	Sorgo	<i>Sorghum bicolor</i>	40.251.818	2,78	MA
7	Rapeseed	Colza	<i>Brassica napus</i>	35.496.527	2,45	NM
8	Beans, dry	Frijoles, secos	<i>Phaseolus spp, Vicia spp</i>	34.801.567	2,40	MA
9	Millet	Mijo	<i>Panicum spp</i>	32.117.837	2,22	MA
10	Seed cotton	Algodón con semilla	<i>Gossypium spp</i>	31.840.226	2,20	MA
11	Groundnuts, with shell	Manís (cacahuete) con cáscara	<i>Arachis hypogaea</i>	31.568.626	2,18	MA
12	Oil palm fruit	Aceite, nuez de palma	<i>Elaeis guineensis</i>	28.736.150	1,98	MA
13	Cassava	Yuca	<i>Manihot esculenta</i>	28.243.258	1,95	MA
14	Sunflower seed	Semilla de girasol	<i>Helianthus annuus</i>	27.874.284	1,92	MA
15	Sugar cane	Azúcar, caña	<i>Saccharum officinarum</i>	26.466.945	1,83	MA
16	Vegetables, fresh NES** (not elsewhere specified)	Hortalizas, frescas NEP** (no especificado en otra parte)	especies de diversas familias	20.513.861	1,42	diverso: MA y NM
17	Potatoes	Papas, patatas	<i>Solanum tuberosum</i>	16.494.810	1,14	MA
18	Cow peas, dry	Caupis, secos	<i>Vigna unguiculata</i>	15.056.435	1,04	MA
19	Chick peas	Garbanzos	<i>Cicer arietinum</i>	14.841.940	1,02	MA
20	Sesame seed	Semilla de sésamo, ajonjolí	<i>Sesamum indicum</i>	13.965.844	0,96	MA
21	Rubber, natural	Caucho natural	<i>Hevea brasiliensis</i>	12.795.267	0,88	MA
22	Olives	Aceitunas, olivas	<i>Olea europaea</i>	12.763.184	0,88	MA
23	Cocoa, beans	Cacao, en grano	<i>Theobroma cacao</i>	12.315.836	0,85	MA
24	Coconuts	Nuez de coco	<i>Cocos nucifera</i>	11.575.275	0,80	MA
25	Coffee, green	Café, verde	<i>Coffea spp</i>	11.043.032	0,76	MA
26	Oats	Avena	<i>Avena sativa</i>	9.772.003	0,67	MA
27	Yams	Ñames	<i>Dioscorea spp.</i>	8.831.037	0,61	MA
28	Sweet potatoes	Batatas, boniatos	<i>Ipomoea batatas</i>	7.400.472	0,51	MA
29	Peas, dry	Guisantes, secos	<i>Pisum sativum</i>	7.190.442	0,50	MA
30	Cashew nuts, with shell	Anacardos, con cáscara	<i>Anacardium occidentale</i>	7.101.967	0,49	MA
31	Grapes	Uvas	<i>Vitis vinifera</i>	6.950.930	0,48	MA
32	Plantains and others	Plátanos y otros	<i>Musa spp</i>	6.516.838	0,45	MA
33	Pigeon peas	Guandu	<i>Cajanus cajan</i>	6.096.038	0,42	MA
34	Pulses NES	Legumbres NEP	familia Fabaceae	5.918.039	0,41	MA
35	Mangoes, mangosteens, guavas	Mangos, mangostanes y guayabas	<i>Mangifera indica, Garcinia mangostana, Psidium spp</i>	5.522.933	0,38	MA
36	Onions, dry	Cebollas, secas	<i>Allium cepa</i>	5.478.651	0,38	MA
37	Tea	Té	<i>Camellia sinensis</i>	5.310.342	0,37	MA
38	Bananas	Bananos	<i>Musa × paradisiaca</i>	5.203.512	0,36	MA
39	Fruit, fresh NES	Fruta, fresca NEP	especies de diversas familias	5.107.033	0,35	MA
40	Tomatoes	Tomates, frescos	<i>Solanum lycopersicum</i>	5.051.983	0,35	MA
41	Lentils	Lentejas	<i>Lens esculenta</i>	5.009.933	0,35	MA
42	Cereals NES	Cereales NEP	familia Poaceae	4.653.351	0,32	MA
43	Apples	Manzanas	<i>Malus domestica</i>	4.622.366	0,32	MA
44	Rye	Centeno	<i>Secale cereale</i>	4.446.927	0,31	MA
45	Sugar beet	Azúcar, remolacha	<i>Beta vulgaris</i>	4.439.073	0,31	diverso: MA y NM
46	Oranges	Naranjas	<i>Citrus × sinensis</i>	3.884.586	0,27	MA
47	Triticale	Triticale	× <i>Triticosecale</i>	3.812.724	0,26	MA
48	Linseed	Linaza	<i>Linum usitatissimum</i>	3.540.139	0,24	MA
49	Fruit, tropical fresh NES	Fruta, tropical (fresca) NEP	especies de diversas familias	3.324.263	0,23	MA
50	Tobacco, unmanufactured	Tabaco bruto	<i>Nicotiana tabacum</i>	3.236.291	0,22	MA

Continuación de la Tabla I.1.2.

Nº	Nombre inglés	Nombre español	Nombre latín de género o especie representativos	Superficie mundial, ha	%	Estado micorrízico*
51	Watermelons	Sandías	<i>Citrullus lanatus</i>	3.053.258	0,21	MA
52	Tangerines, mandarins, clementines, satsumas	Tangerinas, mandarinas, clementinas, satsumas	<i>Citrus tangerina</i> , <i>C. reticulata</i> , <i>Citrus x clementina</i> , <i>C. unshiu</i>	3.047.850	0,21	MA
53	Broad beans, horse beans, dry	Haba comun y haba caballar secas	<i>Vicia faba</i>	2.671.497	0,18	MA
54	Plums and sloes	Ciruelas y endrinas	<i>Prunus spp</i>	2.637.316	0,18	MA
55	Okra	Gombo	<i>Abelmoschus esculentus</i>	2.531.557	0,17	MA
56	Peas, green	Guisantes, verdes	<i>Pisum sativum</i>	2.531.503	0,17	MA
57	Cabbages and other brassicas	Coles y otras crucíferas	<i>Brassica oleracea</i>	2.414.288	0,17	NM
58	Cucumbers and gherkins	Pepinos, pepinillos	<i>Cucumis sativus</i>	2.261.318	0,16	MA
59	Almonds, with shell	Almendras con cáscara	<i>Prunus amygdalus</i>	2.162.263	0,15	MA
60	Chillies and peppers, green	Chiles, pimientos picantes, pimientos dulces (verdes)	<i>Capsicum spp</i>	2.069.990	0,14	MA
61	Pumpkins, squash and gourds	Calabazas, zapayo, calabaza confitera	<i>Cucurbita spp</i>	2.019.564	0,14	MA
62	Anise, badian, fennel, coriander	Anís, badián, hinojo, cilantro	<i>Pimpinella anisum</i> , <i>Illicium verum</i> , <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Coriandrum sativum</i>	1.957.411	0,14	MA
63	Eggplants (aubergines)	Berenjenas	<i>Solanum melongena</i>	1.876.710	0,13	MA
64	Buckwheat	Trigo sarraceno, alforfon	<i>Fagopyrum esculentum</i>	1.856.913	0,13	diverso: MA y NM
65	Taro (cocoyam)	Taro (cocoyam)	<i>Colocasia esculenta</i>	1.809.485	0,12	diverso: MA y NM
66	Melonseed	Semilla de melón	<i>Cucumis melo</i>	1.752.771	0,12	MA
67	Oilseeds NES	Semillas oleaginosas NEP	especies de diversas familias	1.720.232	0,12	diverso: MA y NM
68	Garlic	Ajo	<i>Allium sativum</i>	1.631.869	0,11	MA
69	Chillies and peppers, dry	Chiles y pimientos, secos	<i>Capsicum spp</i>	1.615.140	0,11	MA
70	Beans, green	Judías, verdes	<i>Phaseolus spp</i>	1.579.489	0,11	MA
71	Asparagus	Esparraños	<i>Asparagus officinalis</i>	1.546.315	0,11	MA
72	Peaches and nectarines	Melocotones (duraznos) y nectarinas	<i>Prunus persica</i>	1.491.817	0,10	MA
73	Fruit, citrus NES	Fruta cítrica NEP	<i>Citrus spp</i>	1.465.193	0,10	MA
74	Jute	Yute	<i>Corchorus olitorius</i>	1.396.175	0,10	MA
75	Cauliflowers and broccoli	Coliflor y brécol	<i>Brassica oleracea</i>	1.357.186	0,09	NM
76	Lemons and limes	Limonos y limas	<i>Citrus limon</i> , <i>Citrus spp</i>	1.330.603	0,09	MA
77	Spices NES	Especias NEP	especies de diversas familias	1.315.498	0,09	diverso: MA y ORQ
78	Pears	Peras	<i>Pyrus spp</i>	1.292.709	0,09	MA
79	Dates	Dátiles	<i>Phoenix dactylifera</i>	1.235.601	0,09	MA
80	Lettuce and chicory	Lechuga y achicoria	<i>Lactuca sativa</i> , <i>Cichorium spp</i>	1.226.370	0,08	MA
81	Areca nuts	Nueces de areca	<i>Areca catechu</i>	1.226.122	0,08	diverso: MA y NM
82	Castor oil seed	Ricino, semillas	<i>Ricinus communis</i>	1.222.687	0,08	MA
83	Carrots and turnips	Zanahorias y nabos	<i>Daucus carota</i> , <i>Brassica rapa subsp. rapa</i>	1.125.644	0,08	diverso: MA y NM
84	Pineapples	Piña tropical	<i>Ananas comosus</i>	1.077.920	0,07	MA
85	Melons, other (inc. cantaloupes)	Melones, otros (incl. cantaloupe)	<i>Cucumis melo</i>	1.068.238	0,07	MA
86	Walnuts, with shell	Nueces con cáscara	<i>Juglans spp</i>	1.021.391	0,07	MA
87	Maize, green	Maíz verde	<i>Zea mays</i>	1.016.651	0,07	MA
88	Hazelnuts, with shell	Avellanas, con cáscara	<i>Corylus avellana</i>	1.015.216	0,07	MA
89	Persimmons	Caquis	<i>Diospyros spp</i>	1.005.544	0,07	MA
90	Fonio	Digitaria	<i>Digitaria exilis</i>	965.707	0,07	MA
91	Grain, mixed	Cereales, mezcla	familia Poaceae	925.749	0,06	MA
92	Spinach	Espinacas	<i>Spinacia oleracea</i>	920.804	0,06	diverso: MA y NM
93	Nuts NES	Nueces NEP	especies de diversas familias	897.949	0,06	diverso: MA y ECM
94	Lupins	Altramuz	<i>Lupinus albus</i>	888.507	0,06	NM
95	Pistachios	Pistachos	<i>Pistacia vera</i>	830.826	0,06	MA
96	Safflower seed	Semilla de cartamo, alazor	<i>Carthamus tinctorius</i>	816.699	0,06	MA
97	Avocados	Aguacates	<i>Persea americana</i>	807.469	0,06	MA
98	Roots and tubers NES	Raíces y tuberculos NEP	especies de diversas familias	726.585	0,05	diverso: MA y NM
99	Cloves	Clavo de olor	<i>Syzygium aromaticum</i>	651.918	0,04	MA
100	Karite nuts (sheanuts)	Nueces de karité	<i>Vitellaria paradoxa</i>	631.799	0,04	MA
101	Mustard seed	Semilla de mostaza	<i>Sinapis alba</i> , <i>Brassica spp</i>	619.495	0,04	NM
102	Pepper (Piper spp.)	Pimienta (Piper spp.)	<i>Piper spp</i>	606.123	0,04	diverso: MA y NM
103	Chestnut	Castañas	<i>Castanea spp</i>	582.545	0,04	ECM
104	Kola nuts	Nuez de cola	<i>Cola acuminata</i>	565.580	0,04	MA
105	Apricots	Albaricoques	<i>Prunus armeniaca</i>	562.475	0,04	MA
106	Cashewapple	Manzana de acajú	<i>Anacardium occidentale</i>	494.000	0,03	MA
107	Papayas	Papayas	<i>Carica papaya</i>	468.731	0,03	MA
108	Nutmeg, mace and cardamoms	Nuez moscada, macis, cardamomo	<i>Myristica fragrans</i> , <i>Amomum spp</i>	456.905	0,03	MA
109	Cherries	Cerezas	<i>Prunus avium</i>	445.068	0,03	MA
110	Tallowtree seed	Semillas del árbol del sebo	<i>Triadica sebifera</i>	420.836	0,03	MA

Continuación de la Tabla I.1.2.

№	Nombre inglés	Nombre español	Nombre latín de género o especie representativos	Superficie mundial, ha	%	Estado micorrízico*
111	Ginger	Jengibre	<i>Zingiber officinale</i>	407.843	0,03	MA
112	Strawberries	Fresas	<i>Fragaria × ananassa</i>	384.668	0,03	MA
113	Fibre crops NES	Fibras, cultivos NEP	especies de diversas familias	378.025	0,03	MA
114	Bambara beans	Bambara	<i>Vigna subterranea</i>	354.870	0,02	MA
115	Vetches	Veza	<i>Vicia sativa</i>	353.630	0,02	MA
116	Grapefruit (inc. pomelos)	Toronja y pomelo	<i>Citrus paradisi</i>	343.965	0,02	MA
117	Flax fibre and tow	Lino, fibra y estopa	<i>Linum usitatissimum</i>	285.418	0,02	MA
118	Figs	Higos	<i>Ficus carica</i>	281.522	0,02	MA
119	Cinnamon (cannella)	Canela	<i>Cinnamomum verum</i>	277.660	0,02	MA
120	Mushrooms and truffles	Hongos y trufas	especies de diversas familias	276.951	0,02	ECM
121	Maté	Mate	<i>Ilex paraguariensis</i>	272.792	0,02	MA
122	Kiwi fruit	Kiwis	<i>Actinidia deliciosa</i>	270.457	0,02	MA
123	Vegetables, leguminous NES	Hortalizas leguminosas NEP	familia Fabaceae	255.359	0,02	MA
124	Sisal	Sisal	<i>Agave sisalana</i>	233.940	0,02	MA
125	Canary seed	Alpiste	<i>Phalaris canariensis</i>	233.218	0,02	MA
126	Cherries, sour	Guindas (cerezas ácidas)	<i>Prunus cerasus</i>	217.960	0,02	MA
127	Onions, shallots, green	Cebollas, chalotes, verdes	<i>Allium spp</i>	208.347	0,01	MA
128	Quinoa	Quinoa	<i>Chenopodium quinoa</i>	188.878	0,01	diverso: MA y NM
129	Kapok fruit	Kapok	<i>Ceiba pentandra</i>	184.356	0,01	MA
130	Tung nuts	Nueces de tung	<i>Vernicia fordii</i>	181.598	0,01	MA
131	Manila fibre (abaca)	Abaca, cañamo de manila	<i>Musa textilis</i>	171.785	0,01	MA
132	Bastfibres, other	Fibras semejantes al yute	especies de diversas familias	153.892	0,01	MA
133	String beans	Judías verdes con hilo	<i>Phaseolus spp</i>	146.350	0,01	MA
134	Currants	Grosellas	<i>Ribes spp</i>	139.089	0,01	MA
135	Leeks, other alliaceous vegetables	Puerros y otras aliáceas	<i>Allium ampeloprasum</i>	133.553	0,01	MA
136	Berries NES	Bayas NEP	especies de diversas familias	129.871	0,01	diverso: MA y ME
137	Blueberries	Arándanos	<i>Vaccinium spp</i>	126.144	0,01	ME
138	Artichokes	Alcachofas	<i>Cynara cardunculus var. scolymus</i>	115.897	0,01	MA
139	Sugar crops NES	Azúcar, cultivos NEP	especies de diversas familias	114.470	0,01	diverso: MA y NM
140	Raspberries	Frambuesas	<i>Rubus idaeus</i>	112.167	0,01	MA
141	Hops	Lúpulo	<i>Humulus lupulus</i>	100.151	0,01	MA
142	Vanilla	Vainilla	<i>Vanilla spp</i>	95.411	0,01	ORQ
143	Quinces	Membrillos	<i>Cydonia oblonga</i>	77.060	0,01	MA
144	Hemp tow waste	Cañamo, estopa y desechos	<i>Cannabis sativa</i>	76.484	0,01	MA
145	Fruit, stone NES	Fruta, drupas NEP	especies de diversas familias	67.692	0,00...	MA
146	Agave fibres NES	Agave, fibras NEP	<i>Agave spp</i>	58.342	0,00...	MA
147	Cranberries	Arándanos trepadores	<i>Vaccinium spp</i>	42.746	0,00...	ME
148	Poppy seed	Semilla de adormidera	<i>Papaver somniferum</i>	36.261	0,00...	diverso: MA y NM
149	Yautia (cocoyam)	Yautia (cocoyam)	<i>Xanthosoma sagittifolium</i>	32.020	0,00...	diverso: MA y NM
150	Ramie	Ramio	<i>Boehmeria nivea</i>	31.979	0,00...	diverso: MA y NM
151	Pyrethrum, dried	Pelitre, flores secas	<i>Chrysanthemum spp, Anacyclus spp</i>	24.666	0,00...	MA
152	Fruit, pome NES	Frutas, pomáceas NEP	especies de Malinae	19.208	0,00...	MA
153	Gooseberries	Uva espina	<i>Ribes uva-crispa</i>	16.021	0,00...	MA
154	Carobs	Algarrobas	<i>Ceratonia siliqua</i>	14.504	0,00...	MA
155	Brazil nuts, with shell	Nueces del brasil con cáscara	<i>Bertholletia excelsa</i>	11.561	0,00...	MA
156	Hempseed	Cañamón	<i>Cannabis sativa</i>	10.552	0,00...	MA
157	Cassava leaves	Hojas de yuca	<i>Manihot esculenta</i>	7.790	0,00...	MA
158	Peppermint	Menta, hierbabuena	<i>Mentha × piperita</i>	2.651	0,00...	MA
159	Chicory roots	Raíces de achicoria	<i>Cichorium intybus</i>	2.632	0,00...	MA
160	Jojoba seed	Semillas de jojoba	<i>Simmondsia chinensis</i>	300	0,00...	MA
TOTAL:				1.449.505.966	100,00	

* Abreviaciones de estados micorrízicos de los cultivos: MA – micorriza arbuscular; ECM – ectomicorriza; ME – micorriza ericoide; ORQ – micorriza orquidoide; NM – no forma micorrizas. Algunos cultivos o grupos de cultivos tienen dos estados micorrízicos diversos: MA y ECM, MA y ME, MA y ORQ, MA y NM. ** NES – not elsewhere specified (FAOSTAT classification); NEP – no especificado en otra parte (clasificación de FAOSTAT).

I.1.3. Origen y evolución de micorrizas

La colonización fúngica de la tierra se asoció con al menos dos orígenes de algas verdes terrestres y embriofitos precedidos (como lo demuestran las pérdidas de flagelo fúngico, aproximadamente 720 Ma), lo que probablemente facilitó la transición a la vida terrestre de las plantas a través de simbiosis endomicorrícicas y posiblemente endofíticas (Lutzoni *et al.* 2018). Las estimaciones del reloj molecular sitúan el origen de Glomeromycota entre el Ediacarón o Criogénico (600–720 Ma) (Lücking *et al.* 2009) y el período Toniano del Neoproterozoico (~980 Ma) (Taylor *et al.* 2015). El origen de Glomeromicotina, según los estudios filogenéticos de Lutzoni *et al.* (2018) se sitúa entre 715 y 606 Ma. Durante su evolución temprana, se cree que Glomeromicotina se ha asociado con cianobacterias o algas verdes antes de asociarse simbióticamente con embriofitos tempranos – el ejemplo es el hongo terrestre *Geosiphon pyriformis* (orden Archaeosporales), un mutualista obligado de la cianobacteria *Nostoc* (Schüßler 2002) que se asocia con la primera divergencia dentro de Glomeromicotina (Lutzoni *et al.* 2018).

El inicio de la diversificación de Glomeromicotina se estima en cerca de 484 (529–437) m.a, proporcionando una edad putativa para el origen de la simbiosis MA (Lutzoni *et al.* 2018). Este período de tiempo es concordante con el intervalo entre los fósiles más antiguos que pueden relacionarse de manera confiable con los embriofitos cuya fecha de divergencia se sitúa hace 482 m.a. (Lutzoni *et al.* 2018) y las firmas geoquímicas de HMAs hace >503 m.a. (Horodyskyj *et al.* 2012), lo que refuerza la opinión de que los HMAs se asociaron con la divergencia inicial de las plantas en la tierra.

Algunos hongos de Mucoromicotina formaron simbiosis con embriofitos tempranos, lo que sugiere que ellos, en lugar de Glomeromicotina, pueden haber permitido la transición de las plantas a tierra (Bidartondo *et al.* 2011). De acuerdo con un estudio filogenético reciente a escala de genoma (Spatafora *et al.* 2016), Lutzoni *et al.* infieren Mucoromicotina como hermana de Glomeromicotina (715-606 m.a.), pero el tiempo de su divergencia (alrededor de 406 m.a.) es algo más joven que de Glomeromicotina (alrededor de 484 Ma).

Las estimaciones del reloj molecular sugieren que los hongos son un antiguo linaje de organismos que deben haber evolucionado relativamente temprano en el tiempo geológico, quizás hace alrededor de 1 Ga (Parfrey *et al.* 2011; Taylor *et al.* 2015) o incluso antes (Wang *et al.* 1999; Sharpe *et al.* 2015). Los hongos filamentosos confirmados más antiguos tienen 850 millones de años, pero el análisis filogenético sugiere que los organismos unicelulares estrechamente relacionados son mucho más antiguos (Berbee *et al.* 2017; McLoughlin 2017). Los estudios filogenéticos moleculares también han proporcionado estimaciones de la evolución de los hongos glomeromicotanos.

Horodyskyj *et al.* (2012) detectaron las firmas geoquímicas de los hongos micorrícicos (una disolución intensa de apatita, un mineral rico en P) en el paleosuelo del Cámbrico medio (Elk Point, South Dakota, EE.UU.) de hace >503 m.a. La meteorización mejorada de P junto con altas concentraciones de Ca²⁺ como resultado de la disolución de apatita *in situ* es una firma biológica previamente vinculada a las actividades de los hongos micorrícicos (Ness & Vlek 2000). Las biofirmas de hongos micorrícicos en un paleosuelo del Cámbrico medio añaden más evidencia a la noción de que había una importante presencia de hongos terrestres antes de la primera evidencia inequívoca de plantas terrestres (Horodyskyj *et al.* 2012).

Debido a su importancia en ecosistemas antiguos y existentes, la evolución de las micorrizas ha sido explorada en varias revisiones a partir de datos de estudios paleontológicos, genómicos y filogenómicos, así como de la diversidad vegetal y fúngica (Tedersoo *et al.* 2020; Strullu-Derrien *et al.* 2018; Field & Pressel 2018), con el objetivo final de descifrar el origen de su éxito ecológico generalizado.

Históricamente, los HMAs se clasificaron dentro de los hongos zigomicetos polifiléticos (Zygomycota), familia Endogonaceae, basándose principalmente en la morfología, pero luego se transfirieron a un nuevo filo, Glomeromycota, con las pruebas de los datos moleculares (Schüßler *et al.* 2001). Más recientemente, el análisis filogenético y el esquema taxonómico de Spatafora *et al.* (2016) redujeron el Glomeromycota del nivel de filo a un subfilo (Glomeromicotina) dentro del filo recientemente modificado Mucoromicota. Sin embargo, actualmente no hay datos suficientes para resolver completamente las relaciones entre Glomeromycota y Mucoromicota, aunque es probable que los enfoques genómicos a gran escala aclaren esto bastante pronto (Brundrett *et al.* 2018). Independientemente de si Glomeromycota es reconocido como un filo, los HMAs forman un linaje único coherente cuando las diferencias dentro de ellos se contrastan con su vasto grado de separación anatómica y fisiológica de otros hongos vivos.

Otro problema no resuelto se refiere a los hongos micorrícicos "mucoraleanos" recientemente reconocidos, que se notificaron por primera vez en algunas plantas terrestres primitivas fósiles y briófitas existentes (p. ej., Strullu-Derrien *et al.* 2014; Field *et al.* 2016); sus micorrizas se clasifican como MA porque están presentes arbúsculos. Las similitudes en la secuencia de ADN sugieren que estos hongos están estrechamente relacionados con *endófitos radicales finos* (ERF), otro grupo enigmático de hongos que forman MA con hifas muy estrechas (aprox. 2 µm). ERF comúnmente coexisten con otros hongos MA (HMAs) en todo el mundo, pero actualmente se considera que están filogenéticamente

más cerca de Mucoromycotina que de Glomeromycota (ver Orchard *et al.* 2017a, b). Una de esas especies de hongos, *Glomus tenue*, se ha trasladado recientemente a Mucoromycota como *Planticonsortium tenue* (Walker *et al.* 2018). Se requiere más investigación para resolver la identidad, complejidad y parentesco de ERF y simbiontes mucoraleanos.

La investigación sobre la historia evolutiva de los HMAs y las simbiosis MA con las plantas se centra hoy en día principalmente en datos moleculares y genéticos (por ejemplo, Schüßler *et al.* 2001). Sin embargo, el registro fósil, donde la calidad de la preservación lo permite (Taylor & Krings 2010), ha contribuido enormemente a nuestra comprensión de la distribución de las simbiosis micorrícicas en ecosistemas pasados (p. ej., Stubblefield *et al.* 1987a, b; Remy *et al.* 1994; Phipps & Taylor 1996; Stockey *et al.* 2001; Taylor *et al.* 2005; Strullu-Derrien *et al.* 2009; Krings *et al.* 2011; Harper *et al.* 2013, 2015). El Chert Rhynie, el yacimiento paleontológico del Devónico Inferior (~410 millones de años), de Aberdeenshire en el noreste de Escocia, que se originó en un ecosistema continental complejo y bien desarrollado y que se petrificó a través de la inundación con agua rica en sílice de fuentes termales (Trewin & Kerp 2017), ocupa un lugar destacado en este contexto. Ha proporcionado evidencia fósil exquisitamente conservada de la presencia de hifas, arbuscúlos y esporas de hongos que se asemejan mucho a la MA actual tanto en esporofitos como en gametofitos de la planta terrestre temprana *Aglaophyton majus* (Kidston & Lang 1921; Remy *et al.* 1994; Taylor *et al.* 1995, 2005). La micorriza de *A. majus* se considera un ejemplo central de evidencia fósil de la historia evolutiva de los sistemas micorrícicos (Parniske 2008; Martin *et al.* 2017; Rimington *et al.* 2017; Strullu-Derrien *et al.* 2017). Además, la evidencia fósil de Rhynie contribuyó a la hipótesis de que el establecimiento de la vida vegetal en la tierra fue concurrente y profundamente influenciado por la evolución de las simbiosis mutuamente beneficiosas entre las plantas más tempranas y ciertos hongos (Pirozynski & Malloch 1975; Brundrett 2002; Bonfante & Selosse 2010; Bidartondo *et al.* 2011; Delaux *et al.* 2015; Weiblen & Treiber 2015). Debe notarse, sin embargo, que la similitud en la estructura no necesariamente equivale a la equivalencia de función en estas antiguas asociaciones fósiles, porque los roles de los hongos en los primeros ecosistemas pueden haber sido más variados de lo que son hoy en día, o los hongos con apariencia morfológica similar podrían haber sido funcionalmente más diversos (Brundrett 2002). Sin embargo, actualmente se considera que la producción de arbuscúlos en las raíces de las plantas modernas es un indicador morfológico satisfactorio de una micorriza en funcionamiento, y parece probable que se pueda tomar una visión similar de la naturaleza simbiótica de los hongos arbusculares en el registro fósil (Brundrett *et al.* 2018).

Los eucariotas fotosintéticos prosperan en cualquier lugar donde haya luz solar y agua (de Vries y Archibald 2018). Pero si bien tales organismos son excepcionalmente diversos en forma y función, solo un linaje fototrófico logró elevarse por encima de su sustrato – las plantas terrestres (embriofitas). Los datos filogenéticos moleculares muestran que las plantas terrestres evolucionaron a partir de algas estreptofitas más estrechamente relacionadas con las Zygnematophyceae existentes (Wickett *et al.* 2014). Las plantas terrestres evolucionaron una vez – y el significado biológico de esta singularidad está escrito a lo largo de la superficie de nuestro planeta (de Vries & Archibald 2018).

Se cree que las interacciones simbióticas con los hongos asociados fueron esenciales para las primeras plantas terrestres (de Vries & Archibald 2018). Tales interacciones permitieron una mejor absorción de nutrientes del sustrato (suelo) y, por lo tanto, su conquista (Field *et al.* 2015). La evidencia fósil subraya la presencia de estructuras similares a micorrizas en plantas de más de 400 millones de años (Strullu-Derrien *et al.* 2014) y taxones de hongos relevantes durante el período en que evolucionaron las plantas terrestres (Redecker *et al.* 2000). La interacción simbiótica con las micorrizas probablemente representa una característica ancestral de los embriofitos (Selosse *et al.* 2015). Además, la vía necesaria para establecer asociaciones con las micorrizas (arbusculares) se encuentra entre todos los embriofitos (Delaux *et al.* 2013) y las algas estreptofitas (Delaux *et al.* 2015). Como esta vía fue posteriormente adoptada para otras simbiosis "clásicas" de microbiota del suelo y plantas, como los nódulos de las raíces (Parniske 2008), se considera que es el "módulo de señalización de simbiosis" de la planta. Es significativo que este módulo esté presente en algas estreptofitas (Delaux *et al.* 2015). No está claro hasta qué punto opera en los estreptofitos existentes en la naturaleza, pero los experimentos han demostrado que en *Closterium* (Zygnematophyceae), una proteína quinasa dependiente de calcio y calmodulina (CCaMK) puede rescatar plantas mutantes de Medicago con formación de micorrizas alterada (ccamk-1) (Delaux *et al.* 2015).

Los hongos de Basidiomycota y Ascomycota son algo más jóvenes de Glomeromycota y aparecieron de un ancestro dicariótico común hace 649 m.a (Lutzoni *et al.* 2018). Los hongos de estos filos actualmente forman ectomicorrizas, micorrizas ericoides, orquidoides, arbutoides, monotropoides y ectendomicorrizas. Los hongos de Agaricomycetes (Basidiomycota) eran los primeros hongos en formar las primeras ectomicorrizas probablemente hace unos 299 m.a. en linajes de espermatofitos ahora extintos (Lutzoni *et al.* 2018), pero falta evidencia paleobotánica directa de tales asociaciones.

Strullu-Derrien *et al.* (2018) correlacionan el origen de ECM con la aparición de Pinaceae (gimnospermas), entre hace 270 y 170 millones de años (Strullu-Derrien *et al.* 2018), pero los fósiles de ECM son más recientes y se remontan

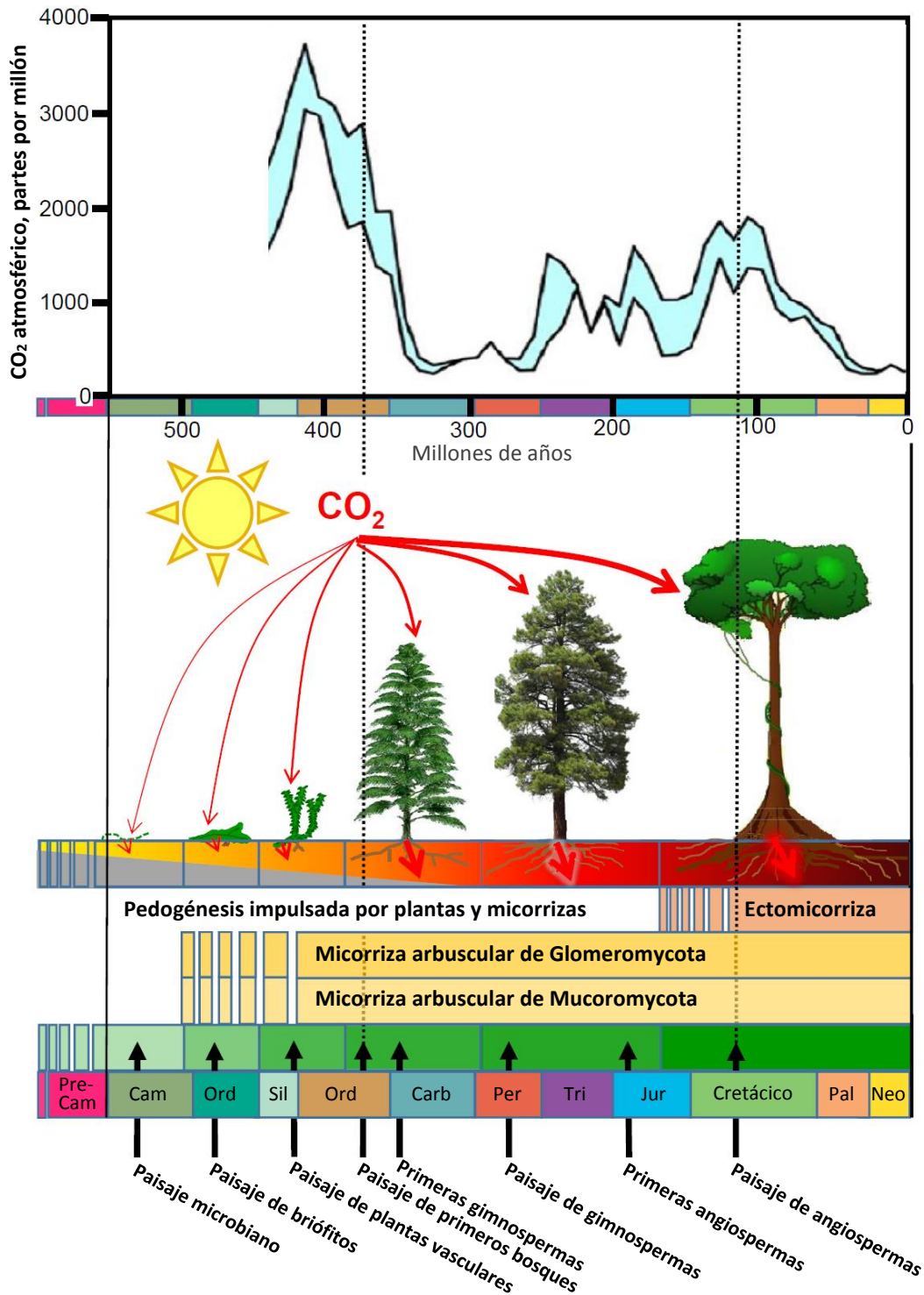


Fig. 1.1.5. (desde Leake & Read 2017) Etapas clave en la evolución de plantas y micorrizas y cambios en el dióxido de carbono (CO₂) atmosférico (basado en rangos de estimación modelados de Berner 2006; en Field *et al.* 2012) vinculados a cambios en las tasas de meteorización mínima y desgasificación volcánica episódica de CO₂ durante los últimos 450 millones de años. Solo se muestran los tipos de plantas más importantes con respecto a los avances evolutivos clave en la estructura y las asociaciones de micorrizas. El enverdecimiento de los continentes con el avance evolutivo de las plantas desde esteras microbianas de algas hasta hepáticas con rizoides y asociaciones de tipo micorriza con Mucoromycetes y Glomeromycota, hasta plantas vasculares con raíces y micorrizas y el desarrollo de la arborescencia en los primeros bosques condujo a una intensificación progresiva de la meteorización mineral. El surgimiento de los ecosistemas forestales inicialmente dominados por progimnospermas aneurofitales en las que las raíces (y las micorrizas) podrían interactuar con el suelo a profundidades de 1 m o más coincide con una rápida caída del CO₂ atmosférico, en el Devónico (línea de puntos), y el secuestro de carbono (C) en piedra caliza y carbón en la era del Carbonífero. El aumento de las angiospermas y las asociaciones ectomicorrízicas tanto con angiospermas como con gimnospermas ha intensificado aún más la meteorización desde el Cretácico (línea de puntos). Abreviaciones de los periodos geológicos: Cam - Cámbrico; Car - Carbonífero; Dev - Devónico; Jur - Jurásico; Neo - Neógeno; Ord - Ordovícico; Pal - Paleógeno; Per - Pérmico; Pre-Cam - Precámbrico; Sil - Silúrico. Las etapas clave en el enverdecimiento de la tierra por diferentes paisajes dominantes están adaptadas de Gerrienne *et al.* (2016).

a 52 millones de años, en la época del Eoceno temprano (Beimforde *et al.* 2011). La hipótesis gnepina sugiere que los Gnetales son un grupo hermano de las Pinaceae (Jin-Hua *et al.* 2018), y es interesante que los miembros del género

Gnetum también formen ECM. Sin embargo, otros miembros de Gnetales (los géneros *Welwitschia* y *Ephedra*) son plantas MAs, al igual que las gimnospermas restantes, incluido el "fósil viviente" *Ginkgo biloba*. Estos datos indican que solo algunas gimnospermas perdieron su estado MA primario para adoptar la condición de ECM, posiblemente bajo la presión de las limitaciones ambientales. En términos generales, el predominio de la simbiosis MA en las angiospermas refleja el éxito ecológico de este linaje desde su explosión evolutiva hace ~180-140 millones de años. Las principales excepciones están representadas por *Orchidaceae* y *Ericaceae*, dos familias que desarrollaron diferentes interacciones micorrícicas. Actualmente no se dispone de fósiles convincentes de MOR, pero su apariencia debe seguir el origen del Cretácico tardío (hace 76–84 millones de años) de esta familia (Ramirez *et al.* 2007). La MER se desarrolló en las *Ericaceae* (Freudenstein *et al.* 2016), y sus fósiles más antiguos, pertenecientes al género existente *Leucothoe*, datan de 66 a 72 millones de años (Strullu-Derrien *et al.* 2018).

A pesar de la discontinuidad del registro fósil, las interacciones micorrícicas probablemente evolucionaron en ancestros no vasculares de plantas existentes con el papel fundamental de favorecer la adquisición de nutrientes de las plantas de los duros suelos primitivos. En este sentido, parece desconcertante la limitada ocurrencia de interacciones micorrícicas en plantas divergentes tempranas existentes (briófitas). Las micorrizas están ausentes en los musgos (incluida la especie modelo *Physcomitrella patens*) y se encuentran de manera bastante errática en antocerotofitas (Tedersoo *et al.* 2020) y hepáticas o hepaticofitas (Desirò *et al.* 2013), donde las plantas del mismo género *Marchantia paleacea* y *Marchantia polymorpha* son micorrícicas y no micorrícicas, respectivamente (Ligrone *et al.* 2007). Un estudio reciente reveló que menos del 30% de las hepáticas examinadas se asocian con hongos simbióticos y las que se asocian con miembros de la Glomeromycotina son particularmente pocas (Ligrone *et al.* 2020). Sin embargo, hasta ahora se ha examinado un número limitado de especies. De manera similar, los hongos MA no son dominantes entre los traqueofitos (plantas vasculares) de divergencia temprana, tales como los helechos (Pteridophyta) y las plantas de la clase Lycopodiopsida ("clubmosses" en inglés) (Tedersoo *et al.* 2020; Benucci *et al.* 2020). Una pista para este enigma puede provenir de la observación de que la fotosíntesis y la promoción del crecimiento en las hepáticas con MA mejoran en condiciones de alto contenido de CO₂, parecidas a las de la atmósfera paleozoica (Humphreys *et al.* 2021). Por lo tanto, es tentador especular que la reducción progresiva de la concentración de CO₂ atmosférico durante las eras geológicas más recientes erosionó la utilidad de la MA en algunas de estas primeras plantas divergentes. Por lo tanto, la evolución de la biosfera se puede agregar a algunas consideraciones ecológicas más obvias: en particular, las briofitas viven en ambientes muy húmedos y en estrecho contacto con la superficie del suelo húmedo, posiblemente reduciendo la necesidad de hongos MA como proveedores de agua y minerales. Por el contrario, la preferencia de las plantas con semillas (gimnospermas y angiospermas) por MA puede reflejar el impacto positivo de la simbiosis micorrícica en la calidad de la semilla. Los estudios en plantas de cultivo como el maíz y el trigo han demostrado que las plantas micorrizadas tienen semillas más grandes con un mayor contenido nutricional (Bona *et al.* 2016; Fiorilli *et al.* 2018). Esta observación por sí sola sugiere un efecto transgeneracional directo con implicaciones obvias en el éxito de las plantas con semillas micorrícicas (Koide & Lu 1992; Varga *et al.* 2013).

Los hongos se encuentran en la base de las redes alimentarias que sustentan gran parte de la vida en la Tierra. Hace unos 500 millones de años, los hongos facilitaron el movimiento de las plantas acuáticas a la tierra, y el micelio de los hongos sirvió como el sustituto de los sistemas radicales de las plantas (Brundrett 2002) durante decenas de millones de años hasta que las plantas pudieron desarrollar los suyos propios. Esta asociación transformó el planeta y su atmósfera: la evolución de las asociaciones entre las plantas y los hongos micorrícicos coincidió con una reducción del 90% en el nivel de dióxido de carbono atmosférico (Field *et al.* 2012). Hoy en día, la mayoría de las plantas dependen de los hongos micorrícicos (Brundrett & Tedersoo 2018) que se entrelazan con las raíces, proporcionan a las plantas nutrientes cruciales, las defienden de enfermedades y las vinculan en redes compartidas a veces denominadas la "red ancha de madera" ["*wood wide web*" en inglés]. Estos hongos son una parte más fundamental de la vegetación que las hojas, la madera, los frutos, las flores o incluso las raíces (Kiers & Sheldrake 2021).

La supuesta posición ancestral de Glomeromycota en la evolución de simbiosis de plantas con hongos del suelo (Nicolson 1967; Pirozynski & Malloch 1975; Redecker *et al.* 2000; Parniske 2008; Tisserant *et al.* 2013) ha sido llamada a cuestión desde el descubrimiento de que las primeras hepáticas divergentes existentes en la Haplomitriosida forman exclusivamente simbiosis mutualista con hongos parcialmente saprotróficos en la Mucoromycotina, que son basales o hermanas de Glomeromycota (Bidartondo *et al.* 2011). La coevolución de ambos tipos de asociaciones de hongos en las plantas terrestres tempranas (Fig. 1.1.5) está respaldada además por la evidencia fósil de las plantas vasculares tempranas sin hojas *Horneophyton lignieri* en el yacimiento paleontológico Rhynie Chert, presentada por Strullu-Derrien *et al.* (2014). En sus cormos desarraigados, que tienen mechones de rizoides, hubo la colonización que compartió las características de hongos Mucoromycotina en plantas terrestres existentes, y en el eje aéreo se encontraron asociaciones tipo Glomeromycota que formaron las estructuras similares a arbúsculos, vesículas y esporas. En muestras

modernas se ha descubierto que ambos grupos de los hongos endosimbióticos albergan las endobacterias de tipo Mollicutes relacionadas, pero filogenéticamente distintas (Desirò *et al.* 2015). La Mucoromycotina aparentemente está asociada exclusivamente con un clado divergente y más estrecho de estas bacterias en comparación con Glomeromycota, pero la presencia generalizada de estas bacterias en ambos tipos de hongos apoya la idea de que una simbiosis tripartita entre plantas, hongos y bacterias endosimbióticas podrían ser fundamental para facilitar la colonización de la tierra por plantas (Desirò *et al.* 2015), aunque aún no se han determinado los roles funcionales de las bacterias endosimbióticas. Es importante destacar que, para considerar las interacciones planta-micorriza-suelo, estas estrechas relaciones con las bacterias enfatizan la importancia potencial de los hongos micorrícicos para influir en las comunidades microbianas del suelo y los procesos resultantes del suelo, como se ve en relación con las bacterias de la hifosfera micorrícica como *Pseudomonas* y *Burkholderia* (Zhang *et al.* 2014, 2016).

Curiosidades. El estudio de Sälle *et al.* (2021) determinó que las especies de las antiguas familias Archaeosporaceae y Paraglomeraceae tendían a ser menos beneficiosas, en términos de estimulación del crecimiento de las plantas y absorción de nutrientes, que las especies de Glomeraceae, Entrophosporaceae y Diversisporaceae, que se consideran filogenéticamente más recientes que esas familias antiguas. Los niveles de colonización de raíces también dependieron de la familia de HMA. Por lo tanto, la antigüedad evolutiva de los HMAs puede ser decisiva para el vigor y, tal vez, la productividad de las plantas.

I.1.4. Historia de uso y descubrimiento de micorrizas

La historia de las micorrizas es igual de apasionante, diversa y extraordinaria que el estudio de las propiedades de las micorrizas. Existen varias revisiones sobre la historia de micorrizas, todas incompletas (probablemente sería muy difícil completarla totalmente). El material acumulado probablemente podría servir para la edición de un libro sobre la historia de micorrizas – el hecho que, espero, es de porvenir no muy lejano. Desde luego este no es el objetivo principal de esta introducción – hacer una descripción muy detallada de la historia de micorrizas, pero me gustaría puntuar sobre los datos más llamativos en el desarrollo de los conocimientos sobre las micorrizas para entender mejor de donde venimos en el uso e investigaciones de las micorrizas.

Historia antigua de las interacciones entre las micorrizas y ser humano

No hay ninguna duda que la evolución y el desarrollo del ser humano están intrínsecamente relacionados con las micorrizas debido a que la mayoría de las plantas que los humanos consumían como alimentos o utilizaban como herramientas y cobijos desde sus orígenes eran las plantas micorrícicas. Por ejemplo, Mercader (2009) estudió los gránulos de almidón en las superficies de herramientas de piedra de la Edad de Piedra Media de Mozambique y determinó que los primeros *Homo sapiens* desde hace 105.000 años consumían las plantas de sorgo (*Sorghum* spp.), palmera de Makalani (*Hyphaene petersiana*), falsa banana de Etiopía (*Ensete ventricosum*), patata africana (*Hypoxis* sp.), todas ellas son las formadoras de micorrizas arbusculares (Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2).

Hace 77.000 los humanos construyeron los lechos (o “las camas”) para dormir (Wadley et al. 2011) en un refugio rocoso en la provincia KwaZulu-Natal de Sudáfrica utilizando las plantas facultativamente micorrícicas arbusculares como las juncias (*Cladium mariscus*, *Scleria natalensis*, *Scleria melanomphala*) y los juncos (*Juncus* sp.) y las plantas predominantemente MAs como el membrillo de Cabo (*Cryptocarya woodii*) (Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2) que, además, contiene las sustancias para repeler mosquitos.

La primera evidencia de la agricultura en Oriente Medio (cerca del mar de Galilea, Israel) de hace 23.000 años (Snir et al. 2015) muestra que los humanos cultivaban cebada (*Hordeum spontaneum*), avena (*Avena barbata*, *Avena sterilis*), trigo farro o emmer (*Triticum dicoccoides*), almorta (*Lathyrus* sp.), lentejas (*Lens* sp.), guisante (*Pisum sativum* ssp. *humile*), veza (*Vicia palaestina*), todas estas plantas son micorrícicas arbusculares (Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2), acompañadas por las 13 especies de malas hierbas conocidas.

Garrard (1999) nombró más de 30 especies de las plantas alimenticias explotadas en Epipaleolítico y Neolítico (17.000-5.500 a.C) en el suroeste de Asia, de las cuales la inmensa mayoría eran micorrícicas arbusculares, una especie era ectomicorrícica (*Quercus* sp.) y una – no micorrícica, el lupino (*Lupinus* sp.). Las plantas micorrícicas arbusculares utilizadas en Epipaleolítico y Neolítico eran: escanda (*Triticum boeoticum*, *T. monococcum*), trigo farro o emmer (*Triticum dicoccoides*), trigo duro (*T. durum*), trigo harinero (*T. aestivum*), cebada de dos carreras (*Hordeum spontaneum*, *H. distichum*), cebada de seis carreras (*Hordeum vulgare*), centeno (*Secale montanum*, *S. cereale*), garbanzo (*Cicer reticulatum*, *C. arietinum*), almorta (*Lathyrus cicera*, *L. sativus*), lentejas (*Lens orientalis*, *L. culinaris*), guisante (*Pisum elatius*, *P. humile*, *P. sativum*), haba (*Vicia faba*), yero (*Vicia ervilia*), lino (*Linum bienne*, *L. usitatissimum*), almendro (*Amygdalus* sp.), lodón o alméz (*Celtis australis*), algarrobo (*Ceratonia siliqua*), cornejo macho (*Cornus mas*), espino o majuelo (*Crataegus* sp.), higuera (*Ficus carica*), nogal común (*Juglans regia*), olivo (*Olea europaea*), pistachero (*Pistacia atlantica*), cerezo, ciruelo (*Prunus* sp.), peral (*Pyrus* sp.), frambuesa, zarzamora (*Rubus* sp.), vid (*Vitis sylvestris*), espina santa o sidr (*Ziziphus spina-christi*) (Garrard 1999; Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2) y una especie era facultativamente micorrícica arbuscular – la alcaparra (*Capparis* sp.).

Entre hace 12.000-10.000 años en las montañas de Zagros en Irán existía una serie de las especies domesticadas (Riehl et al. 2013), como cebada (*Hordeum spontaneum*), trigo (*Triticum* spp.), trigo bastardo (*Aegilops* spp.), lentejas (*Lens* sp.), fenogreco (*Trigonella* sp.), almorta (*Lathyrus* sp.) - todas estas plantas son micorrícicas arbusculares (Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2), acompañadas por una serie de malas hierbas conocidas (Riehl et al. 2013).

El estiércol, que se combina bien con las micorrizas arbusculares en los cultivos agrícolas (Cavagnaro 2015), fue utilizado en Europa desde hace 8.000 años (Bogaard et al. 2013) para fertilizar trigo (*Triticum aestivum/durum*), cebada (*Hordeum vulgare*), escanda (*Triticum monococcum*), emmer (*Triticum dicoccum*), lentejas (*Lens culinaris*) y guisante (*Pisum sativum*), siendo todas estas plantas micorrícicas arbusculares (Soudzilovskaia et al. 2020, Tabla S2).

La primera evidencia del uso de trufas del desierto (Ascomycetes hipogeos), que han nutrido a las poblaciones de las zonas áridas y semiáridas del mundo a lo largo de la historia, se encuentra entre los registros más antiguos de la cultura humana (Shavit 2014).

Las trufas del desierto son Ascomycetes hipogeos que crecen en áreas áridas y semiáridas en todos los continentes excepto en la Antártida (Kagan-Zur 2001). Las trufas del desierto con la historia de uso más larga registrada

son las especies de *Terfezia* y *Tirmania*, que son populares principalmente en el Medio Oriente, la cuenca del Mediterráneo y el norte de África (Diez *et al.* 2002; Kagan-Zur 2001). Estas trufas del desierto forman micorrizas en las raíces de las plantas de la familia Cistaceae (Kagan-Zur 2001).

La sociedad más antigua con una historia registrada de uso de trufas del desierto es la de los amorreos de la Edad de Bronce (Shavit 2014). Los amorreos eran pueblos pastorales, nómadas y semíticos, llegaron al área del Éufrates medio (principalmente en la actual Siria) en el tercer milenio a.C. (Lönnqvist 2008; Gottlieb *et al.* 1998). Estos nómadas chocaron con los mesopotámicos, pero gradualmente se establecieron y construyeron un imperio poderoso y duradero (Gottlieb *et al.* 1998). La evidencia de que los amorreos tenían una cultura de la trufa del desierto bien establecida se encuentra en el cuneiforme del segundo milenio a.C. del himno mitopoético sumerio, "*Las bodas de Mart'u*", que describe la fase de integración de los amorreos nómadas en la sociedad sumeria (Sasson 2004; Chiera 1934). El poema está escrito en acadio, un idioma semítico similar al árabe, hebreo y arameo. En el poema, los sumerios describen a los amorreos como un pueblo primitivo que vive en tiendas con corrientes de aire, se visten con pieles, se olvidan de enterrar a sus muertos, comen carne cruda y "*... cavan trufas en las colinas*" (Chiera 1934).

Las trufas del desierto se encontraban entre los alimentos gourmet que se servían a los faraones egipcios (Trappe 1990). En la Biblia se pueden encontrar mejores descripciones del tipo de trufas del desierto que los faraones de Egipto pudieron haber consumido, junto con una versión antigua de las preparaciones de trufas tradicionales que aún son populares en el norte de África y Oriente Medio (Pegler 2002; Shavit & Volk 2007). Dos libros de la Biblia, *Éxodo* (16) y *Números* (11: 7–9), describen la comida diaria que Dios proporcionaría a los israelitas en el desierto. *La carne de cada día*, en forma de codorniz, volaba a su campamento al anochecer, y *el pan de cada día* se encontraba en el suelo del desierto tan pronto como subiera el rocío de la mañana. Si no fuera por una interpretación que se insertó artificialmente en la traducción del texto original, *el pan de cada día* de los israelitas se habría conocido como *trufas del desierto* y no como *maná* (Brueggemann 1999; Bradlaugh 2011; Shavit & Volk 2007; Shavit 2014).

Éxodo (capítulo 12) cuenta que los israelitas escaparon durante la Pascua (primavera) al desierto a orillas del mar (La Santa Biblia 1989). Esto coincide con dos fenómenos primaverales relevantes: la llegada de la codorniz migratoria y la fructificación de las trufas del desierto (Feeney 2002; El-Din 2005). La caza de codornices migratorias sigue siendo popular a lo largo de las costas mediterráneas del desierto egipcio (El-Din 2005). También lo es la recolección de trufas del desierto, aunque a una escala mucho menor debido a la pérdida de los hábitats de trufas del desierto durante el siglo pasado (Feeney 2002; Morte *et al.* 2008). Un joven cazador de pájaros y recolector de trufas beduino describió cómo aprendió a cazar con su padre, diciendo: "*Al mismo tiempo que cazamos pájaros y gacelas, recogíamos una canasta de terfas [terfesias] y las asábamos en las cenizas de nuestras hogueras de café nocturnas*" (Feeney 2002).

Curiosamente, en adición a las posibles alusiones bíblicas sobre *el pan de cada día* – regalo de Dios, el profeta del Islam Mahoma (siglo VII) se refirió a las trufas del desierto como un regalo de Dios o maná (The Holy Qur'ān 2017; Shavit 2014) y, según el libro *Sahih Muslim* (2007), dijo a sus seguidores: "*Las trufas son maná que Allah el Glorioso y Exaltado envió sobre el pueblo de Israel, y su jugo es una medicina para los ojos*". Este sentimiento es compartido por los khoisans (joisáns) en Namibia que piensan en las trufas del desierto como un regalo dado por Dios del suelo (Mshigeni 2001). En la literatura religiosa judía, hay numerosas discusiones sobre el tipo de bendición que se le debe dar a Dios por la creación de las trufas del desierto (Shavit & Volk 2007; Shemesh 2010). Una historia del siglo I a.C. del área de Jerusalén que involucra al legendario Honi (Onias) *el Hacedor de la lluvia* ilustra la creencia de que las trufas se consideraban un regalo divino (Shavit & Volk 2007; Shemesh 2010; Eisenman 1990).

Las estructuras micorrícicas eran conocidas por los griegos del siglo IV a.C. – Teofrasto de Eresus (371-287 a.C.), conocido como el padre de la botánica, en su libro *Historia plantarum* ["Historia de las Plantas"] (Teofrasto 1988) habla de hongos que crecen sobre o junto a las raíces de los robles, así como de otros árboles (Libro III, Capítulo 7), la criadilla de tierra (*Tuber cibarium*; Libro I, Capítulo 1) y la trufa de verano (*Tuber aestivum*; Libro I, Capítulo 6). Teofrasto colocó tanto hongos como trufas en el departamento de plantas sin raíces (Helttula 1996). Teofrasto calificó a la trufa como un fenómeno natural de gran complejidad, debido a su misteriosa aparición dentro del suelo sin partes esenciales de la planta, como raíces, tallos, ramas, hojas, frutos, fibras o venas. (Ainsworth 1976 sobre Theophrastus HP Libro I, Capítulo 6). Sin embargo, Teofrasto también escribió sobre la creencia común de que las trufas se pueden cultivar a partir de semillas que se transportan en el suelo que es derribado cada año por los ríos crecientes y depositado en sus orillas, donde luego se recolectan las trufas (Athenaeus 2008).

En "*Historia de las Plantas*" de Teofrasto (1988, según la traducción de Díaz-Regañón López) del siglo IV a.C. leemos: "Porque los hongos que salen en las raíces [del roble] o al lado de ellas son también comunes a otros árboles" (Libro III, Capítulo 7). Teofrasto (al nacer recibió el nombre "Tirtamo", y luego Aristóteles empezó a llamarle Teofrasto «por lo divino de su elocución» mostrando así su afecto a su discípulo; Teofrasto 1988) puede haber estado caminando en un bosque y haber observado los esporóforos de hongos ectomicorrícicos que parece haber rastreado hasta las raíces

de los árboles (Kelley 1950). Aunque Teofrasto considera a las trufas como las plantas, pero él distingue las hifas de los hongos ectomicorrícicos como algo que no es la raíz, pero un órgano con una función similar a la raíz. Este hecho se aprecia en una serie de las citas de Teofrasto (1988): “Pero hay plantas que difieren entre sí por sus características, pues no todas tienen raíz ni tallo ni ramas principales, ni ramas secundarias, ni hojas, ni flor, ni fruto ni tampoco corteza o corazón, fibras o venas, como, por ejemplo, el hongo o la criadilla de tierra [*Tuber cibarium*], que, sin embargo, tienen la naturaleza de las plantas” (Libro I, Capítulo I). “... algunas [plantas] carecen de raíces, como la criadilla de tierra [*Tuber cibarium*], la seta, el pedo de lobo [*Langermannia (Calvatia) gigantea*, hongo saprotrófico] y la trufa de verano [*Tuber aestivum*]” (Libro I, Capítulo 6). “... no es correcto llamar raíz a todo lo que es subterráneo, pues el tallo del guitarrillo, el de la cebolla y, en general, cuanto está subterráneo, serían raíz y, en consecuencia, lo sería la trufa o criadilla de tierra [*Tuber cibarium*], ... y todas las demás plantas subterráneas. Ninguna de las cuales es raíz. Pues es menester definir a ésta atendiendo no a su posición, sino a su función natural.” (Libro I, Capítulo 6).

Plinio el Viejo (23-79 EC), en su influyente obra *Naturalis Historia*, siguió a Teofrasto y consideró a las trufas como una gran maravilla de la naturaleza (Ramsbottom 1953). Con respecto al origen de la trufa (tubera), Plinio escribió que “entre las cosas más maravillosas está el hecho de que cualquier cosa puede brotar y vivir sin raíz” (*Nat. Hist.* 19.3 en Ramsbottom 1953).

Los animados debates sobre el origen y la naturaleza de las trufas del desierto, algunos haciéndose eco de las ideas de Teofrasto y Plinio, tuvieron lugar en Galilea en el primer siglo (Shemesh 2010; Shavit 2008). Estos debates se registran en *Mishna* (la colección de tratados de la Ley Oral Judía codificada sistemáticamente), así como en los *Talmuds* de Jerusalén y Babilonia (compilados y finalmente sellados en los siglos IV y VI, respectivamente) (Shemesh 2010; Shavit & Volk 2007). En estas deliberaciones, los rabinos eruditos llegaron a la conclusión de que las trufas no crecían a partir de semillas o raíces ni con el alimento del suelo. Más bien, las trufas “se materializaron en su forma final en una noche, anchas y redondas como albóndigas, y el suelo finalmente las escupió” (Talmud Jerusalem; Talmud Babylonian según Shavit 2014; Shemesh 2010; Shavit 2008). Probablemente, sin relación con las creencias griegas o judías, los términos vernáculos en China reflejan una confusión similar con respecto a los hongos tuberosos, como es evidente en el nombre *wu-niang teng* (planta sin madre) que se le da a una trufa del bosque (Hall *et al.* 2007).

La popularidad de las trufas del desierto en el mundo antiguo alcanzó su cúspide en la Roma imperial. Las trufas del desierto se convirtieron en un manjar gourmet caro, de élite (Helttula 1996). Los emperadores romanos eran bien conocidos por su comida lujosa y su amor por las trufas, y hay registros de grandes cantidades de trufas vendidas en los mercados romanos (Shavit 2014). Su popularidad y alto precio finalmente hicieron que el emperador Diocleciano incluyera las trufas entre los productos alimenticios sujetos a controles de precios (Faas 2003; Helttula 1996).

Los pueblos nómadas del Kalahari en el sur de África probablemente han usado trufas del desierto durante milenios (Trappe 1990). Los primeros documentos que registran el uso de trufas para la alimentación se remontan a 300 años antes de Cristo. para las cunas de la civilización del norte de África (Chatin 1984; Mattiolo 1922; Pagnol 1973; Rayss 1959; Tulasne y Tulasne 1851).

Los beduinos tienen la historia más larga registrada de uso de trufas del desierto y han demostrado una rica cultura de su uso (Mandaville 2011; Shavit 2008). Mandaville (2011), quien documentó la etnobotánica beduina en Arabia Saudita durante décadas, afirma que “sin duda, la planta alimenticia silvestre más importante para los beduinos ha sido la trufa del desierto”.

Los khoisans del Kalahari (Trappe *et al.* 2008b) y los aborígenes de Australia (Trappe *et al.* 2008a) también han tenido una historia larga, aunque en su mayoría no registrada, del uso de trufas del desierto. Los viajeros a lo largo de la historia han registrado los usos culinarios, medicinales y artísticos de las trufas del desierto entre las comunidades locales por las que pasaron, observando que las trufas del desierto a menudo han sido un alimento de supervivencia para estas comunidades (Shavit 2014).

Las trufas del desierto con mayor historial de uso son las especies de *Tirmania* y *Terfezia*. Los esfuerzos para cultivarlas en sus hábitats de crecimiento pueden ralentizar la desaparición de las trufas del desierto en la naturaleza, ofrecer incentivos económicos locales y proteger la cultura de la trufa del desierto entre los pueblos indígenas (Shavit 2014).

Heim y Wasson (1958) informaron sobre el uso ceremonial de *Elaphomyces* spp. por los pueblos de nahuas de Mesoamérica. Uno o más especímenes de *Elaphomyces* ocupan típicamente el centro del escenario durante el ritual, generalmente en el altar o en una estera para dormir en el suelo. Al final de la ceremonia, todos comen “el gran mundo”, como lo llaman a *Elaphomyces* (Guzman 2008b). *Elaphomyces* se ha utilizado como afrodisíaco en Europa (Hawker 1954). Los hongos ectomicorrícicos de los géneros *Amanita*, *Boletus*, *Lactarius*, *Lycoperdon*, *Suillus* se utilizan desde hace mucho tiempo en México por al menos 10 grupos étnicos indígenas para propósitos alimentarios y medicinales

Las orquídeas, probables hospedadoras de las micorrizas orquidoides, se pueden encontrar en libros chinos antiguos como Shih Ching (*El libro de las canciones*) y Li Chi (*El libro de los ritos*). El *Libro de los Cantares* se remonta a los siglos VI-X a. C., o hace 2500-3000 años (Chen & Tang 1982).

Micorrizas – siglos XVIII-XIX hasta el descubrimiento de A.B. Frank

Johann Jacob Dillenius (Dilleni 1719), el botánico británico de origen alemán, en 1719 describió varias setas de los géneros ectomicorrícicos *Amanita* y *Boletus*. La tercera edición del libro *Synopsis methodica stirpium britannicarum* del naturalista inglés John Ray editado por Dillenius en 1724 también describe los hongos *Amanita* y *Boletus* (Raii 1724).

Trappe y Berch (1985) indican que las estructuras de probable origen micorrícico se describieron esquemáticamente a partir de las raíces, quizás primero por Meyen (1829), aunque hay suposiciones de que él simplemente describió los nódulos del aliso. Meyen (1829) en un breve artículo llamó la atención sobre las estructuras peculiares que encontró en las raíces de las hayas, que creía que eran el comienzo de las plantas parásitas. Quizás fueran micorrizas, quizás no. Pero se estaba prestando atención a las estructuras de las raíces y poco a poco incrementaba el conocimiento (Kelley 1950).

Moris (1829) fue el primero en describir una especie de *Terfezia* (como *Tuber arenarium* Moris) en Cerdeña, luego re combinada como *Terfezia arenaria* ((Moris) Trappe). El género *Terfezia* (Tul. & Tul.) Tul. & Tul. (Ascomycotina) fue establecido por Tulasne y Tulasne (1851) a partir del rango de subsección dentro del género *Choiromyces* que habían descrito anteriormente (Tulasne & Tulasne 1845).

En 1831 Vittadini publicó sus observaciones sobre la manera en que diferentes especies de trufas (hongos comestibles de gran importancia económica en Europa, que pertenecen a los géneros *Elaphomyces* y *Tuber*; reino Fungi, clase Ascomycetes), se asociaban con las raíces de algunas especies de encinas (*Quercus* sp.) y otras plantas vasculares.

En 1837 Link afirmó que la mayoría de las raíces se forman en humus.

La primera ilustración de una micorriza, como ocurre con una ectomicorriza, apareció impresa en 1840 en "Historia natural completa de las plantas forestales cultivadas de Alemania" de Theodor Hartig. En la Lámina 18, Figura 9, Hartig (1840) ilustra una sección longitudinal de una ectomicorriza de pino, pero la leyenda indica que no reconoció el componente fúngico por lo que era, refiriéndose a su manto fúngico claramente dibujado como un "peridermo persistente". y la red intercelular de hongos como "una estructura de pared peculiar". Las ilustraciones de Theodor Hartig son esquemáticas y no particularmente elegantes, sus descripciones son breves e incompletas y su interpretación es incorrecta. No obstante, fue el primero en observar y reportar el manto ectomicorrízico y la "red Hartig" intercelular (Trappe & Berch 1985), un logro que otros trabajadores pasaron por alto hasta que su hijo, Robert Hartig, también un botánico respetado, lo resucitó en 1886.

En 1841 Tulasne y Tulasne describieron cómo las hifas (filamentos tubulares que son la base estructural de los hongos) del hongo *Elaphomyces* se asocian a las pequeñas raíces secundarias de ciertos árboles, envolviéndolas completamente. Sin embargo, estas observaciones fueron interpretadas como una forma de parasitismo, pues aún no se tenía idea alguna del proceso ni su función. En 1842 Vittadini citó nuevamente esta asociación, pero ahora mencionó que estas pequeñas raíces eran nutridas por las hifas del hongo *Elaphomyces*. Posteriormente se presentaron algunos reportes más detallados como los de Hartig (1847), Boudier (1876), Reess (1880) y Gibelli (1882), que confirman que desde esa época se realizaron las primeras observaciones de micorrizas y, aunque aún no se acuñaba el término, ya empezaba a formarse cierta idea del sentido de esta asociación.

Tulasne en 1841 observó que las raíces de los árboles se encontraban frecuentemente rodeadas de micelio del hongo de la trufa; mientras que Gasparini en 1856 afirmó que encontró un manto de los hongos en las raíces de castaño, avellano y pino. Los pelos radicales se consideraban tan inevitablemente presentes en las raíces que era una herejía hablar de cualquier otra cosa (Kelley 1950), por lo que Schacht en 1854 declaró con cautela que, mientras que los pelos radicales están presentes en los árboles como el roble y el haya, eran menos abundantes en los pinos y abetos. Schwarz (1883) presentó una lista de coníferas en las que faltaban los pelos radicales.

Solms-Laubach en 1868 hizo un claro reconocimiento de los hongos saprófitos como distintos de los hongos parásitos. Que el hongo de la raíz era un parásito inofensivo era la opinión de Resa, expresada en 1878; y Gibelli en 1873 tenían la misma opinión. Pero Reess (1880) cuestionó si el hongo era un parásito en la raíz del árbol o un saprófito en el humus del suelo.

Con una suposición perspicaz Pfeffer en 1877 llegó a la conclusión de que los saprófitos realmente utilizan los materiales del humus. Sin evidencia experimental, infirió que los hongos micorrícicos obtuvieron material nutritivo del humus y lo transfirieron a la planta huésped que, por sí misma, era incapaz de utilizar los materiales del humus que de otro modo no estaban disponibles. Al mismo tiempo, Pfeffer se dio cuenta de que el hongo era esencialmente un parásito que no era más que controlado por la planta huésped. Dado que la imagen de la micotrofia presentada por

Pfeffer es tan cercana al fenómeno real, tal vez se le pueda considerar *el verdadero descubridor de la micorriza* (Kelley 1950).

Albert Bernhard Frank (1877) presentó de manera mucho más convincente un concepto similar para la asociación hongo-alga de líquenes crustosos. Frank propuso el término "simbiotismo", es decir, una convivencia en la que ambos organismos se benefician de una relación equilibrada. Este término fue adoptado más tarde (como "simbiosis") y elaborado por de Bary (1879), de quien a menudo se piensa que fue su creador.

Albert Bernhard Frank – autor de la palabra “micorriza”

A principios de la década de 1880, al distinguido patólogo forestal alemán A. B. Frank se le encomendó la difícil tarea de realizar un estudio que lo llevara a encontrar la manera de incrementar la producción del *diamante de la cocina* - las trufas en los bosques de Prusia (Frank 1885). Desafortunadamente para quienes gustan de las trufas, el profesor Frank no tuvo éxito en la misión, aunque por otro lado realizó una importante aportación al describir correctamente por primera vez la estructura esencial y el funcionamiento de la interesante relación entre “una especie de hongo y la raíz de un árbol”, la cual denominó *mykorrhiza*, que en griego significa “hongo-raíz”. Cabe destacar que el hongo asociado no es patógeno; es decir, no causa daño a la raíz.

Aunque Albert B. Frank no fue el primero en estudiar las micorrizas, sí fue uno de los primeros científicos en caracterizarlas como otro caso de simbiosis. Dichas interpretaciones fueron sometidas a debates y controversias por más de 40 años en diferentes comunidades científicas, encabezadas por científicos como Hartig, Boudier y Gibelli; sin embargo, los argumentos, descripciones, observaciones y experimentaciones llevadas a cabo por este científico salieron triunfantes (Trappe 2005).

Comenzó como una exploración de la posibilidad de cultivar trufas en Prusia. Rápidamente se convirtió en una teoría revolucionaria de la nutrición de los árboles a través de la simbiosis entre los hongos y las raíces de los árboles en un solo órgano llamado recientemente "micorrizas". El profesor Albert Bernhard Frank combinó estudios morfológicos cuidadosos de las raicillas alimentadoras de varios árboles con amplias observaciones ecológicas para formular hipótesis que pusieron de cabeza la sabiduría botánica convencional de la época (Frank 1885a).

Considero oportuno citar las reflexiones de Frank (1885a) para mostrar la belleza de sus razonamientos teniendo en cuenta la escasa información que poseía sobre el tema y la novedad del concepto para aquella época:

“... determinadas especies de árboles, sobre todo las Cupuliferae, muy regularmente no se alimentan independientemente en el suelo, sino que establecen una simbiosis con un micelio fúngico en todo el sistema de raíces; este micelio realiza una función de humedad y asume toda la nutrición del árbol del suelo. Por sorprendente que parezca esta proposición, ahora se puede considerar que tiene una base sólida a través del alcance de mis investigaciones.

Cuando uno examina las raíces alimentadoras que crecen en el suelo – las últimas ramas del sistema de raíces que representan los órganos reales de absorción de nutrientes – de cualquiera de nuestros robles nativos, hayas, carpe, avellanos o castaños, se hace evidente que generalmente están compuestos de dos elementos heterogéneos: un núcleo, que representa la raíz real del árbol, y una corteza unida orgánicamente que consta de hifas de hongos. Este manto de hongos encierra completamente la raíz, incluso formando una cubierta continua sobre la punta de crecimiento; crece junto con la punta de la raíz y se comporta en todos los aspectos como un tejido periférico orgánicamente unido que pertenece a la raíz. **Toda la estructura no es la raíz de un árbol ni un hongo solo, sino que se asemeja al liquen talo, una unión de dos seres diferentes en un solo órgano morfológico; se puede designar adecuadamente como " hongo-raíz" o "micorriza".**

...Las raíces de los siguientes árboles muestran una colonización fúngica esencialmente constante del tipo descrito anteriormente: *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Quercus pedunculata* y *sessiliflora*, *Castanea vesca* de ejemplos del Rheinland, así como del Jardín Botánico de Berlín, y el *Quercus rubra* americano del jardín botánico local. Según esos resultados, se puede afirmar que los hongos de la raíz son una característica especial de todas las Cupuliferae.

... *Salix viminalis*, *caprea* y *aurita*, así como *Populus tremula*, originarios de muchos sitios, fueron colonizados por hongos en diversos grados, aunque no fue evidente colonización en otros sitios. Encontré que las raíces de *Taxus baccata*, *Juniperus communis* y *Larix europaea* en las cercanías de Berlín estaban libres de hongos, y las de pino, abeto y abeto blanco cerca de Berlín estaban colonizadas en su mayoría, pero no en todas partes, de la manera típica.

... Las micorrizas ocurrieron en todas las regiones, y no se encontraron las Cupuliferae libres de hongos de raíces.

... Concluimos de todo eso, que **el hongo de la raíz, al menos en el estado micelial, no puede infligir absolutamente ninguna desventaja en el árbol.**

... El hongo absorbe los minerales del suelo no solo por su propia nutrición sino también por la del árbol, por lo que debemos considerar que **el hongo de la raíz es el único órgano para la absorción de agua y nutrientes del suelo por los robles, hayas, etc.**; funciona con respecto a esta nutrición como la nodriza del árbol” (Frank 1885a).

Uno debe darse cuenta de los antecedentes científicos en el momento en que publicó Frank. La investigación agrícola, que proporcionó un corpus organizado de conocimientos sobre nutrición vegetal, ha sido engendrada especialmente por Sprengel (1828; 1831; 1832; 1837; 1838; 1839; 1844; 1847-1852) y Liebig (1840; 1843; 1846; 1855; 1876) en Alemania y por Lawes y Gilbert (1851; 1859; 1861; 1863; 1864; 1873; 1880; 1882; 1884; 1885) en Inglaterra.

Se había subrayado la importancia del nitrógeno para el crecimiento de las plantas y se había confirmado la salida de las leguminosas de la dependencia esperada de compuestos nitrogenados. Fue explicado por Hellriegel y Wilfarth en 1888 y por Lawes y Gilbert en 1889, coincidiendo en el mismo año 1888 con el aislamiento de *Bacillus radicola* por Beijerinck. Las asociaciones entre algas y hongos en los líquenes habían sido confirmadas por Schwendener en 1868; y en 1879 de Bary había introducido el término simbiosis. Sus contribuciones fueron muy previsoras, ya que percibió claramente la gradación entre saprófitos, parásitos necrotróficos, parásitos biotróficos y simbioses mutualistas que tenemos hoy. Era bien sabido que los hongos, hongos venenosos y trufas tendían a estar asociados con árboles particulares en hábitats naturales y, por lo tanto, debido a la importancia económica de las trufas, se financiaba la investigación para proporcionar una explicación. Frank, fisiólogo vegetal y forestal, se embarcó en sus importantes investigaciones porque el Departamento Forestal del Estado alemán deseaba saber si se podía incrementar la producción de trufas.

Había sospechas que el micelio de las trufas era un parásito de las raíces de los árboles. Frank descubrió una asociación regular del tejido fúngico (el manto) con los tejidos de las raíces de los árboles y lo describió enfatizando su similitud con el talo de líquen. Su artículo de 1885 fue el primer informe general de micorrizas. Reconoció que la infección estaba muy extendida entre las especies de árboles, *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Castania*, *Betula*, *Salix*, *Tilia*, *Pinus*, *Abies*, *Picea*, etc., pero describió las hierbas del bosque como carentes de micorrizas, porque sus raíces carecían de manto fúngico. Dos años más tarde, Frank (1887) reconoció que muchas especies, especialmente Orchidaceae y Ericaceae, también algunos árboles, por ejemplo, *Fraxinus*, *Acer*, *Platanus* y *Taxus* - se infectaron de una manera diferente. Distinguió dos tipos de micorrizas, ectotróficas y endotróficas. La micorriza arbuscular, fue descrita por Schlicht (1889), en muchas angiospermas.

El trabajo de Frank enfatizó los siguientes puntos. Las raicillas estaban completamente cubiertas por un manto de tejido fúngico desde el cual las hifas pasaban hacia adentro entre las células y hacia el suelo. La red en la corteza, ahora llamada red Hartig, había sido descrita anteriormente por Theodore Hartig en 1840, sin darse cuenta de que las hebras eran fúngicas. Frank describió que las raíces infectadas tenían forma y ramificación de tipo coraloide, y carecían de pelos radicales. Los árboles se infectaron durante su primer año y permanecieron así durante toda la vida. Hubo variación en la intensidad de la infección según las condiciones del suelo, pero en las capas húmicas del bosque se encontraban densamente colonizadas. Frank (1894) mostró con unos experimentos que la infección por micorrizas era una simbiosis beneficiosa entre el árbol y el hongo sugirió que podría presentar interés para la silvicultura.

Frank no estuvo solo ni fue el primero en observar micorrizas, o más específicamente lo que más tarde se denominó "ectomicorrizas" (Peyronel *et al.* 1969). Lo que lo distingue fue el cuidado que ejerció en su investigación y la profundidad y percepción de sus interpretaciones. Dejó que los hechos lo llevaran a conclusiones lógicas, a pesar de que iban en contra del pensamiento convencional. Pasaron cincuenta años antes de que algunas de sus hipótesis fueran probadas y confirmadas de manera convincente. Frank elaboró sus hipótesis originales en artículos posteriores (Frank 1885b, c, 1887b, 1888, 1889, 1891, 1892, 1894). Estudió una serie de fenómenos simbióticos: líquenes y nódulos de raíces de leguminosas y alisos (Frank 1879, 1887a) además de las micorrizas. Pero incluso antes de su artículo histórico de 1885, Frank (1877) había abrazado la idea de Schwendener (1869) de una asociación de hongos con algas en líquenes y acuñó el término "simbiotismo" para eso. Posteriormente, el concepto fue adoptado como "simbiosis" por De Bary (1879), a quien a menudo se le atribuye el mérito de haberlo creado.

El hito más importante en la historia de investigaciones sobre la micorriza fue su descripción, interpretación y denominación realizados por A. B. Frank (1885). El elemento clave es el nombramiento del término "micorriza", ya que otros habían descrito e interpretado el fenómeno anteriormente. Sin embargo, ninguna de esas interpretaciones se acercó a la de Frank por su evidencia, razonamiento y presciencia (Trappe & Berch 1985).

Los primeros trabajos de Frank y los siguientes dieron lugar a un animado debate entre los botánicos sobre a quién se le debería atribuir el descubrimiento de las micorrizas. Los dos principales contendientes fueron Frank y F. Kamienski, cuyo trabajo en Polonia se había publicado antes que el de Frank, pero era mucho más limitado en su alcance e interpretación (Kamienski 1881, 1882). Incluso al afirmar su pretensión de prioridad de descubrimiento, Kamienski

(1886) aceptó la terminología de Frank. A los primeros contribuyentes se les podría atribuir lo que ahora sabemos que son buenas descripciones morfológicas de varios tipos de micorrizas, y algunos incluso desafiaron la sabiduría convencional para plantear la hipótesis de que esta colonización fúngica era beneficiosa para el huésped en lugar de patógena (Trappe & Berch 1985).

El término de Frank "micorrizas endotróficas" cubría una gama de fenómenos dispares desde las micorrizas arbusculares hasta las micorrizas orquidoides y ericoides, así como las infecciones radicales generalizadas, pero poco conocidas de helechos y hepáticas (muchas de ellas eran de la micorriza arbuscular). Hasta cierto punto, todos estos estudios siguen inevitablemente una progresión lógica de descriptivos a ecológicos, a experimentales (aislamiento de los hongos y estudio de sus efectos sobre el huésped) y finalmente fisiológicos (estudio del mecanismo de tales efectos y de la fisiología de los hongos). Si se construye una tabla que muestre este desarrollo de las investigaciones para los diversos tipos de endomicorrizas entre 1885 y la década de 1950, se hace evidente que la antigüedad en los estudios de endomicorrizas se puede reclamar con justicia para las orquídeas (Mosse 1985).

Afirmaciones contradictorias del descubrimiento. Inmediatamente después de la publicación de la obra de época de Frank hubo una ráfaga de artículos bastante entretenida. Algunas personas deseaban llamar la atención sobre su propio trabajo, publicado antes que el de Frank, mientras que otros deseaban que el mundo supiera que a menudo habían visto exactamente lo que Frank había descrito (Kelley 1950). Varios insistieron en las afirmaciones de Kamienski como descubridor de la micorriza, pero al leer su artículo de 1884 solo encontramos esta vaga afirmación: "Supongo, además, sin poder confirmarlo, que el hongo que crece en *Monotropa* es el mismo que vive parasitariamente en raíces de coníferas y otros árboles. Este hongo deforma la raíz y ocasiona su dicotomía. En efecto, he encontrado, entre las raíces de *Monotropa*, una gran cantidad de otras raíces muy finas, deformadas y pertenecientes a árboles que creció por todas partes: estaban tan entrelazados que el micelio que los palmeó al tocarlos podría decirse que está entremezclado".

Antagonistas de Frank. También hubo un esfuerzo persistente para etiquetar los hongos micorrícicos como meros parásitos inofensivos como los hongos de las manchas foliares. Robert Hartig fue un oponente particularmente activo de Frank; y los puntos de vista de Hartig fueron sostenidos en años posteriores por el estadounidense McDougall. Frank dedicó poco tiempo a avanzar en el estudio de las micorrizas porque recurrió a otros estudios, pero de vez en cuando regresó a la defensa de su hipótesis de la micotrofia. Al principio pensó que los hongos micorrícicos se preocupan especialmente por la nutrición de nitrógeno de la planta superior, trayendo sales de nitrógeno a la micorriza. Pero más tarde enseñó que la planta superior es en realidad un parásito del hongo, que lo atrae hacia la raíz, lo cuida y finalmente lo devora (Kelley 1950).

Las implicaciones de los descubrimientos e interpretaciones de Frank para la teoría evolutiva y la genética y la ecología de plantas y hongos son verdaderamente revolucionarias. Desafían el concepto darwiniano de que la evolución procede estrictamente de la lucha competitiva (Margulis & Fester 1991; Sapp 1994; Speidel 2000; Ryan 2002; Bronstein 2003). Ryan (2002) lo expresó en referencia al logro de Frank, "La cooperación íntima entre formas de vida completamente diferentes (plantas y hongos) no solo es un fenómeno biológico asombroso sino también un factor de vital importancia en la diversidad de la vida vegetal en la tierra. Debería haber sido de enorme interés para los teóricos de la evolución, pero pocos científicos estaban prestando atención. En esos años de formación a fines del siglo XIX, cuando los principios fundamentales de la biología se imponían en los laboratorios de todo el mundo, la evolución darwiniana ocupó un lugar central. Y mientras el darwinismo, con su énfasis en la lucha competitiva, prosperaba, la simbiosis, su alter ego cooperativo, languidecía en las sombras, ridiculizada o descartada como una novedad".

Las teorías de Frank alteraron profundamente nuestra comprensión de cómo operan los ecosistemas (Trappe 2005). Muchos investigadores de micorrizas han publicado artículos perspicaces sobre la importancia de las micorrizas para fenómenos ecológicos como la sucesión y la competencia, pero evidentemente la predicación ha sido atendida principalmente por los ya convertidos, es decir, otros investigadores de micorrizas. La reticencia de muchos evolucionistas, ecologistas, agrónomos y forestales a considerar la importancia del ecosistema subterráneo se está desvaneciendo: lo que se ve por encima del cuello de la raíz es una función de lo que sucede debajo de él, un hecho que no puede ser ignorado racionalmente. El paso glacial al que se ha reconocido el logro de Frank es en sí mismo un fenómeno que merece un estudio histórico, psicológico y sociológico (Trappe 2005).

Si Frank estuviera aquí hoy, vería que sus descubrimientos y teorías sobre la simbiosis han influido profundamente en el pensamiento en una amplia gama de esfuerzos científicos. Él podría sorprenderse al saber que sus ideas se encuentran incluso entre los progenitores de conceptos recientes e innovadores de interacciones sociopolíticas en las sociedades humanas (Van Loon 2000).

Dando nombres a la micorriza

Por importante que parezca ahora, el artículo de Pfeffer (1877) atrajo poca atención y no fue hasta 1885 que la atención mundial se centró de repente en las raíces de los hongos. El motivo por el que la disertación de Albert Bernhard Frank "*Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch unterirdische Pilze*" debería haber tenido un efecto tan profundo es para que otros lo determinen: basta decir que el estudio moderno de micorrizas data de este artículo (Kelley 1950). En él, Frank había inventado y definido el término con estas palabras en alemán: "Der ganze Körper ist also weder Baumwurzel noch Pilz allein, sondern ähnlich der Thallus der Flechten, eine Vereinigung zweier verschiedener Wesen zu einem einheitlichen morphologischen Organ, welches vielleicht passend als Pilzwurzel, Mycorrhiza, bezeichnet werden kann." ["**El cuerpo entero no es ni la raíz de un árbol ni un hongo solo, sino, más bien como el talo de los líquenes, una unión de dos seres diferentes en un órgano morfológico unificado, al que tal vez se pueda referir apropiadamente como hongo-raíz, la micorriza**"].

Frank (1885) le dio el nombre de "micorriza" a la asociación peculiar entre las raíces de los árboles y los hongos ectomicorrícicos. Kelley (1931; 1950) ofreció una discusión exhaustiva de la derivación de la palabra "micorriza", incluida la incorporación de la segunda "r". En otra publicación, Frank (1887) reconoció una distinción entre micorrizas ectotróficas y endotróficas, que incluía en ese momento solo micorrizas ericóides y orquídeas. El nombre de la simbiosis micorrícica arbuscular ha cambiado a lo largo de los años. La simbiosis una vez fue llamada frecuentemente "endomicorriza ficomicetosa" para distinguirla de las simbiosis endomicorrícicas formadas entre miembros de las Ericaceae u Orchidaceae y hongos superiores. El nombre "ficomiceto" (del griego *φύκος* – 'alga'; y *μύκητες* – 'hongos'; un taxón polifilético obsoleto para ciertos hongos con hifas aseptadas), sin embargo, ya no tiene ningún significado sistemático (Koide & Mosse 2004). Como se mencionó anteriormente, Janse (1897) llamó a las esporas intramatriciales "vesículas" y Gallaud (1905) llamó a las otras estructuras intracelulares comúnmente observadas "arbusculos". Así se estableció y persistió hasta hace poco tiempo el nombre de "micorriza vesicular-arbuscular". El reconocimiento de que no todos los hongos formaban vesículas llevó a la propuesta de que esta simbiosis se rebautizara como la *micorriza arbuscular* (Koide & Mosse 2004). Este cambio es ahora ampliamente aceptado, pero en algunas de estas asociaciones, los hongos pueden ni siquiera producir los mismos arbusculos (Smith & Smith 1997). Además, algunos hospedadores de HMAs no alojan a los hongos en las raíces verdaderas y, por lo tanto, el nombre "micorrizas" no se usa correctamente en esos casos (Lohman 1927; Kelley 1931). Si continuamos con la línea de razonamiento que eliminó la palabra "vesicular" de la "micorriza vesicular-arbuscular", también debemos eliminar la palabra "arbuscular" y, si queremos ser más inclusivos con las asociaciones que involucran a estos hongos, también debemos eliminar la palabra "-rriza". Entonces nos quedaríamos solo con "mico-" y eso es inútil. Quizás la "endomicorriza ficomicetosa" no fue una mala elección después de todo (Koide & Mosse 2004). Nos estamos divirtiendo aquí, por supuesto, pero es interesante notar el continuo problema que los científicos han tenido con estos nombres. Aunque no es motivo de risa, uno podría divertirse al contar las veces que los científicos han cuestionado lo que debería considerarse una micorriza en primer lugar (Boullard 1982; Allen 1996; Trappe 1996; Jones & Smith 2003; Massicotte & Peterson 2003).

La historia de la denominación de los HMAs es ciertamente interesante. Link (1809), estableció el género *Endogone*. Tulasne y Tulasne (1844) fueron los primeros en describir el género *Glomus*, conocido solo por los grupos de esporas que se encuentran en el suelo. Aún no se había sugerido ninguna conexión con la simbiosis micorrícica (Koide & Mosse 2004). Los hermanos Tulasne consideraban que *Glomus* estaba estrechamente relacionado con *Endogone*. Fries (1849) estableció la familia Endogonaceae, colocándola en los Tuberales, pero esta familia fue transferida a los Mucorales por Bucholtz (1912). Dangeard (1896) fue el primero en describir una micorriza arbuscular, que resultó haberse formado a partir de las raíces de álamo. Consideró esto como una enfermedad y nombró al hongo *Rhizophagus populinus* (Dangeard 1900), colocándolo provisionalmente dentro de Chytridiales. En 1922 Thaxter revisó las Endogonaceae, colocando el *Glomus* de Tulasne y Tulasne en *Endogone*. Consideró que *Endogone* contenía especies con zygosporas (notablemente *Endogone lactiflua*) y con clamidosporas, observando que al menos una especie aparentemente producía ambos tipos de esporas. En 1939, Butler, al revisar la identidad de los hongos micorrícicos arbusculares, los clasificó como probables miembros imperfectos de las Endogonaceae. Sin embargo, aceptó el nombre de *Rhizophagus* para tales hongos debido al nombre anterior de Dangeard.

La extracción de esporas del suelo es necesaria para su clasificación. La extracción rutinaria del suelo fue posible mediante el tamizado húmedo y la decantación, un método comúnmente utilizado para extraer nematodos del suelo y adaptado a los hongos micorrícicos arbusculares por Gerdemann (Gerdemann 1955a; Gerdemann & Nicolson 1963). Mosse (1953), Gerdemann (1955a, 1961, 1965) y Gerdemann y Nicolson (1962, 1963) agregaron más especies a la lista existente de *Endogone* de Peyronel (1924, 1937), cuyas esporas podrían producir micorrizas arbusculares típicas. Gilmore (1968) añadió más a la lista al describir seis tipos de esporas, E2-E7, que se encuentran en cultivos en macetas. Todas estas "especies" basadas en el tipo de esporas parecen tener poco en común, excepto que produjeron hifas

multinucleares aseptadas (no septadas), esporas extramatriciales, arbusculos o rulos de hifas intracelulares, y no pudieron cultivarse de forma aislada (Koide & Mosse 2004).

A principios de la década de 1970, Gerdemann y Trappe (Gerdemann & Trappe 1974) tuvieron claro que *Endogone*, que ahora contenía una amplia variedad de especies, necesitaba una revisión adicional. Dividieron el antiguo *Endogone* sensu lato en siete géneros, incluidos *Endogone*, *Modicella*, *Glaziella* (géneros no micorrícicos) y cuatro géneros micorrícicos, incluido *Glomus* (al que resucitaron y que también se había denominado anteriormente *Rhizophagus*), un género micorrícico descrito anteriormente. *Sclerocystis* y dos nuevos géneros *Gigaspora* y *Acaulospora*, que correspondían a las esporas sésiles color miel de Mosse y Bowen (1968). Todos estos se colocaron en Endogonaceae, Endogonales, Zygomycetes (Koide & Mosse 2004).

Trappe y Schenck (1982) reconocieron otro género de micorrizas, *Entrophospora*. En 1987, Walker también reconoció cinco géneros de hongos micorrícicos arbusculares, habiendo eliminado *Sclerocystis* y agregado *Scutellospora*. En 1990, Morton y Benny clasificaron los cinco géneros de Walker (1987) en tres familias (Glomaceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae) y dos subórdenes (Glomineae y Gigasporineae), los cuales luego fueron colocados en un nuevo orden, los Glomales. Posteriormente, Morton y Benny (2001) reconocieron otras dos familias, Archaeosporaceae y Paraglomaceae, con dos nuevos géneros, *Archaeospora* y *Paraglomus*.

En 2001 Schüßler *et al.* utilizaron datos moleculares para establecer las relaciones entre los HMAs y otros hongos. El grupo de HMAs se elevó al nivel de filo (Glomeromycota), que demostró ser tan distinto de otros hongos como lo son los Ascomycota de los Basidiomycota. ¡Poco sabían los primeros investigadores que estaban estudiando un filo de hongos completamente nuevo (Koide & Mosse 2004)! Se demostró que los taxones de Zygomycota eran polifiléticos, y el género *Endogone* no se agrupaba cerca de Glomeromycota ni se agrupaba con los Mucorales. Se agregó *Geosyphon pyriforme* a Glomeromycota, lo que puede tener efectos de gran alcance en nuestra comprensión de la simbiosis micorrízica arbuscular (Koide & Mosse 2004).

Los métodos empleados por los taxonomistas se han vuelto cada vez más sofisticados. Inicialmente, por supuesto, las taxonomías se basaron en las características morfológicas y anatómicas de los hongos. Posteriormente, se introdujeron métodos basados en la serología (Aldwell & Hall 1987), la variación de isoenzimas revelada por la electroforesis en gel (Hepper 1987) y la variación de ácidos grasos (Bentivenga & Morton 1994). Los sistemáticos han llegado a confiar cada vez más en los métodos basados en el ADN (Cummings 1990; Davidson & Geringer 1990; Simon *et al.* 1990, 1992, 1993; Redecker 2000).

La capacidad de nombrar correctamente los hongos, evitar la duplicación de nombres y relacionar las especies entre sí depende en gran medida de colecciones como las que posee el INVAM, la Colección Internacional de Cultivos de Hongos Micorrícicos Arbusculares y Vesiculares Arbusculares, y el BEG, Banco Internacional de la Glomeromycota. Schenck creó INVAM en 1985 (Koide & Mosse 2004). Desde 1990, la colección ha sido comisariada por Morton en la Universidad de West Virginia (<https://invam.wvu.edu/>). El BEG/IBG es un esfuerzo de colaboración internacional que proporciona el registro de aislamientos individuales de los hongos con fines de investigación (<http://www.i-beg.eu/>). Esto asegurará un mayor grado de certeza de la identidad de los hongos que utilizan los investigadores de todo el mundo.

Ectomicorrizas – historia de las investigaciones

T. Hartig (1840) describió e ilustró el manto [fúngico] y la posteriormente denominada "red de Hartig", pero no reconoce su naturaleza fúngica, interpretándolos como "un peridermo persistente" de la raíz y "una estructura peculiar de la pared" de las células de la raíz. Tulasne y Tulasne (1841) consideran parasitadas las raíces colonizadas con micelio de *Elaphomyces*. Vittadini (1842) afirmó enfáticamente que las raicillas colonizadas por *Elaphomyces* son alimentadas por el hongo. Gasparinni (1856) nota "filamentos" en la superficie de raicillas de castaño muy ramificadas y la ausencia concomitante de pelos radicales.

Nicolai en 1865 dio una descripción aceptable de lo que ahora se conoce como red Hartig sin darse cuenta de que estaba describiendo un organismo extraño en la conífera. Van Tieghem en 1871 también describió estas "bandas de engrosamiento"; y notó además que la penúltima capa de células corticales radicales estaba llena de un depósito sólido, hecho de importancia en la nutrición micotrófica de estas coníferas. Reinke tenía que llamar la atención en 1873 sobre la similitud de estos supuestos engrosamientos corticales con las hebras miceliales que Gottsche (1867) había encontrado en la hepática *Pellia*.

Bruchmann (1874) fue el primero en determinar que el manto y la red Hartig eran hongos. Boudier en 1876 describió el hongo ectomicorrícico *Elaphomyces* en las raíces de abedul, roble y castaño; y notó además que tales raíces se encontraban en suelos ácidos, pero no alcalinos. Boudier (1876) y Reess (1880) describen en detalle las ectomicorrizas y las consideran una condición patógena. Gibelli (1883) describe e ilustra bellamente las ectomicorrizas en detalle y las

informa sobre varios géneros de árboles, pero también considéralas patógenas. Kamienski (1882) informó de sus estudios sobre las raíces de *Monotropa*, reconociendo también la naturaleza fúngica del manto y la red, pero, por falta de evidencia, se equivocó sobre la naturaleza de la asociación. Gibelli (1883) y Frank (1885a) superaron a sus predecesores en detalle descriptivo y precisión acompañados de ilustraciones insuperables hasta el día de hoy.

Aunque no fue el primero en describir las ectomicorrizas, Frank fue el primero en interpretar correctamente su significado. Frank (1885a) fue el primero en detallar las etapas de desarrollo de las ectomicorrizas, desde el contacto inicial de la hifa con la raíz hasta el desarrollo completo. Ahora reconocemos más variaciones en la morfología del desarrollo de las que encontró Frank, pero él sentó las bases (Trappe 2005).

Gibelli (1883) había registrado que varias especies de árboles tenían raicillas cubiertas de hongos en una amplia zona de Italia, al igual que Frank (1885a) en Alemania. Frank notó particularmente la omnipresencia de las micorrizas en Fagaceae y algunas Betulaceae, y en una gran diversidad de suelos y topografías. Inicialmente, consideró que un gran número de especies de plantas leñosas y herbáceas carecían de micorrizas, evidentemente tomando la presencia del manto como la característica distintiva de una micorriza. Pronto, sin embargo, descubrió otros tipos de micorrizas que carecían de manto, por lo que acuñó los términos "ectotróficos" para los que tenían manto, "endotróficos" para los que no tenían manto (Frank 1887b). Luego le encargó a su alumno, Albert Schlicht, que realizara un amplio estudio de las plantas en Alemania en una gran diversidad de hábitats. Schlicht (1888, 1889) produjo listas extensas de plantas que tenían ecto- o endomicorrizas. La conclusión de estas actividades fue que la formación de micorrizas fue omnipresente en el mundo vegetal en todas las alturas en prácticamente todos los suelos y hábitats examinados.

Frank (1885a) exploró la relación entre la frecuencia de micorrizas y la profundidad del suelo. Concluyó que la formación más prolífica estaba en las capas superiores del suelo y disminuía con el aumento de la profundidad del suelo. Él comparó las plántulas con árboles más viejos, informando que las micorrizas se formaron tan pronto como una plántula produjo raicillas alimentadoras y se continuaron formando nuevas micorrizas a lo largo de la vida del árbol. Informó del fenómeno de la renovación de micorrizas, que en algunas situaciones las micorrizas eran de corta duración, en otras de larga duración, y en árboles sanos, nuevas micorrizas reemplazaban a las que habían muerto. Desde entonces, muchos investigadores han vuelto a confirmar estas conclusiones.

La trufa de ciervo hipogea, *Elaphomyces granulatus* y especies estrechamente relacionadas, fueron las primeras especies de hongos ectomicorrícicos, en las cuales descubrieron los mantos y los cambios morfológicos en las raíces de los árboles (Tulasne & Tulasne 1841; Vittadini 1842; Boudier 1876; Reess 1880). Estos hongos tienen cuerpos fructíferos que se desarrollan lentamente a partir de los cuales las hifas crecen profusamente para formar micorrizas con las raicillas cercanas. Boudier (1876) observó no solo *Elaphomyces* spp. pero también *Cenococcum geophilum* como las raicillas con manto, y Reess (1880) informó que diversos hongos podrían producir estas estructuras.

Entre 1885 y 1950, la mayor parte de las investigaciones sobre ectomicorrizas se dirigieron a aclarar los conceptos propuestos por Frank (1885) y Stahl (1900). Frank estaba convencido de que una alta proporción de las raíces absorbentes de los árboles del bosque estaban invadidas por hongos micorrícicos y sugirió que las micorrizas eran una relación simbiótica. Stahl propuso que los hongos micorrícicos eran más eficientes que los pelos de las raíces en la absorción de nitrógeno inorgánico y que la micotrofia era esencial para el hospedador en suelos con poca disponibilidad de nitrógeno. Numerosos artículos descriptivos de otros autores contienen información que muestra que las micorrizas eran de hecho incluso más cosmopolitas de lo que Frank había sugerido (HacsKaylo 1969). Melin (1925) amplió el concepto de Stahl al teorizar que los hongos micorrícicos no solo eran eficientes en la absorción de nitrógeno inorgánico para el huésped, sino que también podían ser importantes en la absorción de nitrógeno orgánico, potasio y fósforo. También observó que los metabolitos liberados por las raíces de los pinos estimulaban el crecimiento de hongos micorrícicos. Melin se refirió a los metabolitos de la raíz como fosfátidos, compuestos que eran activos en cantidades muy pequeñas.

Melin (1954) descubrió que al menos un metabolito, al que llamó "factor M", producido por las raíces, estimulaba en gran medida el crecimiento de hongos micorrícicos. Sus experimentos posteriores ilustraron incrementos dramáticos en el crecimiento del micelio de hongos micorrícicos en presencia del "factor M" químicamente indefinido.

La fuente de carbono simple como la glucosa puede actuar como iniciador en medios líquidos fue propuesta por Melin (1925). Tanto el extracto de malta natural, agar descrito por primera vez por Melin (1936), como las formulaciones de malta deshidratada comercialmente disponibles se prefieren para muchos Homobasidiomicetos, especialmente taxones lignícolas (Palmer 1969). La revitalización de los aislados de ectomicorrizas es posible, pero no necesariamente probable, si los hongos se inoculan en agar cerca de las raíces de plántulas intactas estériles de acuerdo con el método de Melin (Melin 1925, Melin 1954, Melin & Das 1954).

Inoculaciones con hongos ectomicorrícicos

Vysotsky (1902, 1929) fue el primero en demostrar a gran escala la importancia de los formadores de micorrizas en la forestación de los suelos de las praderas. Kessell (1927) no logró establecer *Pinus radiata* y *P. pinaster* en viveros de Australia Occidental que carecían de hongos micorrícicos. Después de agregar tierra de rodales de pinos saludables a las camas de vivero, las plántulas crecieron normalmente. Oliveros (1932) obtuvo resultados similares en Filipinas. En un vivero de Rodesia (Zimbabue) (Anonymous 1931), las plántulas de pino crecieron hasta unos 10 cm y luego se volvieron cloróticas y dejaron de crecer; la adición de fertilizante fue inútil, pero la inoculación con suelo forestal que contenía micorrizas produjo plántulas normales.

Hatch (1936) fue uno de los primeros en inocular el suelo con micelio cultivado en cultivo axénico. Plantó las plántulas de *Pinus strobus* en las jarras de 1 galón que contenían una mezcla 1: 1 de tierra de pradera y arena. Después de 3 meses, las plántulas eran pequeñas y cloróticas y carecían de micorrizas. Luego inoculó algunas de las plántulas con micelios de *Boletus luteus*, *Boletinus pictus*, *Lactarius deliciosus*, *L. indigo* y *Mycelium radices nigrostrigosum*. Seis meses después, las plantas inoculadas tenían micorrizas bien desarrolladas y contenían casi el doble de N, P y K que las plantas no inoculadas.

En Australia, Young (1936, 1940) demostró una respuesta de crecimiento notable de *P. caribaea*, *P. patula* y *P. taeda* cuando se inocularon con *B. granulatus*. También en Australia, Pryor (1956) inoculó varias especies de *Eucalyptus* con esporas de *Scleroderma flavidum* y obtuvo un aumento del crecimiento del 88 por ciento. Los siguientes intentos serios de síntesis artificial de micorrizas fueron realizados por Moser, que utilizó hongos de cultivo puro para inoculaciones de campo. Primero desarrolló una técnica para cultivar y almacenar hongos micorrícicos axénicamente como inóculos de cultivo puro (Moser 1958a, 1958b). El medio de cultivo fue la turba humedecida autoclavada con una solución nutritiva esterilizada en un matraz Erlenmeyer. Transfirió al matraz una única especie del hongo micorrícico, que creció a través del medio de turba.

Moser (1961) inoculó *P. cembra* y *P. sylvestris* con especies de varios géneros: *Suillus*, *Amanita*, *Paxillus*, *Lactarius*, *Tricholoma*, *Leucopaxillus* y *Phlegmacium*. Usó otros géneros de hongos con *Larix europaea* y *Picea excelsa*. Plantó los pinos inoculados en un área de los Alpes austríacos en la que muchos de los hongos eran autóctonos. La interpretación de los resultados fue difícil porque los controles no inoculados se contaminaron por los hongos autóctonos.

Goss (1960) hizo un intento fallido de inocular *P. ponderosa* que crece en el suelo de las praderas americanas con cultivos puros de *Boletus felleus* y *Cenococcum graniforme* aislados de micorrizas. Dominik (1961) inoculó los plantones de *P. strobus* en Polonia con suelo forestal que contenía *Laccaria laccata*, *Lachnea* sp. y *Boletus luteus*. Solo *B. luteus* formó micorrizas. Llegó a la conclusión de que el inóculo del suelo forestal es preferible para la mayoría de los propósitos prácticos y que la inoculación en cultivo puro es necesaria sólo cuando falta una especie deseable de hongos micorrícicos en el suelo o la especie existente no es suficientemente virulenta.

Laiho (1967) ha utilizado *Paxillus involutus*, *C. graniforme*, *Corticium bicolor*, *Boletus* sp., y aislados a partir de los hospedadores ectendomicorrícicos como inóculos de cultivo puro con *P. sylvestris* en Finlandia en condiciones de vivero y campo. Con cultivos puros de hongos aislados de ectendótrofos por Mikola (1965), inoculó cuatro sustratos en orden creciente de fertilidad: es decir, suelo de turberas, suelos de bosques talados, de bosques quemados y de un campo arable. Informó de dos conclusiones interesantes. Primero, los ectendótrofos formaron asociaciones de micorrizas más abundantemente en los suelos más fértiles que en el suelo de los campos de turba. Esto estaba en conflicto con la teoría de que las micorrizas ofrecen una ventaja a las plántulas que crecen en suelos de baja disponibilidad de N, P y K. En segundo lugar, las plántulas inoculadas con el hongo aislado de plántulas ectendomicorrícicas fueron ectendomicorrícicas en el vivero, pero fácilmente se convirtieron en ectomicorrícicas cuando se trasplantaron al campo.

Ha habido numerosas descripciones de inoculaciones de campo por parte de investigadores soviéticos. Sus informes, que se refieren principalmente a plantas de cultivo y *Quercus* sp., se revisaron en detalle por Shemakhanova (1962) e Imshenetskii (1955).

Varias áreas en todo el mundo están aisladas del rango natural de los hongos ectomicorrícicos específicos. Estas áreas, que incluyen Indonesia, partes de Australia, Nueva Zelanda y Puerto Rico, ofrecieron las condiciones de investigación interesantes para las inoculaciones de campo. En Australia, faltaban hongos ectomicorrícicos en aproximadamente el 50% de las muestras de suelo que Bowen (1963) tomó en los rodales de *P. radiata*. Posteriormente, Bowen (1965) propuso varios criterios para inocular esos suelos; hizo hincapié en la consideración de la ocurrencia natural de hongos micorrícicos, las diferencias en la eficiencia de las especies de hongos, la competencia de los hongos introducidos con las especies establecidas y la supervivencia de los hongos introducidos.

Theodorou (1967) siguió estas consideraciones e inoculó *P. radiata* con un cultivo puro de *Rhizopogon luteohis*. Cultivó las plántulas en invernadero, en suelo de vivero esterilizado con bromuro de metilo o vapor y luego inoculado.

Después de 9 meses de crecimiento, las plántulas inoculadas tenían más del doble del peso seco que los controles no inoculados. El estudio se amplió para incluir inoculaciones previas al cultivo con *B. granulatus* y *B. luteus* (Theodorou & Bowen 1967). Después de 16 meses en el campo las plántulas inoculadas con *B. granulatus* y *R. luteohis* eran 46 por ciento más altas que los controles no inoculados. Las inoculaciones de *B. luteus* no produjeron respuesta. La principal indicación de estas inoculaciones australianas es que la introducción de los hongos que son más eficientes que las especies nativas puede estimular el crecimiento de las plantas.

Antes de la síntesis de micorrizas artificiales en Puerto Rico, la isla no tenía pinos. Las inoculaciones sintéticas fueron iniciadas por B. J. Huckenpahler del Servicio Forestal del USDA en 1955 (Vozzo 1969), cuando él introdujo el suelo de un rodal de pino en Carolina del Norte. Los hongos micorrícicos del suelo colonizaron con éxito las plántulas. En todos los casos, los pinos micorrícicos crecieron más que los no inoculados y carecían de los signos cloróticos típicos de las plántulas sin micorriza. Desde entonces, todos los viveristas de Puerto Rico han inoculado sus semilleros (Briscoe 1959, Marrero 1962). Luego, los pinos se trasplantan con micorrizas bien desarrolladas y crecen hasta 10 pies por año.

Los primeros estudios y publicaciones sobre los hongos hipogeos europeos se realizaron por Micheli (1729), Fries (1822), Vittadini (1831, 1842), Tulasne (1841, 1843, 1844, 1845, 1851), Berkeley y Broome (1846), Zobel (1854), Cooke (1865), Boudier (1876), Mattirollo (1887, 1903), De Ferry de la Bellone (1888), Chatin (1892a), Hesse (1891, 1894), Dangeard (1894) y han sido continuados por Fischer (1896, 1941), Bucholtz (1897, 1903, 1912), Jaczewski (1909), Massrr (1909), Hollós (1911), Soehner (1913, 1951), Bataille (1921, 1923), Lohwag (1924, 1939), Knapp (1924, 1952), Malençon (1938) y otros. Las especies norteamericanas han sido estudiadas por Harkness (1899), Butters (1903) Lloyd (1922), Gilkey (1916, 1939), Zeller & Dodge (1918, 1936) y Coker & Couch (1928), en Japón – por Imai (1933) los hipogeos Gasteromycetes de Sudáfrica – por Bottomley (1948) y de Australasia y Nueva Zelanda – por Cunningham (1944).

De manera anecdótica, como trufas y muchos órganos vegetales subterráneos, se les han atribuido propiedades afrodisíacas y se han vendido como medicamentos en los siglos pasados (Bauhin 1651: 851, Tulasne & Tulasne 1841). El uso de las decocciones de *Elaphomyces muricatus* como estimulante, para "permanecer joven y tratar heridas graves" en México fue informado por Cázares *et al.* (1992), quienes también mencionaron su uso en prácticas chamánicas en asociación con especies psicoactivas de *Psilocybe* (hongos saprófitos). Las especies de *Elaphomyces* pueden dominar las comunidades de ECMs, especialmente en suelos ácidos pobres (Boudier 1876, Tedersoo *et al.* 2006, Ishida *et al.* 2007), y se ha informado que son especialmente tolerantes a la sequía (Hawker 1959: 82), lo que las hace de interés particular en el contexto de los cambios globales con respecto a la resiliencia de los bosques primarios y la resistencia al estrés hídrico. Algunas de las especies más raras también se consideran amenazadas en Europa Central y Europa del Norte (Ławrynowicz 2001) o se consideran buenos indicadores de la calidad del hábitat (Nitare 2010).

La línea de base taxonómica de *Elaphomyces* fue establecida por Vittadini (1831), un famoso micólogo italiano que se especializó en hongos hipogeos con la ayuda de perros entrenados (Tulasne & Tulasne 1851, Lloyd 1923). Fries (1829) solo citó dos especies (*E. granulatus* y *E. muricatus*), mientras que Vittadini reconoció 14 especies distintas en 1831 (12 de ellas como nuevas), y más tarde, 17 (Vittadini 1842), todas recolectadas en el área de Milán en el norte de Italia. Tulasne & Tulasne (1841, 1851) agregaron tres nuevas especies (*E. cyanosporus*, *E. hirtus* y *E. leveillei*) del área de París en el norte de Francia. Entre los autores posteriores, Hesse (1894) en siglo XIX y varios autores en siglos XX y XXI propusieron algunas nuevas especies en el género (Paz *et al.* 2017).

El género ectomicorrícico *Genea* Vittad. fue publicado por Carlo Vittadini (1831), quien lo dedicó al zoólogo Joseph Gené. El género se caracteriza por sus ascómatos hipogeos, que a veces se pliegan y suelen tener un penacho basal de hifas (Alvarado *et al.* 2014). Los ascos contienen ocho esporas ornamentadas y son inamiloides (no se tiñen). Vittadini (1831) propuso por primera vez la negruzca *G. verrucosa* Vittad. y la rojiza *G. papillosa* Vittad. Una serie de nuevas especies de *Genea* fue descrita y estudiada hasta 1885 por Dietrich y Klotzsch (1839), Berkeley y Broome (1846), Tulasne y Tulasne (1851), Corda (1854).

Terfesias

Moris (1829) fue el primero en describir una especie de *Terfezia* (como *Tuber arenarium* Moris) de Cerdeña, luego re combinada como *Terfezia arenaria* (Moris) Trappe. El género *Terfezia* (Ascomycotina) fue criado por Tulasne y Tulasne (1851) a partir del rango de subsección dentro del género *Choiromyces* que habían descrito anteriormente (Tulasne y Tulasne 1845). Incluyeron tres especies en la subsección *Terfezia* de *Choiromyces*: *C. leonis* Tul. & C. Tul., *C. leptodermus* Tul. & C. Tul. y *C. olbiensis* Tul. & C. Tul., que habían descrito en 1844. En 1851 los hermanos Tulasne agregaron dos especies más: *T. berberidiodora* Tul. & C. Tul. y *T. oligosperma* Tul. & C. Tul., los cuales fueron posteriormente transferidos a otros géneros.

A finales del siglo XIX, los oficiales coloniales y botánicos que exploraban Asia y África enviaron especímenes de trufas de desierto comprados en los mercados locales o recolectados en el campo a micólogos en Europa, donde se describieron y nombraron la mayoría de las especies (Chatin 1891a, b, c, d, e, 1892a, b, c, 1893, 1894a, b, 1895a, b, c, 1896a, b, 1897; Patouillard 1894a, b, 1899; Maire 1907).

La información sobre la historia temprana, taxonomía, ecología y composición química de las trufas del desierto del norte de África, el suroeste de Asia y el sur de Europa se resumió en el libro de Chatin (1892a) "La Truffe...".

Fischer (1897) propuso por primera vez el estatus familiar de las Terfeziaceae y lo incluyó en los Tuberales. Trappe (1971) enmendó el concepto de familia y luego lo transfirió al orden Pezizales luego de abandonar el orden polifilético Tuberales (Trappe 1979).

Micorrizas monotropoides – historia de las investigaciones

Elias Fries (1832) observó que todo el sistema de raíces de una Monotropoideae aclorófila, *Monotropa hypopitys* L., estaba envuelto por hifas fúngicas. Unger (1840) describió las micorrizas monotropoides e ilustra el manto, pero no reconoce su naturaleza fúngica; sugiere que *Monotropa* se nutre de exudados de raíces de árboles asociados. Lees (1841) afirmó que las raíces de *Monotropa* parecen estar envueltas por hongos, pero luego decide que es parte de la raíz misma; sugirió que estas "fibras peludas" toman nutrientes de las raíces de los árboles y los trasladan a la *Monotropa*. Rylands (1842) corrigió a Lees y demostró que los hongos están realmente involucrados.

Kamienski (1881, 1882) proporcionó el primer relato preciso y detallado de las micorrizas, afirmó que la *Monotropa* se nutre de los hongos y, más o menos, sugiere el epiparasitismo de las raíces de los árboles por *Monotropa* a través de micelios compartidos. Kamienski pensó que el hongo involucrado era probablemente el mismo que infecta a los árboles cercanos y que la *Monotropa* aclorófila de hecho podría obtener alimento indirectamente de estos árboles a través del hongo común que habita las raíces. Este punto de vista fue apoyado más tarde por el trabajo de Bjorkman (1960).

Micorrizas ericoides – historia de las investigaciones

Otto Brunfels (1488-1534), un teólogo y botánico alemán describió 8 especies en sus escritos (Yam *et al.* 2002). Jeremy (Jerome) Bock, también conocido como Hieronymus Tragus (1498-1554) reconoció al menos 25 orquídeas a mediados del siglo XVI (Jacquet 1994). Además de describir las orquídeas, Tragus también escribió sobre sus orígenes sugiriendo que se originaron a partir del semen de aves y bestias que cayeron al suelo durante la cópula.

En Italia, Pietro Andrea Gregorio Mattioli (1500-1577) describió 7 especies de orquídeas (reducidas a 6 por los taxonomistas actuales) en su obra *Commentari* (Yam *et al.* 2002). Entre los franceses, Rembert Dodoens (1518-1585) describió 17 especies (15 en la actualidad) en su *Pemptades*. Jean Bauhin (1541-1612) tenía 55 especies (41 actuales). En Inglaterra *Herbal* de John Gerard (1545-1612) [primera edición en 1597] mencionó 42 orquídeas. Leonhardt Fuchs (1501-1566), un alemán, enumeró 10 y 37 especies en sus escritos (10 y 25 respectivamente en la actualidad) taxones en un manuscrito inédito que fue redescubierto en 1959 en Viena.

Athanasius Kircher (1601-1680), un jesuita alemán, elaboró las ideas de Bock en su *Mundus Subterraneus* (publicado, 1664-1665 en Amsterdam). Escribió que "estas plantas surgen de la fuerza de supervivencia latente en los cadáveres de ciertos animales [y] semen de animales [que] cae al suelo en montañas y prados". Como prueba, Kircher dibujó imágenes de flores que se asemejan a animales (pájaros, ovejas, cabras, humanoides) cuyos cadáveres y semen dieron lugar a las orquídeas (Yam *et al.* 2002). Bock y Kircher trabajaron aproximadamente en el mismo período y sus ideas probablemente estuvieron fuertemente influenciadas por las creencias del período y limitadas (o quizás incluso dictadas) por el dogma religioso de su época.

Los estudios de las semillas de orquídeas y su germinación finalmente llevaron al descubrimiento de las micorrizas orquidoides (Yam *et al.* 2002). Todas las primeras descripciones conocidas de semillas de orquídeas se publicaron muchos años después de su redacción. La primera en aparecer, la obra de seis volúmenes, *Herbarium Amboinense*, fue escrita entre 1654 y 1702 por Georgius Everhadus Rumphius en Ambon, Malukku, Indonesia (de Wit 1977). Fue publicada por el profesor Joannes Burman en Holanda medio siglo (1741-1750) después de la muerte de Rumphius.

Conrad Gesner (1516-1565), en Europa, fue en realidad el primero en describir las semillas de orquídeas. Incluso los dibujó (Arditti 1992; Jaquet 1994). Sin embargo, su obra, *Opera Botanica*, fue publicada entre 1751 y 1771 por Christopher Jacob Trew. En otras palabras, la primera descripción de semillas de orquídeas fue la segunda en publicarse. Los dibujos de *Opera Botanica* son las primeras ilustraciones conocidas de las semillas de orquídeas. Sin embargo, esto

realmente no importa porque nadie parece haber prestado mucha atención a las semillas de orquídeas durante mucho tiempo, incluso después de que se publicaron *Herbarium Amboinense* y *Opera Botanica* (Yam *et al.* 2002).

En 1907 Temetz aisló cinco hongos formadores de picnidios de las raíces de cinco especies de ericáceas. Ella asignó los hongos al género *Phoma* y afirmó que fijaban pequeñas cantidades de nitrógeno atmosférico. Durante muchos años a partir de entonces, las especies de *Phoma* fueron consideradas los hongos micorrícicos de las Ericaceae. En 1911 Rayner inició una serie de investigaciones sobre *Calluna* (Rayner *et al.* 1911) que continuaron durante los siguientes 15 años. Su nombre es probablemente más conocido en relación con la controversia de la infección sistémica y de las semillas por hongos micorrícicos en *Calluna* y otras especies. Resumió sus hallazgos de la siguiente manera (Rayner 1926/1927): las raíces jóvenes de *Calluna* son extremadamente finas con una sola capa de células corticales grandes. En condiciones normales, cada célula cortical encierra un denso sistema de ramas de micelio directamente conectado con hifas en la superficie externa. Consideró (Rayner 1915) que el estímulo producido por esta infección fúngica era necesario para el desarrollo normal de las plántulas en *Calluna*, mientras que la infección micorrícica de la raíz era un fenómeno separado, no obligatorio en condiciones de cultivo, pero de naturaleza normal. Christoph (1921) y otros investigadores posteriores cuestionaron la presencia o la necesidad de una infección sistémica, y desde entonces esta última opinión ha prevalecido.

A mediados de siglo XX (1950), la única información cierta sobre las micorrizas ericáceas era que eran extremadamente variables, desde algo parecido a las micorrizas orquidoides hasta algo más parecido a las ectomicorrizas típicas (Mosse 1985). Se pensó que la infección probablemente era importante, si no esencial, en la especie aclorófila.

Micorrizas arbutoides – historia de las investigaciones

En 1924, Rivett describió otra forma de la micorriza en *Arbutus unedo*, que recuerda más a la infección ectomicorrícica típica. Este árbol formó las raíces largas infectadas esporádicamente y las raíces o los tubérculos cortos, similares a las raíces ramificadas dicotómicamente de *Pinus*. Los tubérculos tenían un manto fúngico y se producía una digestión intracelular similar a un pelotón en las células corticales.

Micorrizas orquidoides – historia de las investigaciones

Heinrich Friedrich Link parece haber sido el primer botánico que vio los hongos endófitos de orquídeas. Vio la micorriza en los protocormos de *Goodyera procera* (ahora *Goodyera repens*; Yam *et al.* 2002), y su dibujo muestra hongos dentro de las células de la raíz con mucha claridad (Link, 1824, 1839-1842, 1840, 1849a, 1849b).

Aparte de Link, una serie de investigadores pudieron haber visto o vieron micorrizas de orquídeas durante el siglo XIX. Schleiden (1842) describió los "tubos" que había observado en los rizomas (protocormos) de *Neottia* (en aquellos tiempos *Neottia* ha sido tan necesaria para los estudiantes de orquídeas como *Drosophila* para los genetistas; Kelley 1950), lo que más tarde se reconoció como hifas fúngicas, pero Schleiden confesó que no sabía qué eran.

Cuatro años más tarde, Reissek (1846, 1847) identificó verdaderas hifas de hongos en los rizomas de muchas orquídeas (entre ellas *Neottia nidus-avis*), pero curiosamente concluyó que estas hifas se desarrollaron a partir de granos de almidón. Pero Schacht en 1854 demostró que el almidón en realidad era utilizado por el hongo, que forma una trama de hifas alrededor de los granos de almidón. Reissek (1847) describió los endófitos de orquídeas, estableció que se encuentran en muchos géneros y especies de orquídeas y es el primero en reconocerlos como hongos; también intentó cultivar los hongos mediante una técnica de maceración.

Beer (1854, 1863) dibujó las semillas de orquídeas, plántulas y órganos con gran detalle.

Schacht (1854a, 1854b) vio las hifas en las raíces de *Corallorhiza*, *Epipogium*, *Goodyera*, *Limodorum* y *Neottia*. Schacht (1854) estableció que los hongos ingresan a los rizomas desde el exterior y no se generan espontáneamente dentro de las células.

Schleiden (1854) observó las hifas mientras estudiaba las raíces y células de tubérculos de *Neottia nidus avis* L.

Prillieux (1856) demostró la conexión de endófitos con hifas externas y observa que la colonización no daña a las células huésped. Prillieux y Riviere (1856) representaron los hongos en las plántulas de *Angraecum maculatum*, y Prillieux (1856) los representó en los tubérculos de *Neottia nidus-avis*. Chatin (1856, 1858) en sus dos artículos sobre la anatomía de las orquídeas apuntó a hongos en las células de las raíces.

Leitgeb (1864a, 1864b, 1864c; 1865) estudió las raíces de las orquídeas y sus células.

Reinke sugirió en 1873 que la materia amarillenta en las células corticales de las orquídeas, a la que llamó limo, actuaba como un órgano de bombeo, hinchándose a medida que se absorbía agua y forzando el paso del agua a través de los tejidos. Reinke (1873) describió el paso de hifas de una celda a la siguiente y está de acuerdo en que el anfitrión

no muestra signos de daño. Drude (1873) estudió la biología de *Monotropia hypopitys* y *Neottia nidus-avis* y creyó que el endófito es un parásito. Pfeffer (1877) propuso una simbiosis mutualista para las micorrizas de las orquídeas.

Mollberg (1884) describió y dibujó las micorrizas de las orquídeas (*Cephalanthera grandiflora*) con nuevos detalles y establece que los hongos pueden ser basidiomicetos en algunos casos. Mollberg en 1884 cuestionó si el hongo endófito aportaba algún nutriente a la orquídea; mientras que Eidam en 1879 intentó cultivar el hongo permitiendo que los hongos se desarrollaran en las "raíces" de las orquídeas colocadas en aire húmedo.

Wahrlich (1886) examinó muchas orquídeas tropicales y algunas europeas antes de que el nuevo término de Frank ("micorriza") fuera ampliamente aceptado y concluyó que los grupos amarillos que vio en las células de las raíces eran hongos.

Dangeard y Armand (1897, 1898) estudiaron la micorriza de *Ophrys aranifera* y publicaron dos artículos muy que contienen buenos dibujos y la sugerencia de que el hongo era un parásito que no causó daño a la orquídea.

MacDougal (1898, 1899a, 1899b) investigó las micorrizas de orquídeas, especialmente las de *Aplectrum* y *Corallorhiza* y sacó varias conclusiones correctas, pero no observó las plántulas (Arditti & Ernst 1993a).

El gran fisiólogo/anatomista alemán profesor Haberlandt en 1884 informó de la presencia de micelio fúngico en las células de las raíces de *Neottia nidus-avis* [las orquídeas que llevaron a N. Bernard a su descubrimiento], *Corallorhiza innata*, *Epipogon gmelini* y *Wulfschlaegelia* pero no le atribuyó ningún significado (Yam *et al.* 2002).

Traub (1890) informó haber visto endófitos en plántulas y plantas jóvenes de licópodos. Formuló el término "protocormo" que fue utilizado posteriormente por Noel Bernard para describir la etapa temprana de la germinación de semillas de orquídeas. Con el tiempo, se olvidó el primer uso de "protocormo" relativo a los licópodos y ahora el término se aplica casi exclusivamente a las orquídeas, pero se le atribuye erróneamente a Bernard (Yam *et al.* 2002). Algunos escritores deben haber malinterpretado una referencia a endófito(s) en protocolos por parte de Traub y, como resultado, se ha sugerido que vio micorrizas de orquídeas, pero no pudo apreciar su importancia. Esto no es así, no trabajó con plántulas de orquídeas y probablemente nunca vio sus endófitos (Yam *et al.* 2002).

Noel Bernard, su descubrimiento del papel de las micorrizas en la germinación de semillas de orquídeas.

Un gran hito en los estudios de la biología de las Orchidaceae y las micorrizas en general fue el descubrimiento del papel de las micorrizas en la germinación de semillas de orquídeas por Noël Bernard (1899). En este artículo, Bernard informó haber visto detalles que fueron vistos en plántulas de orquídeas por otros antes que él: 1) almidón que contiene células parenquimatosas, 2) una red tridimensional de hifas (es decir, pelotones) en algunas capas de células, y 3) células epidérmicas que no lo hicieron. no contienen hongos ni granos de almidón (Boullard 1985). También señaló que la germinación se produjo en presencia de hongos. Su genio pasó a primer plano y brilló en este punto porque concluyó que "las micorrizas son indispensables para la planta [es decir, las semillas, por supuesto] durante el período de germinación [y] las plantas de *Neottia nidus-avis* están asociadas con sus hongos durante todas las etapas de desarrollo" (Bernard, 1899).

Después de una investigación adicional, Bernard proporcionó más detalles: "Aunque los hongos pueden vivir separados de sus plantas hospedadoras, las orquídeas mismas requieren la presencia de sus invitados para su propio desarrollo. He sembrado las semillas de muchas orquídeas 'asépticamente' ... debajo de estas condiciones no han germinado libremente; se hinchan y luego se vuelven verdes, pero su crecimiento sigue siendo insignificante. Por otro lado, si se siembran con las semillas gérmenes del hongo apropiado, comienzan a germinar casi de inmediato en de manera muy regular ... He examinado un gran número de orquídeas jóvenes que habían germinado en muy diversas condiciones, y siempre noté que fueron invadidas por el hongo desde el principio de su vida. Las orquídeas son, por lo tanto, prácticamente dependientes de sus hongos parásitos, ya que no crecen sin ellos".

Al igual que aquellos que vieron hongos en las orquídeas antes que él, Bernard podría haber descrito simplemente lo que vio sin ahondar en las implicaciones fisiológicas, evolutivas y simbióticas. O podría haber asumido que los hongos eran patógenos. Una tercera suposición posible fue que las plántulas se infectaron después de que las semillas germinaron, no antes. El hecho de que no siguiera ninguno de estos callejones sin salida y de que hiciera un gran descubrimiento da fe de su genio (Yam *et al.* 2002).

Bernard pasó los años 1899-1911 estudiando orquídeas, patatas, hongos, simbiosis y algo de genética. Su productividad fue impresionante tanto en calidad como en cantidad (Bernard, 1899, 1900a, 1902a, 1902b, 1902c, 1903, 1904a, 1904b, 1904c, 1905a, 1905b, 1906a, 1906b, 1906c, 1906d, 1907, 1908, 1909b, 1909c, 1911b, 1911c).

Noël Bernard no formuló un método práctico para la germinación asimbiótica de semillas de orquídeas. Sin embargo, la dirección de su investigación justo antes de morir sugiere que, si hubiera vivido lo suficiente, podría haberlo hecho (Arditti 1990). Claramente previó y predijo que llegará un momento en que los establecimientos de orquídeas incluirán laboratorios. Tampoco explicó la razón de la dependencia de las semillas de orquídeas, especialmente las de

especies de clima templado, de los hongos para la germinación. Pero él ha abierto un camino para nuevos descubrimientos importantes en la biología de las micorrizas y las orquídeas y sus aplicaciones prácticas.

Uno de los principales objetivos de la investigación de Bernard fue la formación de tubérculos y la hipertrofia tisular, aunque su principal hallazgo sobre la germinación de semillas de orquídeas lo ha oscurecido (Selosse *et al.* 2011). Su trabajo de doctorado (Bernard 1902d) trata de este tema, al que llamó la "tuberculización" y que describió en varios artículos (por ejemplo, Bernard 1900b, 1901, 1902d, e, 1909a, b). Básicamente, investigó la patata como un sistema modelo y planteó la hipótesis de que los simbiontes fúngicos eran necesarios para inducir la tuberización ya que "la infección [por hongos] y la tuberización coinciden exactamente [en el desarrollo]" (Bernard 1902d). Después de estudiar las especies silvestres de *Solanum* de Perú y Chile, sugirió que "la domesticación ha sustituido las condiciones de vida modernas por las condiciones ancestrales en el estado salvaje (...) y el papel de la simbiosis en la formación de tubérculos en *Solanum* silvestre ahora se ve muy reducido por los métodos agrícolas modernos" (Bernard 1901, 1911a). En su dibujo de la micorriza arbuscular en una raíz de *Solanum dulcamara* se aprecian claramente las vesículas y las hifas, también se ven los arbusculos con formas algo extrañas (1911a). Ahora está claro que un programa genético independiente impulsado de manera endógena por sí solo puede explicar la formación de algunos tubérculos, al menos en las patatas (The Potato Genome Sequencing Consortium 2011). Sin embargo, ahora tenemos confirmado el papel de las interacciones bióticas en algunas hiperplasias tisulares: en interacciones mutualistas como la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa (Chapman & Margulis 1998) y en ectomicorrizas (Gay 1990), así como en las interacciones parasitarias formadoras de agallas (Selosse *et al.* 2011).

Lewis Knudson, un fisiólogo vegetal estadounidense basándose en "los datos de los experimentos de Bernard y Burgeff" y sus propios estudios razonó que "el hongo podría ... digerir algunos de los almidones, pentosanos y sustancias nitrogenadas; qué productos de la digestión, junto con las secreciones o los productos producidos en la descomposición del hongo, podrían ser la causa de la germinación" y que "es concebible que la germinación no sea inducida por ninguna acción del hongo dentro del embrión, sino por productos producidos externamente en digestión o secretada por el hongo" (Knudson 1922a). Sobre la base de este razonamiento, Knudson decidió que "la germinación de las semillas de orquídeas podría obtenerse mediante el uso de ciertos azúcares". Encontró que 0,8% (8g o 0,044 moles por litro) de glucosa era la concentración de azúcar más adecuada (Knudson 1922a).

Este descubrimiento de Knudson (en estudio de cual él estaba profundizando las siguientes tres décadas; ver Yam *et al.* 2002) fue otro hito importante en los estudios de la biología de las orquídeas. Además de hacer que la propagación y la hibridación de las orquídeas sea fácil y ampliamente accesible, el método asimbiótico de Knudson para la germinación de semillas de orquídeas también abrió la puerta a una extensa investigación sobre la fisiología de las semillas germinadas y el desarrollo de las plántulas, los componentes de los medios y el efecto de los factores ambientales (Yam *et al.* 2002).

Burgeff confirmó y amplió las observaciones de Bernard para una amplia gama de especies de orquídeas y produjo algunas imágenes magníficas de la anatomía de la infección (Burgeff 1909). Estudió las enzimas de los hongos y buscó una explicación del curioso comportamiento de las reservas de almidón en el embrión, que creía que era fundamental para el problema de la germinación simbiótica. En 1936, Burgeff concluyó que la acumulación de almidón, particularmente en medios ricos en carbohidratos, se debía a la ausencia de algún factor promotor del crecimiento del grupo de vitamina B en la plántula en desarrollo. Este factor estaba presente en el extracto de levadura, en los extractos de todas las cepas de *Rhizoctonia mucoroides* y en diversas decocciones de plantas. Finalmente, Schafferstein (1941) demostró que, además de algunas otras vitaminas, el ácido nicotínico estimulaba la germinación de forma regular y notable.

De mayor valor práctico para los cultivadores de orquídeas fue el trabajo de Knudson iniciado en 1922. Él elaboró varios medios para el crecimiento asimbiótico de las orquídeas y finalmente cultivó una *Cattleya* sp. asépticamente hasta la floración en una sucesión de medios de agar (Knudson 1930).

En 1950, entonces, las características esenciales de las micorrizas de las orquídeas eran bien conocidas: la función de la infección en el desarrollo de las plántulas, el requerimiento de vitaminas y factores de crecimiento, así como de carbohidratos, el rango de dependencia de las especies en la simbiosis y el rango de especificidad del hospedador-hongo (Mosse 1985). Se habían cultivado muchos hongos micorrícicos de orquídeas y su fisiología y potencial patógeno en otras plantas eran bien conocidos en 1959 (ver Harley 1959). Por el contrario, los estudios en otros grupos de endomicorrizas habían pasado poco más allá de la etapa descriptiva y ecológica (Mosse 1985).

Micorrizas arbusculares – historia de las investigaciones

Carl Wilhelm von Nägeli, el botánico suizo que descubrió los cromosomas, fue probablemente la primera persona en proporcionar una descripción gráfica de las micorrizas arbusculares (Nageli 1842) en las raíces de *Iris* spp., aunque sus dibujos parecían remotamente a la asociación real de MA.

Al parecer, Schleiden en 1849 describió por primera vez lo que conocemos como colonización fúngica de una **hepática** (*Pellia*), pero no se dio cuenta de lo que había visto. Kelley (1950) indica que Milde (1851) observó en varias especies hepáticas grandes estructuras marrones extrañas en forma de barril, cuya función no pudo determinar. Gottsche (1853) ha observado un sistema de tubos ramificados en *Aneura*; estos tubos fueron definitivamente descritos como hifas por Leitgeb en 1874. Dado que el talo de la hepática alberga un endófito fúngico, se conoce como micotalo (Kelley 1950). Schacht (1854) establece la naturaleza fúngica de los endófitos en **briofitos**. Gottsche (1858) puede considerarse el verdadero descubridor del micotalismo. En los talos viejos de *Pellia epiphylla* y de *Preissia commufafa* encontró un sistema ramificado de hilos que iban de una célula a otra, que al principio consideró como un sistema vascular individual pero luego reconoció como fúngico. Leitgeb (1879) también describió la colonización fúngica, pero, igual que Schleiden, no se percató de la simbiosis. En primeros años después de la definición de la micorriza por Frank (1885) se suponía que los hongos se asocian comúnmente con las Jungermanniaceae (hepáticas frondosas) pero están ausentes en las Marchantiaceae (hepáticas taloides). Tal fue al menos la opinión de Němec (1899), quien supuso que las Marchantiaceae, al ser productoras de almidón, no podían tener endófitas; y Stahl (1900) se apoderó de esta sugerencia errónea y la entretendió en su ingeniosa hipótesis del micotrofismo. Pero pronto quedó claro que los hongos simbióticos se encuentran constantemente en muchas de las hepáticas taloides (Kelley 1950).

Una materia amarilla similar a la que se encuentra en las orquídeas fue encontrada en los licópodos por Van Tieghem en 1871. Describió esta sustancia, y fue descrita por Bruchmann en 1874, quien la encontró libre de almidón. Bruchmann notó, también, que en los tejidos más viejos las grasas y sustancias nitrogenadas disminuían en cantidad mientras aparecían una cantidad de gránulos de color amarillo cromo. Diez años más tarde Treub (1884) determinó que los endófitos se distribuyen generalmente en los licópodos y que su presencia no es dañina. De hecho, Treub los consideraba comensales. En helechos, especialmente Ophioglossaceae y Marattiaceae, se ha informado infección por hongos y también presencia de materia amarilla. Dado que la infección estaba presente en los tallos de los helechos, estas estructuras se denominaron apropiadamente rizomas fúngicos o micorrizomas. El término *micorrizoma* fue acuñado por Dangeard en 1891, en su estudio de *Tmesipteris*.

Un serie de las investigaciones del género *Lycopodium* estrechamente relacionado con gametofitos aclorofílicos subterráneos revelaron que estos están asociados con hongos endófitos (Frankhauser 1873; Bruchmann 1885, 1898, 1910; Edgerley 1915; Spessard 1917).

Micorrizas y micotallos de Lycopsida: —*Lycopodium* ha recibido mucha atención. Tras el descubrimiento de Treub (1884) de la infección fúngica de un licópodo (*Lycopodium cernuum*), Bruchmann (1885) describió una infección similar para *L. annotinum*, siendo el micelio tanto inter como intracelular. A continuación, Goebel (1887) observó cómo en *L. inmindatum* la parte inferior no meristemática del prótalo siempre está habitada por un hongo.

Se ha informado de dieciséis especies de *Lycopodium* como micorrizas en el esporofito, mientras que los gametofitos de *Lycopodium*, largamente buscados, descubiertos por Frankhauser en 1873 en Emmenthal, también han recibido atención y se ha encontrado que contienen un endófito (Kelley 1950).

Selaginella ha recibido una ligera atención por parte de los estudiantes de simbiosis. Bruchmann (1897) encontró *S. spinulosa* micorriza en los Alpes mientras que *S. helvetica* no era micorrícica. Janse (1897) dijo que *Selaginella* en Java posee un hongo en las raíces sin pelo. Las especies americanas de *Selaginella* nunca han sido reportadas por micorrizas.

El primer observador de la micorriza arbuscular en el ginkgo fue Reinke (1873), quien notó "tiras engrosadas" en la corteza de la raíz.

En 1875 Holle reportó sobre la presencia de endófitos (probablemente las micorrizas arbusculares) en los estudios de helechos (p.247) (*Ophioglossum*, *Botrychium lunaria*, *B. rutaefolium*) pensando que tienen una influencia degenerativa sobre la raíz. Mollberg (1884) registra la micorriza arbuscular aparente en Liliacea. Treub (1884) y Bruchmann (1885) describen AM en helechos; ambos señalan que la colonización parece causar poco o ningún daño al huésped. El informe de Bruchmann (1885) fue el último en la prehistoria de estudios de las micorrizas, porque el siguiente en aparecer fue el primer artículo de Frank (1885), en el que él propuso el término "micorrizas".

En el primero de varios artículos sobre micorrizas, Dangeard (1891) describió micorrizas endotróficas (arbusculares) en cinco especies de *Tmesipteris*, hablando de los hongos y su aparición en la raíz; y parece que pudo haber estado lidiando con hongos parásitos y micorrícicos. Pero él describe y menciona la red de Hartig, las hifas y nota la desaparición del almidón de la región infectada. Es curioso que el término útil, "micorrizoma", se haya inventado para

el servicio de estas plantas tan poco conocidas por el público botánico en general (Kelley 1950); sin embargo, Dangeard dijo que, como faltan raíces en estas plantas, se puede decir que poseen micorrizas. Así surgió una designación para todos los tallos rastreros endofíticos, especialmente entre helechos y orquídeas (Kelley 1950).

Ya en 1900 era bien sabido que, con mucho, la micorriza más extendida era la de tipo arbuscular. Su primera descripción se suele atribuir a un famoso micólogo francés Dangeard, quien los describió en dos artículos breves como "Une maladie du peuplier..." (1896) y "Le *Rhizophagus populinus*, Dangeard" (1900). Dangeard (1900) produjo imágenes muy sencillas y precisas de la infección en las raíces de los álamos, incluidas tanto arbuscúlos como vesículas, e ilustró claramente la condición multinucleada en vesículas e hifas. También causó cierta confusión al nombrar el hongo "*Rhizophagus*" (devorador de raíces) y asignarlo a las Chytridiaceae, sin muy buena evidencia. El nombre persistió durante mucho tiempo y Greenall lo utilizó hasta 1963 para describir una nueva especie, *Rhizophagus tenuis*. La prioridad en la descripción y los estudios extensos de la distribución de las infecciones por HMAs pertenece realmente a Schlicht (1889), un estudiante de Frank, y a Janse (1896), quien llamó la atención sobre la naturaleza generalizada de tales infecciones en las plantas tropicales. Janse primero llamó a las vesículas "vesicule" (escribió en francés) y también fue el primero en usar KOH para teñir la infección en raíces enteras de café. Las raíces infectadas se pusieron rojas. Las descripciones y observaciones ecológicas de Schlicht (1889) fueron notablemente detalladas. Afirmó que el hongo siempre ingresaba desde el suelo, no causaba cambios en la anatomía de la raíz, rara vez estaba septado y contenía muchas gotas de aceite, que se regeneraba dentro de las células en formas parecidas a coliflores que se oscurecían con la edad, y que las raíces infectadas parecían vigorosas y saludable. Observó que el hongo se diseminó hacia la punta de la raíz, estaba confinado a la corteza primaria, particularmente a las capas internas, y que las raíces principales de *Ranunculus* no estaban infectadas. A partir de su estudio ecológico, concluyó que las plantas acuáticas no estaban infectadas, aunque algunas plantas en situaciones de inundación temporal sí lo estaban, y que las plantas en suelos ricos en humus a menudo eran micorrizas. Señaló que las plantas cultivadas pueden ser micorrizas, pero rara vez lo son cuando se cultivan en suelo de jardín. Finalmente, Schlicht consideró que varios hongos probablemente causaron tales infecciones, un punto de vista correcto ampliamente desacreditado medio siglo después. También fueron importantes en esa época los extensos estudios de Gallaud (1904), otro francés, quien inventó el término "arbuscule" (arbuscúlo) e ilustró bellamente sus diferentes etapas de desarrollo. Los observadores anteriores, y hasta cierto punto posteriores, creían que las estructuras parecidas a drupas que llamaron "esporangiolas" representaban algún tipo especializado de espóra, mientras que Gallaud las consideró correctamente como etapas de degeneración de arbuscúlos. Gallaud (1904, 1905) también describió clases estructurales distintas dentro de las simbiosis AM (tipo *Arum* y tipo *Paris*). En términos de identificación de las estructuras micorrícicas y su nomenclatura, el trabajo de Gallaud fue el más importante (Dickson *et al.* 2007) desde que el término 'micorriza' fue introducido por Frank (1885a, b; ver Trappe 2005), con la distinción entre las estructuras 'ectotróficas' y 'endotróficas' que ocurrió poco después (Frank 1887).

Weiss (1904) describió uno de los casos más conocidos de micorrizas fósiles. Se encontró una micorriza o quizás una micorrizoma en los yacimientos de carbón, la raíz no estaba asociada con la planta que la tenía; pero la planta era posiblemente Lycopodiaceae.

Los otros primeros registros de la simbiosis MA se pueden encontrar en Schlicht (1889), Dangeard (1896), Janse (1897), Petri (1903), Rayner (1926-1927), Gallaud (1905), Peyronel (1924), Jones (1924) y Lohman (1927). De hecho, después del reconocimiento de las micorrizas arbusculares a finales del siglo XIX, Janse (1897) y Gallaud (1905) desempeñaron un papel pionero en informar sobre su presencia generalizada en varias plantas de diferentes filos y familias. Jones (1924) fue el primero en describir el apresorio, y Gallaud (1905) anteriormente proporcionó algunas ideas útiles sobre la organización estructural de los hongos MAs y distinguió entre los tipos de arbuscúlos *Arum* y *Paris*. Las contribuciones clásicas en la historia de la investigación sobre micorrizas arbusculares incluyen las observaciones de Peyronel (1923) de que las hifas del endófito podrían rastrearse hasta los esporocarpos de especies de hongos y su clasificación en las Endogonaceae, seguidas por el trabajo convincente de Mosse (1953) que muestra que las plantas de fresa micorrícicas fueron colonizadas por una especie de *Endogone*. Es pertinente mencionar que Frank (1885) dio el nombre de "micorriza" a la peculiar asociación entre las raíces de los árboles y los hongos ectomicorrícicos. Hasta tiempos muy recientes (finales de la década de 1970), los nombres como "Endogone" o "Rhizophagus" se utilizaban para los hongos MAs. Los primeros estudios microscópicos sobre los hongos MA fueron facilitados por la fundación del Centro di Studio sulla Micologia del Terreno en Torino, Italia en 1950 por Peyronel (Bonfante 1991), donde Scannerini y Bellando (1968) notaron por primera vez que un espacio entre la membrana de la planta hospedadora y la pared fúngica contenían materiales de origen hospedador.

Las investigaciones posteriores de la micorriza arbuscular tenían tres objetivos: I) estudiar la presencia de micorrizas arbusculares en diferentes familias y especies (Peyronel 1923/1924, Asai 1934), en la misma especie en

diferentes lugares (White 1929, Lihnell 1939, Neill 1944, Winter & Birgel 1953) y en varias plantas de cultivo (Jones 1924, Rayner 1939, Winter 1951); 2) comparar el crecimiento de plantas micorrícicas y no micorrícicas y los efectos de los tratamientos de estiércol sobre el desarrollo micorrícico (E. Stahl 1900, Demeter 1923, Reed & Fremont 1935, Asai 1943, 1944; Laycock 1945, Johnston 1949) y 3) identificar y cultivar los endófitos (Peyronel 1923, 1937; Butler 1939, Magrou 1946, Stahl 1949).

Los estudios extensos de las plantas hospedadoras y sofisticadas descripciones anatómicas de las que sin duda son micorrizas arbusculares fueron hechos por Schlicht (1889), Dangeard (1896), Janse (1897), Petri (1903), Gallaud (1905), Peyronel (1924), Jones (1924) y Lohman (1927). En 1889 Schlicht ya había observado las relaciones anatómicas básicas entre los tejidos del hospedador y los hongos. Janse (1897) llamó "*véscicles*" a las esporas intramáticas y determinó que otras estructuras, llamadas "*arbuscules*" por Gallaud (1905), estaban ubicadas en la corteza interna. Gallaud (1905) hizo observaciones muy precisas del arbusculo y concluyó, por ejemplo, que está completamente rodeado por una membrana hospedadora, lo que luego fue confirmado por Cox y Sanders (1974) usando microscopía electrónica de transmisión. Gallaud (1905) también señaló que la digestión parcial del arbusculo dio como resultado una estructura llamada "esporangio" por Janse (1897); esta observación fue confirmada por microscopía electrónica años más tarde (Cox & Sanders 1974). Gallaud (1905) distinguió además entre los tipos de los arbusculos – *Arum* y *Paris* (Smith & Smith 1997). Jones (1924) describió el apresorio. Los estudios de microscopía óptica y electrónica de las micorrizas arbusculares fueron facilitados por la fundación en 1950 del Centro di Studio sulla Micologia del Terreno por Peyronel en Torino, Italia (Bonfante 1991). Allí, Scannerini y Bellando (1968) notaron por primera vez que un espacio entre la membrana del hospedador y la pared del hongo contenía materiales de origen del hospedador, probablemente componentes no consolidados de la pared celular del hospedador.

Los primeros investigadores utilizaron métodos clásicos de cortar y teñir las secciones de raíces incrustadas en parafina para producir excelentes dibujos y fotografías de la micorriza arbuscular (Koide & Mosse 2004). Alternativamente, se han obtenido muy buenas fotografías cortando secciones de raíces frescas en un microtomo de congelación. Sin embargo, ambos métodos son laboriosos si se quiere cuantificar la micorrización. El problema se resolvió en gran medida limpiando las raíces del citoplasma calentando en la solución de KOH y teñiendo las paredes de las células fúngicas con azul tripán diluido en lactofenol (Phillips & Hayman 1970). El artículo de Phillips y Hayman es probablemente uno de los más citados de todos los artículos que tratan sobre las micorrizas arbusculares, pero el uso de KOH caliente como agente limpiador no era en absoluto nuevo, ya que lo habían utilizado Janse (1897), Peyronel (1940) y Bevege (1968). En la actualidad existen otros métodos de tinción, pero el procedimiento básico de utilizar KOH para eliminar el citoplasma del huésped es común en la mayoría de los métodos.

Aunque hubo algunos informes notables de la naturaleza generalizada de las micorrizas arbusculares antes de la publicación de Phillips y Hayman en 1970 (Janse 1897; Gallaud 1905; Jones 1924; Lohman 1927), la mayoría de los hongos micorrícicos arbusculares todavía eran considerados raros. Sin embargo, con la amplia aplicación de la técnica de aclarado y tinción, las micorrizas arbusculares se documentaron más fácilmente y en abundancia en muchos hábitats (Read *et al.* 1976). La cuantificación de la micorrización se ha logrado de diversas formas. Muchos de los primeros estudios simplemente cortaron los sistemas de raíces en trozos pequeños y determinaron la proporción de los trozos que eran micorrícicos. Probablemente el método más popular hoy en día se basa en la técnica de intersección de líneas ideada por Newman (1966), que posiblemente se aplicó por primera vez a las micorrizas en 1975 (Sparling & Tinker 1975). Las micorrizas son las simbiosis complejas, y los hongos involucrados producen una variedad de estructuras dentro de la raíz. La cuantificación de estas estructuras (hifas, arbusculos, vesículas) se estandarizó mediante el método propuesto por McGonigle *et al.* (1990).

Aunque ya había muchas descripciones independientes de la micorriza arbuscular a fines del siglo XIX y principios del XX, la verdadera identidad de los hongos involucrados permaneció desconocida durante muchas décadas (Koide & Mosse 2004). Su identidad era tan poco clara que en un momento circuló la posibilidad de que un solo hongo pudiera formar tanto las ectomicorrizas como las micorrizas arbusculares (Lohman 1927). La incapacidad para identificar adecuadamente un hongo como micorrícico arbuscular fue causada en gran medida por la incapacidad de cultivar independientemente cualquiera de este tipo de hongos. La forma clásica de identificar un agente de enfermedad (y, por extensión, los hongos responsables de la simbiosis micorrícica) es aplicar el postulado de Koch, y uno de los pasos necesarios es el aislamiento y cultivo del organismo involucrado (Koide & Mosse 2004). Desde los primeros días parece haber intentos de cultivar de forma independiente hongos micorrícicos arbusculares. Janse fracasó, al igual que Gallaud (Rayner 1927), Peyronel (Harley 1991) y Jones (1924). A menudo, los investigadores intentaron utilizar los medios de nutrientes estándares o los medios estándares modificados con algún "componente vital". Magrou (1946), trabajando en Francia, observó el crecimiento de hongos en los extremos cortados de las hifas intramáticas en trozos de raíces de patata esterilizadas en la superficie en cultivos de gotas colgantes. Las hifas emergentes crecieron con bastante vigor,

pero no fue posible obtener el subcultivo. Su crecimiento se detuvo cuando la pieza de la raíz de soporte se volvió moribunda. Stahl en 1949 encontró que el hongo micorrízico arbuscular podía crecer 10 cm a través de arena estéril si permanecía adherido a un hospedador, pero ella también fracasó con su cultivo independiente (Stahl 1949).

En 1961, Barrett informó sobre el aislamiento y cultivo de hongos a partir de raíces micorrízicas arbusculares a través de una etapa de transición de crecimiento en trozos de semilla de cáñamo. Llamó al hongo *Rhizophagus* y afirmó que él produjo las micorrizas arbusculares en otras plantas testadas (Barrett 1961). La repetición de aislamiento del hongo de estas plantas requirió de nuevo la fase transicional de las semillas de cáñamo. Mosse (1961) obtuvo las micorrizas arbusculares inoculando algunas plantas con este hongo en un experimento en macetas abierta mantenido durante mucho tiempo, pero las pruebas posteriores con plantas mejor protegidas fallaron (Mosse 1963). Gerdemann (1971) fue incapaz de cultivar el hongo utilizando la técnica de las semillas de cáñamo.

Debido a que los hongos micorrízicos arbusculares no podían ser cultivados, sus identidades como los hongos responsables de la simbiosis micorriza arbuscular tuvieron que establecerse de otras formas. En las décadas de 1920 y 1930 Peyronel (1923, 1924, 1937) rastreó las hifas desde las micorrizas a las esporas de *Endogone fuegiana*, *Endogone vesiculifera* y otras especies de *Endogone*. Él también propuso la noción de que el síndrome típico de las micorrizas arbusculares se debía a una infección dual por una *Rhizoctonia* y una *Endogone*, y esto era una creencia generalizada en este tiempo (Koide & Mosse 2004). Sin embargo, Peyronel no hizo pruebas para ver si la inoculación con algún hongo en particular resultó en una micorriza arbuscular típica. Esto no sucedió hasta la primera "infección micorrízica vesicular-arbuscular" exitosa en la fresa (Mosse 1953) utilizando esporocarpos no estériles de un hongo inicialmente llamado *Endogone mosseae* en su honor (Nicolson & Gerdemann 1968), que más tarde se convirtió en *Glomus mosseae*. Curiosamente, la publicación de Mosse de 1953 que describe su investigación histórica constaba solo de tres párrafos muy breves (Koide & Mosse 2004).

La inoculación con esporocarpos esterilizados en la superficie asociados con raíces micorrízicas de fresa también produjo las micorrizas arbusculares en manzano, trigo, varios pastos, tomate y lechuga en los experimentos de macetas abiertas, lo que demuestra su amplia gama de los hospedadores (Mosse 1956). Gerdemann (1955a) también mostró que las esporas de su aislado "tipo B", más tarde llamado *Gigaspora gigantea*, tenían una amplia gama de hospedadores y podían formar las micorrizas arbusculares con varias especies de las plantas, como trébol rojo, maíz, fresa y trébol dulce. Los experimentos de Gerdemann y Mosse establecieron así bien la ausencia de una especificidad estricta del hospedador para al menos algunos hongos micorrízicos arbusculares, y juntos proporcionaron la evidencia de que las micorrizas arbusculares podrían ser causadas por más de una especie fúngica. Gerdemann (1955a) tuvo el cuidado de notar que la micorriza de sus esporas "tipo B" era arbuscular y que no se producían vesículas, lo que distinguía su hongo del usado por Mosse. Por lo tanto, quedó claro que había al menos dos patrones de desarrollo simbiótico de los hongos micorrízicos arbusculares (Koide & Mosse 2004).

Todas las exploraciones confirmaron la aparición generalizada de la infección por HMAs con la notable excepción de *Chenopodiaceae*, *Centrospermae* y algunas familias más pequeñas (ver Gerdemann 1968).

El número de investigadores de micorrizas en el mundo en la década de 1950 era muy pequeño (Hacskeylo 1985). La mayoría estaban en contacto entre sí a través de correspondencia, intercambios de literatura, visitas personales y reuniones. El progreso de la investigación fue lento, y fue relativamente fácil mantenerse al tanto de "todo lo que había que saber sobre el tema". A finales de la década de 1960, el ritmo de la investigación se había acelerado. El aumento de la comunicación entre investigadores en reuniones internacionales y la difusión de información sobre las micorrizas a través de las publicaciones y conferencias pareció cristalizar la validez y la importancia de las relaciones micorrizas. Desde la década de 1970 hasta el presente, el número de micorrizas se ha vuelto muy grande y existe una aceptación generalizada de la importancia de las micorrizas. La mayoría de los científicos de las plantas tienen al menos algún conocimiento del tema.

Investigaciones tempranas sobre efectos de HMAs en el crecimiento de la planta hospedadora

Durante muchos años, los investigadores solo especularon sobre los efectos de los HMAs en el crecimiento de las plantas (Koide & Mosse 2004). Naturalmente, la mayoría de los investigadores tendían a considerar a los hongos que infectan los tejidos vegetales como patógenos o parásitos. El primer nombre "Rhizophagus" (Dangeard 1900), literalmente "devorador de raíces", revela claramente el prejuicio de Dangeard. Si bien Rayner (1926-1927) admitió que los hongos ectomicorrízicos podrían ser beneficiosos para sus huéspedes, no estaba dispuesta a afirmar lo mismo de los HMAs. Sin embargo, dijo que solo los experimentos con plantas micorrízicas y no micorrízicas podrían establecer la verdad. La "patología" de la micorriza arbuscular era un tema importante en las décadas 1920-1930 (Burgess 1936). Un grupo de investigadores (Jones 1924; O'Brien & MacNaughton 1928; Koch 1935; Hildebrand & Koch 1936) las consideró

patógenos o precursores de enfermedades en las fresas, el tabaco, las legumbres y otras especies de plantas. Estos primeros supuestos son bastante interesantes porque, con la notable excepción de Jones (1924), la mayoría de los primeros observadores no notaron ningún signo de patología en los tejidos del huésped. Aunque Jones creía que los hongos eran patógenos, también señaló que "... el notable vigor de estas plantas en cualquier localidad difícilmente puede atribuirse a la ausencia de este hongo". La evidencia más fuerte de parasitismo puede haber sido la pérdida bastante rápida de la integridad de la arbuscúlo o su "digestión", como se la denominaba (Gallaud 1905).

En cualquier caso, a pesar de las conjeturas sobre los efectos negativos de los HMAs sobre el crecimiento de las plantas, inicialmente no hubo experimentos para determinar sus efectos (Koide & Mosse 2004). En 1950 Harley declaró que se sabe poco o nada de la fisiología de la asociación micorrícica arbuscular (Harley 1950). La primera demostración experimental de los efectos de HMAs sobre el crecimiento de las plantas ocurrió probablemente en 1943 en Japón – Asai (1943) demostró que las plantas micorrizadas crecían más rápido que las plantas no micorrizadas, utilizando el suelo no estéril como inóculo. En Europa el estudio de la función de la simbiosis avanzó en 1957, cuando Mosse publicó un informe que mostraba que la infección por las MAs conducía a un mejor crecimiento de las plántulas y los esquejes clonales de yemas de hojas de manzano. Ella usó esporocarpos de *Endogone (Glomus) mosseae* para inocular plantas que crecieron en suelo esterilizado en autoclave. En 1958, Peuss demostró que la inoculación con las raíces micorrizadas aumentaba el crecimiento del tabaco en el subsuelo o en el suelo en barbecho. En 1963, Clark, utilizando como inóculo las raíces micorrizadas esterilizadas en la superficie, informó de un aumento del crecimiento de los tulipífero de Virginia (*Liriodendron tulipifera*) plantados en un suelo fumigado, y Meloh (1963) demostró que el crecimiento del maíz y la avena podría mejorarse mediante los HMAs. Gerdemann (1964) también demostró un mejor crecimiento del maíz. Él cultivó las plantas en el suelo al vapor, inoculando sus plantas tratadas con los esporocarpos y sus plantas de control con lavados de esporocarpos, una técnica que se convertiría en el estándar para introducir microorganismos coexistentes en el medio de control. Probablemente fueron estas primeras observaciones de la promoción del crecimiento de las plantas las que llevaron al gran aumento en la popularidad de la investigación sobre las micorrizas arbusculares en la década siguiente. Se logró un mayor progreso en la comprensión de los efectos de los HMAs sobre el crecimiento de las plantas mediante la producción de grandes volúmenes de inóculo iniciado a partir de los aislados únicos de especies de los hongos producidos en los "cultivos en macetas" (Nicolson 1967; Gerdemann 1971).

Es interesante la discusión sobre los términos "infección", "colonización" y "micorrización". Durante muchos años se refería a la asociación como una infección (Koide & Mosse 2004). Varios investigadores consideraron que el término era peyorativo e implicaba un estado de enfermedad. Quizás el término "infección" simplemente se haya quedado de los primeros días en que se suponía que la asociación era parasitaria o patógena. Por tanto, se pensó que la "colonización" era la definición más precisa. Sin embargo, otros han utilizado el término "micorrización", por ejemplo, Koide & Mosse (2004) se inclinan en esta dirección si es necesario tomar una decisión. La "micorrización" tiene la ventaja de la "colonización" porque es neutral con respecto a los efectos sobre el hospedador. Además, "micorrización" es una palabra única que no requiere la adición de "micorriza" como en "colonización micorrícica".

Absorción de nutrientes por el micelio extrarradical – investigaciones tempranas

Inicialmente se desconocía la causa de los efectos positivos de los HMAs sobre el crecimiento de las plantas. Por ejemplo, Mosse (1957) no analizó el contenido de fósforo (P) de sus tejidos de manzana. La sospecha desde el principio fue que los hongos de alguna manera aumentaron la absorción de nitrógeno (N). Algunos sintieron que los hongos ayudaron a descomponer la materia orgánica del suelo como fuente de N o, quizás, que lo fijaron (Lohman 1927). Rayner (1927) escribió que "es bueno recordar el hecho de que, en el mundo vegetal, la severidad de la lucha por la existencia se centra no infrecuentemente en la competencia por compuestos adecuados de nitrógeno ... A priori, no es descabellado creer que la íntima asociación con el micelio del hongo, tan común en todos los grupos de plantas vasculares y también en los miembros taloides de la Bryophyta, no es más que otra manifestación de la urgencia de este problema del nitrógeno entre las plantas."

En 1959, Baylis en Nueva Zelanda fue, quizás, el primero en sugerir que el efecto beneficioso de las micorrizas estaba mediado por la absorción de P. Las plántulas micorrizadas de *Griselinia* cultivadas en un suelo deficiente en P consumieron de 3 a 5 veces más P que las plántulas no micorrizadas. En 1964, Gerdemann también demostró que las plantas sin micorrizas presentaban "síntomas graves de deficiencia de fósforo" y tenían concentraciones de P significativamente más bajas y concentraciones más altas de K y Mg que las plantas micorrizadas. Gray (1964) mostró que las plantas con micorrizas contenían más P que las plantas sin micorrizas. Holevas (1966) mostró además efectos positivos de la infección por micorrizas en suelos deficientes en P, pero no en suelos a los que se añadió P adicional. Los resultados similares fueron informados por Daft y Nicolson (1966), Murdoch *et al.* (1967), Nicolson (1967) y Hayman y Mosse (1971).

En muchos otros experimentos con una variedad de especies de plantas, los investigadores estudiaron los efectos de agregar P en varias cantidades y de solubilidad variable en el crecimiento de plantas micorrícicas y no micorrícicas. Baylis, quien fue el mentor de una notable segunda generación de investigadores de micorrizas arbusculares, estudió las respuestas de crecimiento a la infección por las micorrizas de cinco especies de plantas en tres niveles de P agregado (Baylis 1970, 1972b). Concluyó que las especies se clasificaron en tres grupos según su requerimiento de un valor mínimo de P disponible, por debajo del cual crecieron muy poco. Pensó que este valor umbral podría relacionarse con la extensión de la interfaz raíz-suelo, y sugirió que los HMAs y los pelos radicales eran esencialmente mecanismos alternativos para la absorción de P de las plantas. Estos estudios confirmaron las observaciones de Schlicht (1889) de que las plantas con micorrizas prosperaban en los suelos pobres en nutrientes y que las micorrizas eran particularmente frecuentes en las especies de plantas con las raíces gruesas y carnosas, pocos pelos o sistemas radicales reducidos. Otros cinco autores hicieron observaciones similares entre 1900 y 1923, y fueron resumidas por Peyronel (1937): "Las plantas se dividen en dos grandes grupos de acuerdo con el desarrollo de sus raíces: aquellas con raíces muy delgadas en forma de hilo con pelos radicales largos son más bien escasas en micorrizas cuando todavía están en estado de vida activo y aquellas con raíces gruesas y carnosas suelen ser fuertemente micorrizadas".

Baylis (1972a) enfatizó que la longitud del pelo radical es un buen predictor del beneficio de los hongos micorrícicos. Abbott y Robson (1984) y más formalmente Koide (1991) ofrecieron un refinamiento de esta hipótesis. Indicaron que la predicción del beneficio de los hongos micorrícicos depende tanto del suministro de P, que se ve afectado por la longitud del pelo radical, como del requerimiento de P, tal como lo representa el potencial de crecimiento de la planta. Por lo tanto, la medida en que el requerimiento de P excede el suministro de P determina la respuesta de la planta (Koide & Mosse 2004).

Las leguminosas tienen un requerimiento relativamente alto de P para el desarrollo de nódulos y la fijación de nitrógeno. Asai (1944) fue probablemente el primero en señalar que los niveles normales de nodulación pueden depender de la presencia de hongos micorrícicos. Las primeras observaciones de Asai se confirmaron y ampliaron en numerosas publicaciones sobre una serie de leguminosas (Crush 1974; Daft & El-Giahmi 1974; Smith & Daft 1975; Mosse *et al.* 1976; Powell 1976; Barea *et al.* 1988).

Peyronel (1950) escribió que "... el desarrollo del micelio en estas micorrizas no se limita en absoluto a la corteza de las raíces, sino que se extiende en muchos filamentos al suelo circundante; esto hace pensar que el endófito, además de modificar las propiedades osmóticas y enzimáticas de las células infectadas, puede absorber del suelo al menos una parte de los principales nutrientes necesarios para la planta simbiote". Por lo tanto, el P extra en las plantas micorrizadas podría deberse a un efecto micorrícico indirecto sobre la estructura o fisiología de la raíz, o a la absorción directa por parte de las hifas con posterior transferencia a la raíz, o ambas causas (Sanders & Tinker 1973).

Al principio, Sanders y Tinker (1973) razonaron que las hifas absorbían y transferían P al hospedador porque la entrada de P en las raíces micorrícicas era sustancialmente mayor que en las raíces no micorrícicas, que estaba limitado por la difusión. La distinción entre los efectos indirectos sobre la raíz y los efectos directos de las hifas fue posible gracias a la separación espacial de las raíces colonizadas y el micelio extramatricial (Hattingh *et al.* 1973; Schüepp *et al.* 1987). El método básico de Schüepp *et al.* (1987), que empleó las mallas finas para separar las raíces de los compartimentos de las hifas, posteriormente condujo a muchas observaciones importantes, incluido el descubrimiento de que algunas especies de hongos exploran principalmente el suelo inmediatamente adyacente a la raíz, mientras que otras especies lo exploran a mayor distancia (Jakobsen *et al.* 1992a, 1992b). La existencia de tal diversidad funcional entre los HMAs sugiere que una combinación de varias especies de hongos podría aumentar la efectividad de la extracción de fosfato del suelo. La separación de los hongos de los compartimentos radicales también condujo al descubrimiento de que los hongos pueden absorber la mayor parte del P eventualmente adquirido por la planta y, en algunos casos, los hongos realizan prácticamente toda esta función (Pearson & Jakobsen 1993; Smith *et al.* 2003)!

El P adicional en las raíces micorrizadas podría deberse a una mejor exploración del suelo por el micelio extramatricial, o a la capacidad del hongo para utilizar o movilizar las fuentes de P del suelo que no están disponibles para las raíces de las plantas. Después del etiquetado con ^{32}P del fosfato lábil en el suelo, las actividades específicas de P en plantas micorrizadas y no micorrizadas no fueron significativamente diferentes. Esto sugirió que el mecanismo principal por el cual los HMAs mejoran la absorción de P es a través de una exploración más extensa del suelo en lugar de una capacidad única para movilizar fuentes de P no disponibles para las plantas (Sanders & Tinker 1971; Hayman & Mosse 1972).

Si bien la gran parte del P en el suelo es inorgánica, una gran fracción también se puede encontrar en los compuestos orgánicos. Sabemos desde hace bastante tiempo que las raíces de muchas especies de las plantas secretan las fosfatasas para ayudar a hidrolizar el fosfato de dichos compuestos, pero solo recientemente se obtuvo la evidencia de que los HMAs podrían hacer lo mismo (Joner *et al.* 2000; Koide & Kabir 2000).

La demostración de que los HMAs, libres de microorganismos contaminantes, podían producir las fosfatasa externas sólo fue posible gracias a la disponibilidad de los cultivos de micorrizas *in vitro*, pero estos son un desarrollo relativamente reciente (Koide & Mosse 2004). En 1950, Harley escribió "Un mayor avance debe esperar un mayor éxito en el aislamiento de los endófitos y en el trabajo fisiológico con ellos en la cultura". Todos los intentos de cultivo independiente de un HMA fueron infructuosos. Claramente, si se prosiguiera con la investigación sobre la función del micelio extrarradical, habría que desarrollar otro método. Las primeras micorrizas monoxénicas (de dos miembros) se produjeron inoculando las plántulas de fresa que crecían en los tubos de ensayo que contenían diversas mezclas de suelo franco, turba y carbón esterilizadas en autoclave u óxido de propileno con esporas de *Glomus mosseae* esterilizadas en la superficie (Mosse 1956). En varias pruebas, del 25 al 60% de las plántulas inoculadas se convirtieron en micorrizas. Experimentos posteriores con plántulas de trébol que crecen en varios medios de agar nutritivo arrojaron información sobre los requisitos para el establecimiento de los cultivos monoxénicos y también sobre el efecto de las "bacterias auxiliares" (*Pseudomonas* sp.) en la entrada del hongo en la raíz (Mosse 1962). El desarrollo de los cultivos monoxénicos significó que se podrían producir las cantidades relativamente grandes de micelio extrarradical, adherido a las plantas hospedadoras vivas, en un cultivo artificial. Se abrió así la puerta a la investigación sobre la fisiología y la genética del micelio. La investigación fundamental de Mosse finalmente condujo a la experimentación con los cultivos de órganos radicales (Mosse & Hepper 1975; Mugnier & Mosse 1987) y al eventual desarrollo en Quebec de las micorrizas de raíz de zanahoria transformadas *in vitro*. La investigación fue iniciada por Bécard y Fortin (1988), quienes fueron los primeros en producir una micorriza de órganos radicales que podía esporular. El método básico se modificó posteriormente para producir aún más hifas y esporas de hongos en ausencia de raíces en un lado de un cultivo en placa dividida (St. Arnaud *et al.* 1996).

Muchos otros tipos de estudios, tanto fisiológicos como genéticos, fueron posibles con la capacidad de cultivar una micorriza *in vitro*. Por ejemplo, este sistema permitió a demostrar la necesidad de formar los arbusculos para establecer la biotrofia fúngica (Bécard & Piché 1989a). También les permitió mostrar los efectos positivos sinérgicos del CO₂ y los exudados de las raíces sobre el crecimiento de hongos (Bécard & Piché 1989b). Los efectos positivos del CO₂ son consistentes con estudios anteriores de Mosse (1959a), quien mostró que la germinación de esporas de *Glomus mosseae* fue estimulada por sustancias volátiles creadas por otros microorganismos del suelo que crecen a partir de partículas del suelo subyacentes.

Las opiniones anteriores sobre la patogenicidad putativa de la simbiosis se basaban a veces en la escasez de los puntos de entrada, lo que impediría cualquier transferencia significativa de nutrientes del hongo a la planta (Koide & Mosse 2004). Sin embargo, Bielecki (1973) calculó que con cuatro puntos de entrada de hifas por milímetro de longitud de la raíz e hifas extendiéndose 20 mm desde la superficie de la raíz, ambas suposiciones confirmadas experimentalmente, la absorción de P por unidad de superficie sería 60 veces mayor si la difusión de P en el suelo fuera limitante, y 10 veces mayor si no lo fuera. Para que esto funcione, debe producirse la entrega de P desde las hifas externas a las internas. Cox *et al.* (1975) mostraron que existían gránulos de polifosfato dentro de las hifas, y se planteó la hipótesis de que la corriente citoplasmática observada con frecuencia era el mecanismo principal para el transporte a larga distancia de este polifosfato (Cox *et al.* 1975; Cox *et al.* 1980; Callow *et al.* 1978; Cooper & Tinker 1981). Más tarde se demostró en un hongo ectomicorrícico que la presencia de los gránulos de polifosfato puede ser un artefacto de la fijación de tejidos para microscopía y que el polifosfato *in vivo* es realmente soluble, al menos en el hongo ectomicorrícico *Pisolithus tinctorius* (Orlovich & Ashford 1993). Sin embargo, los primeros estudios de Cox y sus colegas les sugirieron lo que ahora consideramos el principal mecanismo para el transporte de P a larga distancia a través de las hifas (Koide & Mosse 2004). La presencia de fosfatasa alcalina en las vacuolas de los hongos sugirió una forma de hidrolizar el polifosfato antes de transferirlo al huésped (Gianinazzi *et al.* 1979).

La siguiente pregunta era cómo el P podía salir del hongo y entrar en las células de la raíz. El examen microscópico de las raíces generalmente revela los arbusculos en varias etapas de formación y descomposición, sugiriendo a algunos un papel para la descomposición de los arbusculos en la transferencia de nutrientes. En 1975, Woolhouse señaló que "existe una implicación persistente en la literatura de las micorrizas endotróficas de que el principal intercambio de materiales, particularmente del hongo al huésped, depende del deterioro y la ruptura final de los arbusculos". Recordemos que los "esporangiolos" observados hace mucho tiempo (Janse 1897; Gallaud 1905) eran los arbusculos en varias etapas de descomposición. Ahora damos por sentado que la descomposición del arbusculo no es necesaria para la transferencia de nutrientes (Koide & Mosse 2004). Bowen y Rovira (1968) pueden haber estado entre los primeros en concluir que la transferencia de nutrientes del hongo al hospedador ocurrió a través de los arbusculos funcionales intactos, seguidos por el modelo de Woolhouse para el intercambio de transmembrana activo (Woolhouse 1975). Marx *et al.* (1982) presentaron lo que quizás fue la primera evidencia bioquímica consistente con el papel del arbusculo intacto en la transferencia de P. Demostraron que el plasmalema del hospedador, que invagina alrededor de las hifas arbusculares,

tenía una actividad ATPasa muy alta (posteriormente se demostró que era H⁺-ATPasa; Gianinazzi-Pearson *et al.* 1991, 2000), lo que sugiere la presencia de los mecanismos de transporte activos. Kinden y Brown (1975) supusieron a partir de su estudio con microscopio electrónico de barrido que, si bien la gran superficie del arbusculo sugirió que la estructura intacta era al menos en parte responsable de la transferencia de nutrientes, la corta vida útil del arbusculo sugirió que la descomposición del arbusculo también contribuyó significativamente a la transferencia de nutrientes. No obstante, Cox y Tinker (1976) concluyeron que la digestión de arbusculo no era necesaria para tener en cuenta el P transferido, basándose en la vida útil calculada de arbusculo, el volumen de arbusculo y la concentración de P. Tomada en su conjunto, la evidencia ultraestructural y fisiológica sugiere que la mayor parte del intercambio de nutrientes ocurre a través de la interfaz *viva* hospedador-hongo. Por supuesto, eso no excluye la posibilidad de que se produzca un intercambio de nutrientes adicional tras la muerte del arbusculo (Koide & Mosse 2004).

El fósforo no es el único elemento mineral que los HMAs absorben y transportan al huésped. Gilmore (1971) pudo haber sido el primero en señalar que los HMAs podrían aumentar el contenido de Zn del huésped, y Ross y Harper (1970) demostraron lo mismo para Cu. Heap y Newman (1980) fueron quizás los primeros en demostrar la existencia de los vínculos de hifas entre las raíces de la misma o diferentes especies de las plantas. Ritz y Newman (1985) demostraron además que tales vínculos podrían transferir cantidades significativas de P de las raíces moribundas a las vivas.

Biotrofia fúngica y regulación del crecimiento fúngico – historia de las investigaciones

Hace tiempo, Jones (1924) observó que las plantas que crecen en suelos ricos suelen estar menos infectadas que las que crecen en suelos pobres. Muchos años después, en una serie de artículos, Daft y Nicolson (1966, 1969) investigaron las relaciones entre la infección micorrízica y el P del suelo. Demostraron que la infección micorrízica disminuyó a mayores disponibilidades de P (Nicolson 1967; Daft & Nicolson 1969). Años más tarde, estos y otros resultados llevaron a Hayman a comentar sobre la aparente naturaleza "autorreguladora" de la simbiosis (Hayman 1983), sugiriendo que, cuando el coste para el anfitrión de mantener un hongo micorrízico excede el beneficio, la naturaleza selecciona mecanismos fisiológicos del hospedador para reducir o eliminar el hongo. Los estudios bioquímicos resumidos por Fortin *et al.* (2002) han proporcionado una visión fascinante de las señales previas a la infección entre las raíces y los tubos germinales de los hongos que se aproximan y que también pueden controlar cuantitativamente el crecimiento de los hongos y la progresión de la simbiosis.

Historia de la taxonomía en las micorrizas arbusculares

La taxonomía de los HMAs comienza en 1844 con las descripciones de las especies *Glomus microcarpus* y *G. macrocarpus* (Tulasne & Tulasne 1844). Años más tarde, estas especies fueron trasladadas al género *Endogone* por la similitud de sus esporas con las zigosporas de estos últimos (Tulasne & Tulasne, 1851). En 1873, se creó el género *Sclerocystis* agrupando aquellos HMAs que formaban esporocarpos organizados (Berkeley & Broome, 1873). Así, en 1922 las MAs se ubicaban dentro de la familia Endogonaceae (Orden Mucorales) (Thaxter 1922), y se comenzó a sugerir que los hongos del género *Endogone* eran los formadores de las 'micorrizas vesículo-arbusculares'. Sin embargo, es Mosse (1953) quien finalmente comprueba que una de las especies de *Endogone* era capaz de formar la simbiosis al inocular esporocarpos en raíces de frutilla creciendo en suelo estéril. Tras este importante hallazgo, se nombró a esa especie como *Endogone mosseae* (= *Glomus mosseae* = *Funneliformis mosseae*), y se confecciona la primera clave para la identificación de las especies *Endogone* (Mosse & Bowen 1968). Años más tarde, Gerdemann y Trappe (1974) revisaron la familia Endogonaceae (Phylum Zygomycota) y reconocieron los siguientes géneros como formadores de MA: *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora*, *Gigaspora* y *Endogone*. Luego, Walker y Sanders (1986) incluirían los géneros *Entrophospora* (Ames & Schneider 1979) y *Scutellospora*.

En la década de los 80s, los taxónomos Walker (1983) y Morton (1988) realizaron un gran aporte a la taxonomía proponiendo nuevos términos y definiciones a los caracteres morfológicos de las esporas de los hongos MA. En 1990, Morton y Benny agregaron nuevos caracteres de clasificación, como el desarrollo de la espora y el modo de germinación, describiendo detalladamente al orden Glomales, que luego pasó a denominarse Glomerales, conformado por 3 familias: Glomeraceae (*Glomus* y *Sclerocystis*), Acaulosporaceae (*Acaulospora* y *Entrophospora*) y Gigasporaceae (*Gigaspora* y *Scutellospora*)

A partir de los 90s, las técnicas moleculares comenzaron a ser incluidas en la taxonomía de los hongos MA (Simon *et al.* 1993; Redecker *et al.* 2000b). Morton & Redecker (2001) combinaron análisis moleculares, morfológicos y bioquímicos para definir dos nuevas familias a partir del orden Glomerales (Archaeosporaceae y Paraglomaceae). En 1998, una nueva clase es propuesta para los hongos MA (Clase Glomeromycetes) dentro del Phylum Zygomycota (Cavalier-Smith 1998). Años más tarde, la demostración de que los hongos MA son un grupo monofilético resulta en la

conformación de un nuevo clado con 4 órdenes – Phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.* 2001). Desde entonces, numerosos cambios ocurrieron en la taxonomía de las MA, y nuevos órdenes y familias fueron creados (Oehl & Sieverding 2004; Sieverding & Oehl 2006; Walker *et al.* 2007; Schüßler & Walker 2010; Oehl *et al.* 2011a,b,c; Goto *et al.* 2012).

En los últimos años, los avances en el área molecular han permitido una mayor comprensión de las relaciones filogenéticas y han suscitado cambios dentro del sistema de clasificación de estos hongos. En el 2013, se elabora una nueva clasificación del Phylum Glomeromycota basada en el análisis consenso de tres regiones ribosomales: la subunidad pequeña (18S), la subunidad grande (28S) y el gen ITS (ITS1-5.8S-ITS2) (Redecker *et al.* 2013). Bajo esta reconstrucción filogenética, se describieron un total de 9 familias y 18 géneros.

Actualmente, la clasificación de las MA a nivel Phylum se encuentra en continuo cambio y debate. Basados en estudios filogenéticos y en la estimación de los tiempos de divergencia, Tedersoo *et al.* (2018) revalidaron la posición de los hongos MA dentro del Phylum Glomeromycota, en lugar del Phylum Mucoromycota y Subphylum Glomeromycotina propuesto por Spatafora *et al.* (2016). A nivel clase, los Glomeromycota se han clasificado como: Glomeromycetes (comprendiendo los órdenes Diversisporales, Gigasporales y Glomerales), Archaeosporomycetes y Paraglomeromycetes (Oehl *et al.* 2011a).

Inoculaciones con hongos micorrízicos arbusculares – primeros estudios

Los HMAs se encuentran comúnmente en la mayoría de los suelos del mundo (Gerdemann 1968). Su distribución en suelos es mucho más cosmopolita que la de los hongos ectomicorrízicos. Por lo tanto, es más probable que las inoculaciones de campo impliquen la sustitución o fortificación de especies mediante el aumento de los niveles de población de simbiontes fúngicos existentes.

Peyronel (1923) sugirió por primera vez que los hongos vesicular-arbusculares eran especies de *Endogone*. Pero faltaron pruebas hasta que Mosse (1956) encontró esporocarpos de *Endogone* adheridos a raíces de fresa micorrízicas. Con los esporocarpos, inoculó las raíces de fresa no infectadas y sintetizó endomicorrizas en el cultivo en maceta. Los investigadores habían utilizado previamente inóculo de suelo para infectar raíces, pero no se había identificado el endófito (Vozzo 1969).

Gerdemann (1955) ideó una técnica de tamizado y decantación en húmedo para obtener varias especies de *Endogone* del suelo. Este procedimiento recupera suficientes esporas para proporcionar inóculo para síntesis de micorrizas. Gerdemann ha inoculado plantas en invernadero y sintetizado micorrizas en maíz, cebolla, fresa, trébol rojo y álamo amarillo.

Baylis (1967), en ensayos con *Griselinia* en Nueva Zelanda, cultivó plántulas en un suelo en que se sabía que tenía hongos endomicorrízicos. Más tarde transfirió las plántulas a suelo esterilizado, donde las plántulas con micorrizas crecieron mejor que las plántulas que carecían de tales asociaciones.

Ninguna de estas técnicas implica inóculos de cultivo puro. Barrett (1961) informó que ha aislado *Endogone* (*Rhizophagus*) de micorrizas y ha reinoculado con éxito para sintetizar las micorrizas arbusculares. Otros, sin embargo, no han podido establecer infecciones a partir de sus aislamientos.

Después de su trabajo con las fresas, Mosse (1962) utilizó los procedimientos asépticos para inocular las plántulas de trébol cultivadas en el agar con las esporas de *Endogone* esterilizadas en la superficie. Este fue el primer informe confirmado de una *Endogone* en un cultivo puro con las plántulas cultivadas asépticamente. Aun así, la infección no tuvo éxito a menos que se acompañara de los filtrados de cultivo, EDTA, pectinol o *Pseudomonas* sp. Mosse propuso que la especie bacteriana producía enzimas proteolíticas que promovían la infección. Sin embargo, el nitrógeno soluble agregado al medio inhibió completamente la penetración en las raíces.

Para probar la posibilidad de que los organismos se adhieran a las esporas de *Endogone* utilizadas como inóculo, Clark (1969) utilizó esporas vivas y muertas como inóculos en el arce azucarero, el arce negundo, el álamo amarillo y el fresno blanco americano. Las esporas muertas por perforación con una aguja se agregaron a la tierra esterilizada en macetas de control en el mismo número que se agregaron esporas vivas a las macetas inoculadas. Esto aseguró una microflora similar tanto en las macetas inoculadas como en las de control. Las plántulas en macetas con las esporas perforadas nunca exhibieron la respuesta de crecimiento observada en plantas inoculadas con esporas vivas.

Gerdemann (1970) publicó una reseña sobre los experimentos de inoculación con HMAs. Describió muchas investigaciones realizadas en suelo estéril o no estéril, y con esporas de *Endogone* o raíces micorrízicas como inóculos.

Según Vozzo (1969), en casi todos los casos de inoculación satisfactoria, se informó de un aumento del crecimiento de micorrizas sobre plantas no micorrízicas. En algunos casos, las plantas infectadas no mostraron una respuesta de crecimiento obvia, pero sin embargo desarrollaron más peso seco que los controles (Daft & Nicolson 1966). Otros datos fisiológicos incluyen un aumento en la absorción de fósforo del suelo del maíz micorrízico sobre el maíz no

infectado (Gerdemann 1965). Gray y Gerdemann (1967, 1969) informan que el liquidámbar, el álamo amarillo y la cebolla micorrícicos acumulan más P^{32} del suelo en cultivo en macetas que las plantas sin micorrizas.

Vozzo (1969) sugirió que la capacidad de las micorrizas arbusculares para mejorar la absorción de fósforo bien puede ser su valor principal como inoculantes para las plantas en el campo.

Tratando de cultivar HMAs

Prácticamente todos los que alguna vez se interesaron por la micorriza arbuscular han intentado cultivar los endófitos (Mosse 1985). Se aisló una variedad de micelios septados, incluidos *Fusarium*, *Pythium*, *Rhizoctonia* y otros, de raíces esterilizadas en la superficie (ver Harley 1950). Ninguno de estos aislamientos produjo una infección adecuada cuando se volvió a inocular en condiciones estériles. Algunos informes merecen una consideración más detallada. En 1923 y nuevamente en 1937 Benjamino Peyronel, trabajando en Roma y más tarde en Turín, informó haber encontrado conexiones de hifas entre los cuerpos frutales de *Endogone vesiculifera*, *E. fuegiana*, y una forma de *E. macrocarpa* y el endófito en las raíces de varias plantas que crecen en la región alpina del Piccolo San Bernardo. Butler (1939), en una revisión muy bien informada, citó esta y otra fuerte evidencia circunstancial que apoya esta identificación de HMAs, y destacó el predominio de HMAs en el algodón en el Sudán.

Tres intentos de cultivar HMAs mostraron cierto éxito. Magrou (1946) obtuvo un crecimiento de hifas limitado a partir de raíces de *Arum* esterilizadas en la superficie en cultivos de gotas colgantes. El crecimiento óptimo se produjo a un pH 6,6 y fue estimulado por la albúmina de huevo y la peptona, en particular la vitamina B (ácido nicotínico) y los componentes de la aneurina, antes de algunos hallazgos más recientes de Hepper (1979). También señaló que la regeneración de hifas a partir de raíces infectadas era mejor cuando las raíces estaban en la etapa de formación de vesículas, anterior a algunos resultados de Biermann y Linderman (1983). Marianne Stahl (Stahl 1949) infectó las plantas jóvenes de *Marchantia gemmae* que crecían en arena estéril de talos micorrícicos lavados a una distancia de 3-4 cm. También obtuvo un crecimiento de hifas considerable a partir de talos suspendidos en agua de lluvia estéril, registrando nuevamente un pH óptimo entre 6,0-7,5, estimulación por albúmina de huevo y $CaCl_2$ al 1%. Quizás lo más intrigante son los resultados de J.T. Barrett (1947), quien afirmó haber cultivado un HMA, al que persistió en llamar *Rhizophagus*. Comenzando con micorrizas no esterilizadas, utilizó pequeños trozos de semilla de cáñamo como cebo y, después de varias transferencias a semilla de cáñamo fresca, obtuvo un hongo que creció en medios fúngicos normales. En las raíces de cáñamo, la infección por HMA era excepcionalmente intensa. El profesor Barrett afirmó que podía obtener una infección típica de MA por la inoculación con este hongo, pero estos resultados eran algo dudosos y nunca se publicaron (Mosse 1985).

Uno de los problemas en el estudio de las micorrizas arbusculares ha sido la dificultad de obtener cultivos puros de HMAs (Gerdemann 1955, 1961). Por lo tanto, gran parte del conocimiento sobre las MAs es esta época se ha obtenido con los "cultivos en macetas" que consisten en una única especie de *Endogone (Glomus)* mantenida en las raíces de plantas vivas cultivadas en suelo pasteurizado. Las esporas del hongo producidas en estos cultivos en macetas se han utilizado como inóculo para estudios de rango de hospedadores y crecimiento de plantas (Daft & Nicolson 1966; Gerdemann 1955, 1965; Gray 1964). Esta técnica no elimina la posibilidad de que los microorganismos contaminantes sean responsables de algunas de las diferencias de crecimiento observadas atribuidas a la infección por micorrizas. La falta de cultivos puros ha limitado seriamente las técnicas que pueden usarse para estudiar el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes por las plantas micorrícicas. También ha dificultado los estudios sobre la fisiología y el metabolismo de los hongos. Varios investigadores han intentado utilizar varios métodos para inocular plantas que compensan los posibles efectos de crecimiento inducidos por microorganismos contaminantes.

Mosse (1956) utilizó las esporas de HMA esterilizadas en su superficie aplicándolas en un sustrato esterilizado. Baylis (1959) utilizó el suelo no esterilizado como inóculo, utilizando para el control las plantas no colonizadas por HMA trasplantadas al suelo experimental. Gerdemann (1964) utilizó las esporas y los esporocarpos como inóculos frente a control con agua lavada de esporocarpos. Gray (1964) y Murdock *et al.* (1967) utilizaron como inóculo las raíces colonizadas por HMAs y de control – el agua lavada de las raíces colonizadas. Gerdemann (1965) también usó las raíces colonizadas por HMAs como inóculo, pero para control utilizó las raíces colonizadas autoclavadas.

Historia de investigaciones sobre aplicaciones de HMAs

La investigación sobre el valor potencial de los HMAs en la agricultura y la recuperación de tierras siguió a los descubrimientos en las décadas de 1950, 1960 y 1970 y mostró que los HMAs podían aumentar sustancialmente la absorción de P y el crecimiento de las plantas en determinadas circunstancias (Koide & Mosse 2004). Khan (1972) pudo haber sido uno de los primeros en demostrar que tal práctica podría ser beneficiosa en algunas circunstancias, pero con frecuencia resultaría antieconómica debido al alto costo de la producción de inóculo en relación con el costo del

fertilizante fosfatado (Menge 1985). Sin embargo, la practicidad de inocular suelos que son inherentemente bajos en potencial de inóculo, como las camas de vivero de cítricos estériles (Menge *et al.* 1977), los medios de cultivo estériles o los suelos que están muy alterados, puede ser más aceptable por agricultores. Por ejemplo, la revegetación de tierras alteradas y el curso de la sucesión de plantas en tales ambientes pueden verse fuertemente influenciados por la inoculación con los hongos micorrícicos. Gran parte de la literatura pertinente sobre el uso de los HMAs en la recuperación de suelos se resumió en una publicación editada por Williams y Allen (1984).

Los sustratos para macetas que se utilizan en el invernadero se formulan típicamente a partir de mezclas de materiales como turba, perlita y vermiculita y, por lo tanto, carecen de los hongos micorrícicos. Se han desarrollado inóculos a base de turba (Parent 1990), y estos son capaces de mejorar el crecimiento de las plantas en algunas condiciones (Ponton *et al.* 1990a, 1990b). Sin embargo, no está claro que los beneficios típicos de los HMAs en el aumento de la absorción de fosfato siempre ocurran en medios para macetas con baja adsorción de P (Biermann & Linderman 1983). No obstante, los efectos no nutricionales de los hongos micorrícicos, como los que afectan a la ramificación de las raíces (Berta *et al.* 1990, 1991), la producción de etileno (McArthur & Knowles 1992; Besmer & Koide 1999) o la protección contra patógenos (ver más abajo), aún pueden ser importantes.

En los años 1980 la mayoría de los inóculos se han producido en los cultivos en macetas utilizando mezclas de suelo (Wood 1985), pero se han desarrollado otras tecnologías en un intento de reducir los costos y aumentar la pureza. Estos incluyen el cultivo de película de nutrientes (Warner *et al.* 1985), la aeroponía (Hung & Sylvia 1987) o la hidroponía de arcilla expandida (Dehne *et al.* 1987). Ha habido algunas investigaciones notables para desarrollar los sistemas prácticos de producción de inoculación en la finca (Furlan 1993), y la producción a gran escala de las micorrizas *in vitro* también puede aumentar la practicidad del uso de inóculo (Adholeya 2003).

Relativamente al principio del uso de inóculos, los investigadores notaron que diferentes cepas de los hongos producían diferentes efectos sobre el crecimiento de las plantas (Mosse & Hayman 1971; Mosse 1972). Por lo tanto, la selección de las cepas superiores de HMAs que fueron notablemente eficaces en cultivos particulares fue una actividad importante durante un tiempo (Abbott & Robson 1982). Sin embargo, la capacidad de desplazar cepas autóctonas, incluso aquellas menos efectivas que las cepas superiores introducidas, a menudo resultó ser difícil (Abbott *et al.* 1983). Además, lo que es "superior" para un cultivo puede no serlo para otro cultivo sembrado posteriormente, y lo que es superior en un conjunto de condiciones ambientales puede no serlo en otro (Menge 1985). No obstante, algunos éxitos se consiguieron en al menos el establecimiento a corto plazo de cepas efectivas después de su inoculación en los ensayos de campo a gran escala (Owusu-Bennoah & Mosse 1979; Plenchette *et al.* 1981), pero sin saber cuánto tiempo persisten tales cepas introducidas.

Debido a los costes de producción y aplicación de inóculo, y las consecuencias impredecibles de la selección de cepas, la atención finalmente se centró en el manejo de las poblaciones de hongos micorrícicos existentes, por ejemplo, minimizando la alteración del suelo, reduciendo los períodos de barbecho, la aplicación de estimulantes químicos de la simbiosis y el uso adecuado de plaguicidas (Koide & Mosse 2004). Ya en 1964 Clark descubrió que la alteración física del micelio extrarradical (micelio extramatricial) reducía su capacidad para mantener un buen crecimiento de las plántulas de *Liriodendron tulipifera*, mientras que la inoculación con HMAs lo superó. Read y sus colegas también llamaron la atención sobre la importancia del micelio extramatricial preexistente para la infección de plántulas (Read *et al.* 1976). En 1975, Kruckelmann informó sobre algunos efectos importantes de diversas prácticas agrícolas sobre las densidades de clamidosporas micorrícicas de hongos. Por ejemplo, la fuerte perturbación debida al arado rotatorio redujo significativamente la densidad de esporas. En 1986, una investigación realizada en Canadá mostró que la alteración del suelo reduce la infección por micorrizas al alterar el micelio extramatricial, lo que reduce la absorción, el crecimiento y el rendimiento de P en el maíz (O'Halloran *et al.* 1986). Uno de los beneficios de minimizar la labranza, por lo tanto, es la reducción de la alteración del micelio extramatricial.

Thompson informó por primera vez en 1987 que los períodos prolongados de barbecho en los vertisoles australianos producían un "desorden de barbecho prolongado", cuya causa era una insuficiencia en el inóculo de micorrizas. Ahora sabemos que incluso los períodos cortos de barbecho, particularmente en combinación con las duras condiciones invernales, también pueden conducir a una disminución en el potencial de inóculo que puede superarse mediante cultivos de cobertura (Kormanik *et al.* 1980; France *et al.* 1985; Dodd & Jeffries 1986; Galvez *et al.* 1995).

Algunas investigaciones se centraron en el descubrimiento de exudados radicales, en su mayoría fenólicos, que podrían estimular el crecimiento del hongo y su entrada en la raíz (Gianinazzi-Pearson *et al.* 1989; Nair *et al.* 1991; Siqueira *et al.* 1991; Bécard *et al.* 1992; Chabot *et al.* 1992; Kape *et al.* 1992). Uno de estos compuestos fenólicos, la formononetina, se ha producido ahora comercialmente y se han realizado pruebas de campo (Elmer 2002).

El uso común de pesticidas en la agricultura llevó a algunos a determinar sus efectos sobre la simbiosis micorrícica arbuscular. Dependiendo del cultivo y el suelo, se descubrió que algunos pesticidas tienen efectos estimulantes, otros

depresivos y otros esencialmente no tienen un efecto significativo sobre los hongos micorrícicos. Gran parte de la literatura sobre este tema fue resumida por Smith (1978), Menge (1982) y Trappe *et al.* (1984).

Como reflejo natural de su formación básica en fitopatología, muchos investigadores han investigado las interacciones entre los hongos micorrícicos y los nematodos, virus y hongos fitopatógenos (resumidos en Dehne 1982; Graham 1986). Muchos investigadores han demostrado, por ejemplo, que los hongos micorrícicos pueden inhibir los hongos fitopatógenos (Baltruschat & Schoenbeck 1972; Chou & Schmitthenner 1974; Dehne & Schoenbeck 1979). En algunos casos, el efecto supresor de los hongos micorrícicos sobre el desarrollo de la enfermedad se determina a nivel tisular. Por ejemplo, Dehn y Dehne (1985) demostraron que, en ausencia de hongos micorrícicos, el hongo fitopatógeno *Cochliobolus* infectaba todos los tejidos de las raíces. Cuando estaban presentes los HMAs, el patógeno se limitaba a la epidermis y la exodermis. Otros han mostrado efectos negativos de los hongos micorrícicos sobre los nematodos fitopatógenos (Fox & Spasoff 1972; Hussey & Roncadori 1977; Cooper & Grandison 1986). En su mayor parte, desconocemos los mecanismos involucrados en tales interacciones (Azcón-Aguilar & Barea 1996b). Por ejemplo, en algunos estudios la infección por micorrizas aumentó la actividad de la fitoalexina (Morandi & Gianinazzi-Pearson 1985), mientras que en otros casos no lo hizo (Wyss *et al.* 1991).

Otros efectos no nutritivos de los hongos micorrícicos pueden ser muy importantes. En algunos aspectos, el énfasis inicial puesto en el papel de los hongos micorrícicos en la promoción del crecimiento de las plantas puede habernos distraído de otro papel muy importante que desempeñan como estabilizadores de la estructura del suelo (Clough & Sutton 1976; Nicolson & Johnston 1979, Tisdall & Oades 1979, Miller & Jastrow 2000) y como componentes integrales de una biota de suelo muy diversa (Bethlenfalvy & Schüepp 1994; Franke-Snyder *et al.* 2001).

Diversas teorías históricamente desarrolladas sobre las micorrizas arbusculares

Aunque los primeros investigadores a menudo tenían poca evidencia experimental, esto de ninguna manera impidió una discusión enérgica y prolongada sobre la probable importancia del fenómeno micorrícico. Había dos visiones básicamente opuestas: que la planta se beneficiaba de alguna manera de la asociación, o que los hongos eran patógenos leves, o incluso virulentos, sobre los que la planta ejercía algún mecanismo de control. Aunque muy consciente de su efecto beneficioso sobre el desarrollo temprano de las plántulas de las orquídeas, Bernard tendía a considerar la mayoría de las asociaciones de micorrizas como casos de parasitismo controlado. Gallaud apoyó este punto de vista para la micorriza arbuscular, en gran parte por motivos histológicos, considerando que las células mostraban alguna evidencia de resistencia a la invasión, pasivamente por depósito en una membrana alrededor del arbusculo y activamente por digestión de arbusculo. O'Brien y M'Naughton (1928) en Escocia y dos canadienses, Truscott (1934) y Koch (1935) incluso consideraron erróneamente que la micorriza arbuscular era la causa de varias pudriciones de la raíz, si no directamente, entonces como precursora de otros hongos más patogénicos.

Reed y Fremont (1935) observaron un mayor desarrollo de los arbusculos en las raíces de los cítricos que recibieron el estiércol de corral en comparación con las que recibieron cantidades equivalentes de fertilizante artificial. Si los arbusculos fueran la principal fuente de beneficio para el huésped, se argumentó, entonces que los abonos orgánicos pueden mejorar la eficacia de la infección por HMAs. Bruno Peyronel (1942) ha confirmado las observaciones anteriores de su padre Benjamino Peyronel (1940a, 1940b) sobre la relación entre la luz, el humus y la infección por HMAs, y concluyó que en las hepáticas la dependencia de la infección micorrícica de la intensidad de la luz era menos pronunciada en los suelos ricos en humus que en los suelos deficientes en humus. Principalmente debido al trabajo del Dr. Rayner sobre la ectomicorriza en un vivero forestal en Wareham, Inglaterra, el beneficio de los composts se vinculó a sus efectos sobre la infección micorrícica. Por lo tanto, los estudios de micorrizas se involucraron en la controversia mucho más antigua y aún continua de los abonos orgánicos versus los fertilizantes artificiales. Esto hizo poco para mejorar su reputación en la comunidad científica. Se pensaba que las ventajas mal definidas (que muchos cultivadores prácticos de plantas atribuían, y tal vez todavía atribuyen, a los composts y al abono orgánico) estaban mediadas por la infección por micorrizas (Mosse 1985). El libro de Sir Albert Howard (1940), "An Agricultural Testament", basado en sus experiencias con el compostaje en la India, finalmente selló el destino de los estudios de HMAs durante varias décadas. Se convirtieron en el "mal amee des microbiologists" ["no querido por los microbiólogos"] (Bertrand 1972) y sólo en los años 1980 se han recuperado parcialmente de esta estigma.

Otras dos teorías tienen cierto interés histórico. Debido a que tantos intentos de aislar los HMAs terminaron con micelios tabicados, a menudo del tipo *Rhizoctonia*, y debido a las tabicaciones ocasionales y al aparente dimorfismo del micelio en la raíz, Peyronel (1923) consideró la posibilidad de una "infección dual" por dos hongos separados, un Phycomyceto, probablemente una especie de *Endogone*, y *Rhizoctonia*. Más tarde consideró a la *Rhizoctonia* como un invasor secundario. McLennan (1920) en Australia describió una infección intracelular regular de la semilla de *Lolium*. El endófito estaba presente en el saco embrionario inmediatamente después de la fertilización, se desarrolló a expensas

del nucelo y finalmente se digirió a medida que se desarrollaba el embrión. En 1926 McLennan describió además una infección clásica de la raíz con HMA en *Lolium*. La teoría de la "infección dual" en la micorriza arbuscular tuvo cierto interés hasta la década de 1980 en vista de las afirmaciones de Williams (1985) sobre el aislamiento regular de vesículas extirpadas de un "hongo acompañante" con efectos beneficiosos sobre el crecimiento de las plantas.

Quizás aún más notable fue la opinión de que la tuberización estaba relacionada de alguna manera con la infección por micorrizas. Bernard (1902) propuso esto para *Ophrydeae*, y E. Stahl consideró que las especies de plantas que producen bulbos y tubérculos eran especialmente propensas a la infección por micorrizas. Bernard sugirió que un breve período de crecimiento y diferenciación sin infección alternaba regularmente con un período más largo de tuberización después de la infección. Los propios tubérculos no se infectaron debido a sus propiedades fungicidas. Magrou y Magrou (1940) intentaron extender esta visión a las patatas. Observaron que las patatas que crecían en condiciones alpinas eran fuertemente micorrizadas, mientras que las variedades cultivadas no lo eran. Esto lo consideraron una adaptación varietal. Entre la progenie de *Solanum dulcamara* aparecieron dos tipos de plántulas, micorrizas con tubérculos y no micorrizas sin.

Algunos investigadores han observado la participación directa de las micorrizas en la protección de las raíces de la infección. Davis *et al.* (1942), en un examen de las enfermedades del material de vivero de árboles forestales, sugirieron que las micorrizas pueden ser beneficiosas al prevenir la infección de las raíces por los hongos pseudomicorrícicos y patógenos de las raíces. Levisohn (1954) informó que varias plántulas micorrizadas de pino y abeto parecían inmunes a la infección de la raíz por un hongo parecido a *Rhizoctonia*. Ella sugirió que estas infecciones patógenas indican condiciones del suelo que inhiben el crecimiento y funcionamiento de un verdadero formador de micorrizas, que normalmente ejerce un control biológico.

Aquella porción del edafón (la biota específica del suelo) que involucra el gradiente biológico desde el suelo hasta la raíz se ha llamado durante mucho tiempo la rizosfera (Hiltner 1904). Este espacio ha sido subdividido aún más por Clark (1949), quien separó la superficie de la raíz, a la que llamó el rizoplano, del resto de la rizosfera y así definió un hábitat bidimensional y tridimensional. Luego, Rawlings (1958) y Foster & Marks (1967) reconocieron que las raíces no micorrizadas tienen una rizosfera y que las raíces micorrizadas tienen una micorrizosfera. Dado que la mayoría de las plantas son micorrícicas, este término rara vez se necesita, pero define el sistema como realmente es (Davey 1969).

La idea de que las ecto- y endomicorrizas son beneficiosas para promover la absorción de nutrientes del suelo está firmemente arraigada en la literatura (Rayner 1927; Schmidt 1947; Kelley 1950; Melin 1953; Wilde 1954; Slankis 1958; Hacskaylo 1959; Harley 1959; Meyer 1966; Gerdemann 1968). Las observaciones de campo sobre la aparición de ectomicorrizas generalmente llevan a la conclusión de que esta forma se observa con mayor frecuencia en suelos infértiles, lo que implica que estas estructuras tienen una función importante en la movilización de nutrientes. De hecho, Harley (1963) ha afirmado que el hábito ectomicorrícico es una adaptación de ciertas especies a suelos deficientes en nutrientes.

Conclusión – historia de investigaciones sobre la MA

El descubrimiento de la micorriza arbuscular se realizó hace más de 120 años. Los primeros estudios fueron puramente descriptivos, pero es sorprendente repasar las sofisticadas conclusiones que se extrajeron a pesar de la incapacidad en ese momento para realizar experimentos (Koide & Mosse 2004). En algunos casos, esas conclusiones fueron correctas y solo recientemente los científicos han estado refinando una rueda inventada hace años. En otros casos, en particular los efectos de los hongos micorrícicos sobre el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes, fue necesaria la experimentación para llegar a la conclusión correcta, y esto ocurrió hace relativamente poco tiempo. Por lo tanto, los investigadores actuales tienen una deuda de gratitud con las generaciones pasadas de investigadores, la mayoría de los cuales están separados solo por una o dos generaciones de nosotros. A medida que se estudian los documentos "antiguos", uno puede tener la tendencia a maravillarse con lo que no se conocía solo en el pasado reciente. Sin embargo, lo que es más sorprendente y alentador es lo que se había deducido lógicamente con solo un conjunto limitado de herramientas de investigación y presupuestos de investigación modestos. Parece que en muchos casos las limitaciones tecnológicas de antaño fueron más que compensadas por la imaginación y el esfuerzo mental. Si continuamos cuestionando, imaginando y deduciendo tan bien como lo hicieron algunos de los investigadores anteriores, lograremos un progreso tremendo dada la sofisticación cada vez mayor de las herramientas de investigación disponibles (Koide & Mosse 2004).

I.2. BIOLOGIA DE LA MICORRIZA ARBUSCULAR

I.2.1. Los hongos formadores de las micorrizas arbusculares: taxonomía actualizada

Los hongos micorrícicos arbusculares (HMAs), filo Glomeromycota, son simbioses de raíces obligados que están presentes en la mayoría de los ecosistemas terrestres en todos continentes (Stürmer *et al.* 2018) y establecen una simbiosis mutualista con la mayoría de las especies de plantas en todo el mundo (Lekberg *et al.* 2013). Ellos producen estructuras dentro de las raíces de las plantas (p. ej., arbusculos), por lo que tienen un papel importante en la nutrición mineral de las plantas (p. ej., captación de P, N, micronutrientes) y absorción de agua (Smith y Read 2008; Hodge y Storer 2014), lo que resulta en un mayor crecimiento de las plantas, resistencia y tolerancia a estreses abióticos y bióticos, tales como fitopatógenos, la sequía etc. (Augé 2001; Cavagnaro *et al.* 2001).

Podemos encontrar HMAs asociados con plantas hospedadoras en varios hábitats, como bosques tropicales, pastizales, matorrales, bosques templados y hábitats altamente antropogenizados incluyendo agroecosistemas (Brundrett 1991) donde exhiben diferentes funciones y composiciones de la comunidad fúngica (Öpik *et al.* 2006). Algunos HMA tienen una distribución global (cosmopolita), como *Funneliformis mosseae* (Al-Qarawi *et al.* 2013), pero hay especies de HMA que tienen una distribución local, como *Glomus brasilianum* (Spain y Miranda 1996).

Como biotrofos obligados, los HMAs dependen del carbono derivado del hospedador para completar su ciclo de vida, y se ha estimado que los hospedadores transfieren hasta un 20% de su carbono fijado fotosintéticamente a los hongos (Jakobsen & Rosendahl 1990). A cambio de este sustancial coste de carbono, las plantas hospedadoras obtienen múltiples beneficios de sus socios fúngicos: en promedio, el 90% del fósforo y el 60% del nitrógeno presente en las plantas son obtenidos a través de estos hongos (Smith & Read 2008). La red micelial de HMA se extiende por el suelo y aumenta en gran medida el área de superficie para la absorción de nutrientes poco móviles. Las simbiosis de MA también mejoran la tolerancia de las plantas a la sequía y mejoran su resistencia a los patógenos de las plantas y su tolerancia a los metales pesados en suelos contaminados y metalíferos (Amir *et al.* 2014). Como resultado, los HMAs son determinantes importantes de la nutrición de las plantas y la productividad de los ecosistemas (van der Heijden *et al.* 1998).

El número de especies descritas de los HMAs es muy bajo en comparación con otros filos de hongos (Ohsowski *et al.* 2014). Los estudios de diversidad molecular han sugerido la existencia de 348 a 1,600 especies de Glomeromycota (Ohsowski *et al.* 2014).

Los hongos en el filo Glomeromycota incluyen los HMAs que están asociados con plantas vasculares y briófitas talloides (Brundrett & Tedersoo 2018) y *Geosiphon pyriformis* asociado con las cianobacterias *Nostoc* (Schussler *et al.* 1994).

Teniendo en cuenta la falta de especificidad del hospedador y el largo tiempo geológico que tienen para dispersarse en todo el mundo, no es sorprendente que los HMAs estén muy extendidos en los ecosistemas terrestres formando la asociación micorrícica arbuscular con el 72% de las especies de plantas (Brundrett & Tedersoo 2018) en todos los reinos y biomas biogeográficos (Stürmer *et al.* 2018). La distribución de HMAs evidenciada a partir de datos moleculares (Davison *et al.* 2015) y la morfología de las esporas (Stürmer *et al.* 2018) revela bajos niveles de endemismo para las especies de HMA. Actualmente hay 317 especies de HMAs descritas morfológicamente (International Culture Collection of Glomeromycota [CICG] 2020) y distribuidas en cuatro órdenes (Diversisporales, Glomerales, Archaeosporales y Paraglomerales), 11 a 16 familias y 39 a 49 géneros según el sistema de clasificación seguido (Wijayawardene *et al.* 2020). La página web AMF-PHYLOGENY.COM (2021), editada por Schüßler & Walker, describe 342 especies de HMAs.

¿Un viejo amigo? Los HMAs son microorganismos muy antiguos. Hay estudios que muestran sus orígenes en la Tierra al menos en el Ordovícico, hace unos 460 millones de años (Heckman *et al.* 2001). Sin embargo, las evidencias moleculares que estiman los orígenes quizás hasta hace 600 millones de años (Redecker *et al.* 2000). Son más antiguas que las primeras plantas terrestres (reino Plantae) que colonizaron la tierra hace unos 500 millones de años (Taylor *et al.* 1993), y los estudios moleculares indican que la simbiosis entre HMA y plantas se originó hace al menos 460 millones de años (Simon *et al.* al. 1993). Ocurrió cuando las briófitas comenzaron a colonizar la tierra (Souza *et al.* 2008).

Existen las evidencias moleculares de la presencia de tres genes de HMAs en las "raíces" del ancestro común de las plantas terrestres actuales (Wang *et al.* 2010) – los genes de HMAs deben haber sido heredados verticalmente desde

la colonización de la tierra por plantas. Entonces, podemos concluir que las primeras plantas terrestres se beneficiaron de la simbiosis con este “viejo amigo” por su absorción de nutrientes (Pirozynski & Malloch 1975; Schüßler 2002).

Características de los ancestros de HMA. Los ancestros de los HMAs tenían esporas hialinas (tamaño entre 50 y 200 µm), su formación era por modos glomoides y/o acaulosporoides, el escudo germinativo estaba presente y estructuras de colonización de raíz son teñidas levemente con azul tripán (Dotzler *et al.* 2009; Redecker *et al.* 2000). En los ancestros de HMA no hay evidencias de presencia de arbusculos, vesículas, células auxiliares, rulos (“coils”) de hifas, hifas subtendientes, sáculos esporíferos, septos y cicatrices.

Estas características “ancestrales” son muy similares a las que se encuentran en las características actuales de las familias Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Geosiphonaceae y Paraglomeraceae (Redecker *et al.* 2000). Las familias Ambisporaceae y Archaeosporaceae producen propágulos dimórficos (las esporas glomoides son de dos capas con hifas subtendientes; las esporas acaulosporoides se forman a partir de un pedicelo en el cuello de un sáculo esporífero). Geosiphonaceae es la única familia de HMA que no vive asociada con plantas vasculares (Schüßler *et al.* 2001).

Tab. I.2.1. Clasificación taxonómica de Glomeromycota de acuerdo con AMF-PHYLOGENY.COM (2021). La letra negrita marca las familias y los géneros presentes en la clasificación taxonómica de Redecker *et al.* (2013)

Filo	Clase	Orden	Familia	Género	Tipo genérico	Cantidad de especies					
Glomeromycota	Glomeromycetes	Archaeosporales	Ambisporaceae	Ambispora	<i>A. fennica</i>	10					
			Archaeosporaceae	Archaeospora	<i>A. trappei</i>	7					
			Geosiphonaceae	Geosiphon	<i>G. pyriformis</i>	1					
		Glomerales	Claroideoglomeraceae	Glomeraceae	Claroideoglomeraceae	Claroideoglomerus	<i>C. claroideum</i>	8			
					<i>Dominikia</i>	<i>D. minuta</i>	13				
					<i>Epigeocarpum</i>	<i>E. crypticum</i>	1				
					Funneliformis	<i>F. mosseae</i>	14				
					<i>Funneliglomus</i>	<i>F. sanmartinense</i>	1				
					Glomus	<i>G. macrocarpum</i>	6 (+46*)				
					<i>Halonatospora</i>	<i>H. pansihalos</i>	1				
					<i>Kamienskia</i>	<i>K. bistrata</i>	1				
					<i>Microdominikia</i>	<i>M. litorea</i>	1				
					<i>Microkamienskia</i>	<i>M. peruviana</i>	3				
					<i>Nanoglomerus</i>	<i>N. plukenetiae</i>	1				
					<i>Oehlia</i>	<i>O. diaphana</i>	1				
					<i>Orientoglomerus</i>	<i>O. emiratium</i>	1				
					Rhizophagus	<i>R. populinus</i>	25				
					<i>Sclerocarpum</i>	<i>S. amazonicum</i>	1				
					Sclerocystis	<i>S. coremioides</i>	2 (+8*)				
					Septoglomerus	<i>S. constrictum</i>	15				
					<i>Silvaspora</i>	<i>S. neocaledonica</i>	1				
					Diversisporales	Acaulosporaceae	Diversisporaceae	Acaulosporaceae	Acaulospora	<i>A. laevis</i>	59
								Corymbiglomerus	<i>C. corymbiforme</i>	3	
		Diversispora	<i>D. spurca</i>	21							
		<i>Desertispora</i>	<i>D. omaniana</i>	1							
		Otospora	<i>O. bareai</i>	1							
		Redeckera	<i>R. megalocarpa</i>	6							
		<i>Sieverdingia</i>	<i>S. tortuosa</i>	1							
		Tricispora	<i>T. nevadensis</i>	1							
		Gigasporaceae	<i>Bulbospora</i>	<i>B. minima</i>				1			
			Cetraspora	<i>C. gilmorei</i>				7			
			Dentiscutata	<i>D. nigra</i>				9			
			Gigaspora	<i>G. gigantea</i>				9			
Intraornatospora	<i>I. intraornata</i>		1								
Paradentiscutata	<i>P. bahiana</i>		2								
Racocetra	<i>R. coralloidea</i>		13								
Scutellospora	<i>S. calospora</i>		18								
Pacisporaceae	Pacispora	<i>P. scintillans</i>	6								
Sacculosporaceae	Sacculospora	<i>S. baltica</i>	2								
Paraglomerales	Paraglomeraceae	Innospora	<i>I. majewskii</i>	1							
		Paraglomerus	<i>P. occultum</i>	9							
		Pervetustaceae	Pervetustus	<i>P. simplex</i>	1						
		incierto	incertae sedis	Entrophospora	<i>E. infrequens</i>	2					

* Especies de posición filogenética incierta con asignación provisional al género.

La clasificación taxonómica más reciente de Glomeromycota elaborada por Arthur Schussler y Chris Walker (AMF-PHYLOGENY.COM 2021) (la última actualización es de 21 de mayo de 2021) está representada en la tabla I.2.1. Incluye 4 órdenes, 12 familias, 43 géneros y 342 especies. Esta clasificación es el desarrollo de la clasificación realizada por Redecker *et al.* (2013) y de Schüßler & Walker (2010) e irá modificándose en futuro en función de nuevos descubrimientos genéticos y taxonómicos.

Glomeromycota es uno de los nueve filos del reino de hongos (Naranjo-Ortiz & Gabaldón 2019) compuesto por cuatro órdenes (Paraglomerales, Archaeosporales, Diversisporales y Glomerales) que incluyen 11 familias y alrededor de 230 morfoespecies (Stürmer 2012). Sus esporas son multinucleadas (con hasta cientos de núcleos que a menudo son poblaciones genéticamente distintas), son muy grandes y están llenas de glóbulos de lípidos y proteínas. La morfología de las esporas define los diferentes grupos.

Geosiphon pyriforme (Geosiphonaceae, Archaeosporales) es el único miembro del filo que no forma micorrizas arbusculares (Gehrig *et al.* 1996). Crece como un simbiote de colonias de cianobacterias del género *Nostoc* de una manera que algunos autores han considerado funcionalmente similar a un líquen (Kluge *et al.* 2002). La simbiosis es fotosintéticamente activa (Kluge, Mollenhauer y Mollenhauer 1991) y es capaz de fijar nitrógeno atmosférico (Kluge *et al.* 1992). Sin embargo, la ultraestructura de la simbiosis se parece más a las micorrizas arbusculares que a un líquen prototípico (Schüßler *et al.* 2007).

I.2.2. Estructuras principales de HMAs

Los hongos micorrícicos arbusculares generalmente tienen el micelio no septado (sin tabiques o septos), pero ocasionalmente se puede encontrar el micelio septado en partes de micelio senescente, especialmente en los géneros *Diversispora*, *Gigaspora*, *Racocetra* y *Scutellospora* (Schüßler & Walker 2010). Sus estructuras morfológicas se dividen en arbusculos, vesículas, células auxiliares, hifas, esporas etc. (Tab. I.2.2). Estas estructuras se forman dentro de las raíces de las plantas (las hifas y las esporas también se pueden formar fuera de las raíces, las células auxiliares solo se forman fuera de las raíces) y crean una superficie masiva de contacto membrana-membrana entre las células de las raíces de las plantas y las estructuras de HMA y también entre el microbiota del suelo y las estructuras de HMA (Smith & Read 2008; Hodge & Storer 2014).

Junto con el crecimiento intrarradical, también se produce una masa de micelio externo que crece más allá de la rizosfera de la planta-huésped. Esta red de micelio opera buscando recursos limitados, como agua y nutrientes de la solución del suelo (Cross *et al.* 2008). Después de la absorción, los recursos minerales se transportan al micelio intrarradical y se transfieren a la planta-huésped (Ramos *et al.* 2009), mientras que la planta proporciona carbono y energía al HMA (Smith y Read 2008).

Las esporas de HMA contienen la pared exterior, la pared interior y las estructuras de pre-germinación (Souza 2015). La colonización estándar de estas estructuras dependerá de la especie de hongos en cuestión y diferirá dramáticamente en algunos géneros. Otra característica importante de los HMAs es la formación de esporas, que no se encuentra en ningún otro grupo de hongos. La morfología de espora varía según los géneros específicos (Tab. I.2.2). Por lo general, podemos encontrar esporas con una o varias capas que componen la estructura subcelular de la pared exterior e interior, que tienen funciones estructurales y de germinación, respectivamente (Souza 2015; Spain 2003). Los tamaños de las esporas de HMA varían entre 22 y 1050 μm de diámetro, siendo las esporas más grandes producidas por representantes del Reino de los Hongos (Souza 2015).

El filo Glomeromycota abarca una enorme diversidad de estructuras con orígenes, morfologías y funciones variadas (Schüßler y Walker 2010), que se agrupan en cuatro clases, once familias, 25 géneros y 234 especies de HMAs descritas. Podemos observar hifas que crecen dentro y fuera de las raíces, con esporas, vesículas y arbusculos asumiendo diferentes formas (Redecker *et al.* 2013).

Esporas de HMAs

Las esporas son estructuras esféricas asexuales, y son las principales unidades de supervivencia desarrolladas por HMAs (Gerdemann & Nicolson 1963; Tab. I.2.2; Fig. I.2.2). Las esporas pueden originarse a partir de HERs, HIRs o vesículas (Ramos *et al.* 2008a, b, c; Kiriacheck *et al.* 2009). Su formación puede ocurrir en la superficie del suelo (por ejemplo, *Glomus*), en el suelo (por ejemplo, *Funneliformis*), dentro de raíces (por ejemplo, *Rhizophagus*), individualmente (por ejemplo, *Gigaspora*), formando racimos (por ejemplo, *Diversispora*) y esporocarpos (por ejemplo, *Sclerocystis*) (Giovannetti *et al.* 1999; Schüßler y Walker 2010; Redecker *et al.* 2013). A veces, las esporas de HMA producen diferentes estructuras, como hifa sustentadora, sáculo esporífero, célula esporógena, estructuras de pre-

Tab. I.2.2. Principales estructuras de HMAs y sus funciones (Friese & Allen 1991; Smith & Read 2008; Chagnon 2014; Souza 2015; Sbrana *et al.* 2017).

Estructura (ubicación)	Función
Esporas (extra- e intrarradicales)	Estructuras de supervivencia y resistencia de los HMAs;
	Responsables de la dispersión y establecimiento de MA;
	Taxonómicamente valiosas para la identificación de especies de HMAs;
	Paredes de esporas son importantes para el crecimiento, supervivencia y dispersión de esporas en el suelo; Las capas externas son responsables de las interacciones con otros microorganismos;
Paredes germinativas – partes de esporas directamente involucradas en los eventos de germinación;	
Hifas extrarradicales (HERs)	Forman el micelio extrarradical o las redes de hifas y las redes micorrícicas comunes;
	Responsables de la dispersión y establecimiento de MA en nuevas plantas;
	Proporcionan nuevos puntos de entrada a lo largo de la raíz de la misma planta hospedadora;
	Responsables de la absorción de nutrientes y agua de la rizosfera;
	Responsables de interacciones con los microorganismos del suelo formando la micorrizosfera;
	Formación de los agregados de suelo por acción física y química (excreción de glomalina);
	HERs colonizadoras proporcional la colonización inicial de la raíz a partir de las esporas
	Hifas corredoras (arteriales) responsables de la colonización de nuevas regiones de suelo; forman las estructuras absorbentes ramificadas (EARs), esporas y otras estructuras MAs;
	HERs absorbentes generalmente son las EARs responsables de absorción de nutrientes y agua en el suelo;
	HERs reproductivas responsables de formación de esporas, células radicales, esporocarpos; originarias de las hifas corredoras y EARs;
Estructuras absorbentes ramificadas (EARs) (BAS)	Absorción de nutrientes y agua del suelo;
	Interacciones con los microorganismos del suelo;
	Formación de las esporas y otras estructuras micorrícicas;
	Formación de los agregados de suelo;
	Formación de los agregados de suelo envolviendo las partículas con hifas y exudando glomalina;
Propágulos para colonización de nuevas raíces;	
Anastomosis	Mantenimiento de la homeostasis y la continuidad fisiológica dentro de germinados individuales de HMA;
	Intercambio y diversificación genéticos;
	Formación de las redes miceliales de MA;
	Respuesta a la perturbación – restauración de las redes miceliales rotas formando puentes de hifas;
Apresorios/hifopodios/puntos de penetración	Sitio de intercambio de señales antes de la entrada de un HMA dentro de la raíz;
	Originadoras del aparato prepenetrante al inicio de la colonización
	Conexión física entre las hifas extrarradicales e intrarradicales de HMA y transferencia de sustancias;
Hifas intrarradicales (HIRs)	Establecen las “unidades de infección” en las raíces de la planta hospedadora a partir de los apresorios;
	Forman arbuscúlos, vesículas, esporas e hifas salientes para colonizar el suelo y otras raíces o nuevas partes de la misma raíz;
	En los fragmentos de raíces micorrizadas pueden formar los tubos germinales para la propagación de MA;
Rulos de hifas (antes de entrar en el espacio intercelular)	Se forman frecuentemente en las células de epidermis, hipodermis y/o del córtex exterior antes de extender las HIRs por la raíz – son el sitio de intercambio de señales en esta etapa temprana de colonización tanto en las micorrizas de tipo <i>Arum</i> como de tipo <i>Paris</i> ;
Rulos de hifas intracelulares en MAs de tipo Paris	En las MAs de tipo Paris los rulos de hifas también se forman dentro de las células de córtex interior, pueden formar los arbuscúlos de rulos, son el sitio de la regulación bioquímica y los intercambios de carbono, energía, nutrientes y metabolitos secundarios entre la planta y HMA;
Arbuscúlos (intracelulares)	El órgano principal (el “corazón”) de la MA – sitio de interacción con la planta hospedadora;
	Regulación bioquímica e intercambios de carbono, energía, nutrientes, agua y metabolitos secundarios
	Aprovechamiento nutricional por la planta tras el colapso de los arbuscúlos;
Vesículas* (intrarradicales)	Almacenamiento de lípidos compuestos ricos en energía durante el desarrollo de la micorriza;
	Mantenimiento y crecimiento del HMA después de la interrupción de la función metabólica de la raíz;
	Son capaces de germinar y así servir para la diseminación y establecimiento de MA similar a las esporas;
Células auxiliares** (extrarradicales)	Células frágiles responsables del almacenamiento de lípidos;
	Proporcionan carbono para la formación de esporas durante la esporulación;
Estructuras similares a vesículas	Supuesto proceso de supervivencia durante la etapa presimbótica; supuestas esporas juveniles; supuesta tentativa de la esporulación abortada;
Esporocarpos	Estructuras de supervivencia y resistencia de los HMAs;
	Responsables de la dispersión y establecimiento de MA;
	Taxonómicamente valiosos para la identificación de especies de HMAs;
Peridio	Protección de las esporas de esporocarpo
	Sitio albergo e interacción con los microorganismos del suelo
	Propagación de HMAs
Redes de hifas	Búsqueda y movilización de nutrientes, agua, metabolitos, intercambio de información
	Formación de la micorrizosfera y desarrollo de las interacciones con micro- y macroorganismos de suelo;
	Formación de las redes micorrícicas comunes y comunicación entre las plantas;
	Mejora de las condiciones fisicoquímicas del suelo, protección de las plantas contra patógenos;
	Una de las formas de supervivencia de los HMAs y rápida colonización de nuevas plantas.

*Estructuras que solo se encuentran en Archaeosporaceae, Glomeraceae y Paraglomeraceae. **Estructuras características de Diversisporaceae.

germinación, peridio, cicatriz o pedicelo (Souza 2015). Estas estructuras son únicas y solo ocurren en algunos géneros de HMAs, como *Acaulospora*, *Ambispora*, *Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Funneliformis*, *Glomus*, *Paraglomus*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis* y *Septoglossum* (Souza 2015). Por lo general, las esporas de HMA desarrollan paredes gruesas con más de una capa y funcionan como propágulos. También pueden estar encerrados en un peridio como en *Sclerocystis* sp. (Walker 1983; Schüßler *et al.* 2001; Oehl *et al.* 2008).

Las esporas pueden ser metabólicamente inactivas o activas, y este estado está modulado por varios factores, como condiciones abióticas o bióticas favorables (Siqueira *et al.* 1985a, b; Spain *et al.* 2006). Las esporas de HMA están formadas por lípidos, citoplasma y muchos núcleos. Su morfología varía mucho entre especies: las esporas de HMA son de paredes gruesas, multinucleadas, asumiendo formas globosas, subglobosas o irregulares, varios colores (hialino, blanco, pálido, amarillo, rojo, rosa, marrón o negro) y tamaños (que van desde 22 hasta 1000 μm de diámetro) (Dalpé *et al.* 2005; Souza *et al.* 2005; Goto y Maia 2006; Oehl *et al.* 2008; Redecker *et al.* 2013).

El proceso de formación de esporas de HMA generalmente ocurre dentro de las 3-4 semanas posteriores al inicio de la colonización micorrízica (Berbara *et al.* 2006). En condiciones de bioensayo con plantas hospedadoras, se demostró que la esporulación termina con el crecimiento de las raíces (por ejemplo, *Acaulosporaceae* y *Glomeraceae*). Se supone que la espora de HMA es activa, es decir, infecciosa, cuando forma uno o más tubos germinales (por ejemplo, especies de *Gigaspora*) (Smith *et al.* 1985).

Las esporas “frescas” (sin secar el sustrato) del HMA *Glomus intraradices*, provenientes de un cultivo *in vitro* y puestas en la proximidad a las raíces de *Medicago truncatula* en el cultivo monoxénico con el medio MSR sin sacarosa ni vitaminas, pueden germinar 10 días después de su introducción al medio (Voets. *Et al.* 2009).

Hifas extrarradicales (HERs), micelio extrarradical (MER) de HMAs

Las hifas extrarradicales (HERs) o el micelio extrarradical (MER) de HMAs es la estructura del suelo de la simbiosis MA (Fig. 1.2.1, Fig. 1.2.2, Tab. 1.2.2) y consiste en una gran red de hifas que se extienden desde las raíces micorrizadas hasta el suelo (Giovannetti & Avio 2002). Sus principales funciones están representadas por la absorción de los nutrientes minerales y agua del suelo, que es particularmente eficiente debido a la alta relación superficie-volumen de las hifas, por la agregación de partículas del suelo, y por la transferencia de carbono entre diferentes plantas a través de las redes micorrízicas que pueden formar (Francis & Read 1984; Martins 1993).

Las HERs se originan durante en uno de dos momentos: (1) después del intercambio molecular entre los simbioses – desde las hifas esporofíticas; o (2) después del establecimiento de la colonización micorrízica desde las células de apesorio (Cruz *et al.* 2008; Ramos *et al.* 2008a) o desde las estructuras micorrízicas intrarradicales (Bago & Cano 2005). Las HERs tienen un crecimiento ilimitado, pudiendo expandirse más allá de la zona de la rizosfera pudiendo llegar al menos hasta 20 cm aparte de la raíz hospedadora (Jansa *et al.* 2003); sin embargo, su crecimiento está determinado por factores del suelo (p. ej., pH y P disponible) y las peculiaridades de la interacción con planta hospedadora (la especificidad de emparejamiento *planta-HMA*, el crecimiento de raíces o la digestión de hifas viejas en las células de raíces) (Ramos *et al.* 2008a, b, c).

Las células de HERs son similares a las células de las hifas intrarradicales (HIRs) en términos de composición, con solo una diferencia morfológica: sus paredes celulares son más gruesas que las de células de HIRs, lo que les proporciona la capacidad de soportar el estrés originado por los microorganismos del suelo (Cruz *et al.* 2008). Básicamente, se clasifican en cuatro tipos según sus funciones (infección, transporte, absorción y reproducción).

- **HERs colonizadoras:** después de la germinación de las esporas, estas estructuras fúngicas pueden crecer desde el suelo hasta la superficie de la raíz. Aquí pueden formar el apesorio que precede a la fase simbiótica; dependiendo de la especie del HMA, pueden tener tasas de infectividad mayores o menores. Redecker *et al.* (2013) informaron que los propágulos infecciosos de *Glomeraceae* y *Acaulosporaceae* (fragmentos de HERs adheridos a las raíces) en bioensayos con plantas hospedadoras son más infecciosos que las *Gigasporaceae* si se encuentran en las mismas condiciones del suelo. La ramificación de las hifas de los HMAs se ha descrito como uno de los primeros eventos en el reconocimiento de la raíz del hospedador por el hongo durante la fase presimbiótica (Giovannetti *et al.* 1996). Panwar *et al.* (2007) encontraron que las hifas pueden avanzar a una velocidad de 2,0–4,3 mm/día en el suelo.
- **HERs corredoras (arteriales):** se originan a partir de las células de apesorio, también pueden salir directamente de la raíz (Bago & Cano 2005), son responsables de la colonización de las nuevas regiones de suelos y sustratos alrededor de las raíces (Bago *et al.* 1998), forman el micelio extrarradical (Avio *et al.* 2006) (Fig. 1.2.2) y las redes miceliales extrarradicales (Voets *et al.* 2006). A partir de las hifas corredoras se forman las estructuras absorbentes ramificadas (EARs) (Bago & Cano 2005). Las hifas corredoras pueden colonizar nuevas raíces (Friese & Allen 1991). Las hifas de HMA *Glomus intraradices* asociadas con las raíces de *Medicago truncatula* en condiciones óptimas en el cultivo monoxénico son capaces de crecer 5 mm al día (Voets *et al.* 2009).

- **HERs absorbentes:** se originan a partir de las hifas corredoras con las ramificaciones sucesivas formando las estructuras absorbentes ramificadas (EARs) (Bago *et al.* 1998) (se describirán más detalladamente en el apartado más abajo) y son capaces de aumentar la absorción de nutrientes y su transporte desde HERs hasta la planta hospedadora en conexión con las HIRs (Cruz *et al.* 2008);
- **HERs reproductivas:** después de la colonización, las células reproductoras de HERs pueden producir nuevas esporas en la superficie del suelo (por ejemplo, *Glomus macrocarpum*), dentro del suelo (por ejemplo, *Funneliformis caledonium*), individualmente (por ejemplo, *Gigaspora margarita*), en racimos o formando esporocarpos (*Slerocystis coremioides*) y/o producir células auxiliares (p. ej., *Gigaspora* y *Scutellospora*) (Schüßler y Walker 2010; Redecker *et al.* 2013).

Las hifas micorrícicas pueden acceder a algunos de los poros más pequeños de los suelos, en los que los nutrientes suelen ser más abundantes. Por ejemplo, mientras que las raíces finas suelen tener diámetros de 100 a 500 µm y los pelos radicales suelen ser de 10 a 15 µm, las hifas arteriales MAs son mucho más finas que las raíces a 10-30 µm, y sus hifas absorbentes distales finas miden solo alrededor de 1 a 7 µm de diámetro (Leake *et al.* 2004).

Las velocidades de crecimiento lineal de las HERs de *Glomus fasciculatum*, estimadas mediante la colonización de raíces, fueron 10 mm/semana con *Trifolium repens* y 7 mm/semana con *Festuca rubra*, (Warner & Mosse 1982). Con *Trifolium subterraneum*, Jakobsen *et al.* (1992) encontraron el crecimiento máximo de hifas de 3,1 mm/día con *Acaulospora laevis* dentro de un compartimento de hifas a una distancia similar a 7 y 11 cm, mientras que para *Glomus* sp. y *Scutellospora calospora* la velocidad de crecimiento era 0,7-0,8 mm/día. Las hifas de *Claroideoglomus etunicatum* crecidas de las raíces de *Cajanus cajan* se diseminaron a una tasa de 4,1 mm/día a través de un puente de suelo de 12 cm (Schütz *et al.* 2022).

El peso seco típico de las HERs el suelo, 0,03–0,5 mg/g, representa una gran proporción de la biomasa microbiana del suelo (Miller *et al.* 1995; Olsson 1999). Para una profundidad de suelo de 30 cm con una densidad aparente de 1,2 g/cm³ y un 50% de contenido de carbono de hifas secas, la cantidad de carbono orgánico de suelo derivado directamente de HMAs varía de 54 a 900 kg/ha. Este rango de valores de las HERs indica que, a pesar de la rápida renovación de hifas vivas, la cantidad de carbono retenido por las HERs en el suelo es medible, y el mantenimiento de una red estable de hifas es funcionalmente importante para el secuestro de carbono bajo tierra (Zhu 2003).

Estructuras absorbentes ramificadas (EARs) de HMAs

Las estructuras similares a arbusculares (Mosse and Hepper 1975; Chabot *et al.* 1992; Bago *et al.* 1998a) o las redes de hifas absorbentes (Friese & Allen 1991) de paredes delgadas y densamente ramificadas, renombradas estructuras absorbentes ramificadas (EARs; [BAS] en inglés) por Bago *et al.* (1998b), se observan a lo largo del micelio extrarradical (Mosse & Hepper 1975; Mosse 1988; Tab. I.2.2; Fig. I.2.2) formándose a partir de las hifas corredoras extrarradicales (de Souza & Berbara 1999; Declerck *et al.* 2000; Nielsen *et al.* 2002). Según Friese & Allen (1991) y Bago *et al.* (1998b), las EARs son efímeras (de 5 a 7 días de vida), excepto las que experimentan los eventos de formación de esporas.

Una vez que se establece una simbiosis exitosa, numerosas EARs se forman a lo largo de las hifas corredoras (Bago *et al.* 1998a). Debido a su parecido morfológico con los arbusculos, se les atribuyeron las capacidades de absorción de nutrientes, reforzadas por su asociación con las esporas (Bago *et al.* 1998a; Dodd *et al.* 2000). En un cultivo monoxénico su diferenciación ocurre entre 3 y 10 días antes de los arbusculos, pero después de la colonización de las raíces con las HIRs (Bago *et al.* 1999b), con una vida útil de aproximadamente 7 días (Bago *et al.* 1998b). Las EARs pueden adoptar las morfologías variables, siendo las más llamativas las estructuras ramificadas grandes y atrofiadas de *Glomus caledonium* (Karandashov *et al.* 1999). Ya sea con su ausencia (*G. macrocarpum*; Declerck *et al.* 1998), o con la apariencia escasa y frágil (Dalpé *et al.* 2005b), las EARs pueden no ser un requisito previo para el mantenimiento de una colonia de hongos saludable, y su apoyo hipotético en la absorción de nutrientes no se requiere sistemáticamente (Dalpé *et al.* 2005b). Cuando se cultivó con la bacteria *Paenibacillus validus*, los "rulos densamente empaquetados" hechos de las hifas extensamente ramificadas se formaron por un aislado de *Glomus intraradices* (Hildebrandt *et al.* 2002), lo que indica que la morfología de las EARs puede ser regulada por los factores externos independientes de la planta o del HMA.

Las EARs son desarrolladas no solo por especies de *Glomus/Rhizophagus* (Dalpé *et al.* 2005a; Lalaymia *et al.* 2013), sino también por miembros de los géneros *Gigaspora* (Bago & Cano 2005), *Scutellospora* (de Souza & Declerck 2003) y *Acaulospora* (Dalpé & Declerck 2002). La característica más llamativa de todos ellos es la presencia de EARs a intervalos regulares en las hifas corredoras. En algunas de las especies estudiadas (p.ej., *Glomus etunicatum*) las EARs fueron más difíciles de distinguir debido a las frecuentes anastomosis formadas por las hifas extrarradicales que enmascaraban la ocurrencia de EARs (Bago & Cano 2005). En todos los casos, las EARs muestran su morfología típica y

esbelta, con un patrón de ramificación dicotómico y un grosor de la punta de las hifas más finas de aprox. 1,5 micras (Bago & Cano 2005).

Las EARs fueron ligeramente diferentes en morfología de una especie a otra; esto podría ser de utilidad como carácter taxonómico. De acuerdo con las primeras descripciones (Bago *et al.* 1998b), las EARs fueron efímeros (5-7 días de vida) en todos los aislamientos probados, excepto en los que experimentaron los eventos de formación de esporas ("EAR de esporas", Bago *et al.* 1998b; Bago & Cano 2005). Bago (1998) propuso que, además del papel fisiológico putativo de EARs como captadores preferenciales de nutrientes del suelo (confirmado por Kameoka *et al.* en 2019), estas estructuras también estarían implicadas en el mantenimiento de la estructura del suelo y la formación de agregados, ya que sus ramas delgadas crecerían entre las partículas del suelo, manteniéndolas juntas. Esta podría ser la razón por la que generalmente están ocultos y su presencia se pasa por alto. Asimismo, estas estructuras también podrían estar involucradas en la excreción de sustancias posiblemente involucradas en el establecimiento de una micorrizosfera microbiana (Bago & Cano 2005).

Anastomosis en HMAs

En varios géneros (*Acaulospora*, *Claroideoglossum*, *Glomus* y *Rhizophagus*), cuando entran en contacto, las hifas pueden fusionarse y formar anastomosis (Tab. I.2.2; Fig. I.2.1; Fig. I.2.2) a tasas que oscilan entre 9% y 91% (Giovannetti *et al.* 1999; de Novais *et al.* 2013). Las anastomosis son fundamentales para el establecimiento de un micelio altamente interconectado donde el flujo de protoplasma permite el mantenimiento de la continuidad fisiológica y genética dentro de los germinados individuales (Sbrana *et al.* 2017).

Las especies pertenecientes a *Gigaspora* y *Scutellospora* a menudo no pueden fusionarse, y las anastomosis raras observadas ocurrieron principalmente dentro de la misma hifa (de la Providencia *et al.* 2005). El estudio de Purin y Morton (2011) encontró que las redes de hifas de *Paraglossum occultum*, *Ambispora leptoticha*, *Scutellospora heterogama* y *Gigaspora gigantea* no mostraron evidencia de fusión de hifas, mientras que la anastomosis ocurrió en las redes de hifas de *Glomus clarum* y *Glomus intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) con una frecuencia de 7% y 14% respectivamente. Giovanetti *et al.* (2001) informaron sobre la aparición generalizada de anastomosis y la migración nuclear en las redes extrarradicales intactas de *Glomus mosseae* donde la frecuencia de anastomosis en la asociación con *Allium porrum* era 75%, con *Thymus vulgaris* – 78%, y con *Prunus cerasifera* – 64%, la cantidad de anastomosis en el espacio entre dos membranas Millipore™ (poros de 0,45 µm de diámetro) era 1,3, 1,1 y 1,3 por mm² respectivamente; y aproximadamente 0,5 por 1 mm de longitud de hifa para las tres especies de las plantas. En los cultivos monoxénicos de HMAs la formación de anastomosis ha sido observada en *Glomus fasciculatum*, *G. fistulosum*, *G. intraradices* (*Rhizophagus irregularis*), *Glomus proliferum*, *G. versiforme*, *G. mosseae*, *G. caledonium*, *Acaulospora rehmi*, *Gigaspora gigantea*, *Gigaspora margarita*, *Scutellospora erithropa*, *Scutellospora reticulata* (Dalpé *et al.* 2005a).

Voets *et al.* (2006) encontraron en el cultivo monoxénico de HMAs 9 anastomosis por 1m de hifas en *Glomus intraradices*, 17 anastomosis/m en *Glomus proliferum* y solo 2 y 1 anastomosis/m en *Scutellospora reticulata* y *Gigaspora margarita*, mientras que Giovanetti *et al.* (2006) en el sistema bidimensional encontraron la frecuencia de anastomosis en HMAs mucho mayor – 150-610 fusiones por 1m de hifas.

Las anastomosis pueden cumplir varias funciones en la ecología de MAs (Chagnon 2014): (1) el mantenimiento de la homeostasis; (2) el intercambio y la diversificación genéticos (Giovannetti *et al.* 1999, 2001; Croll *et al.* 2009; Sbrana *et al.* 2017); (3) la respuesta a la perturbación. Cada especie de HMAs puede tener diferentes comportamientos formando las anastomosis. Por ejemplo, las especies de *Glomus* (*G. proliferum* y *G. intraradices*) forman las anastomosis tanto dentro como entre las redes miceliales del mismo aislado (Voets *et al.* 2006), mientras que *Scutellospora reticulata* y *Gigaspora margarita* nunca han sido observadas formando anastomosis con otras redes miceliales del mismo aislado, raramente forman las anastomosis entre las hifas de la misma red micelial y mayormente forman las anastomosis en la misma hifa (puentes de hifas). En el micelio extrarradical (MER) de *Funneliformis coronatus* el porcentaje de contactos de hifas que conducen a sus fusiones perfectas fue de 1,2 a 7,7%, mientras que en *Rhizophagus intraradices* y *Funneliformis mosseae*, osciló entre 25,8-48% y 35,6-53,6% respectivamente (Pepe *et al.* 2016).

Se ha sugerido que la anastomosis de las hifas quebrantadas para volver a formar una red conectada después de los eventos de perturbación es un mecanismo crucial que permite la persistencia de los HMAs en ambientes frecuentemente perturbados (De La Providencia *et al.* 2005; Avio *et al.* 2006). Young (2009) incluso sugirió que la perturbación puede ser la presión de selección más fuerte que mantiene altas tasas de anastomosis en la naturaleza. Incluso antes de la fusión de las hifas después de la perturbación, los mecanismos de curación de las hifas interrumpidas son cruciales para evitar que el citoplasma se filtre desde los puntos de ruptura de las hifas (De La Providencia *et al.* 2005). Esto es especialmente cierto para los hongos con hifas cenocíticas (es decir, hongos de Zygomycota y de MA), que carecen de septos para limitar la fuga del citoplasma a través de la sección local lesionada del micelio. De hecho, se

ha observado que, en ecosistemas recientemente invadidos por lombrices de tierra, que causan alteraciones físicas en los suelos, se produjo una pérdida de especies de Zygomycota de la comunidad fúngica, probablemente debido a su incapacidad para hacer frente a las lesiones y fugas crónicas de citoplasma (McLean *et al.* 2006).

De La Providencia *et al.* (2005) observaron distintas estrategias de curación en diferentes familias de HMAs – Glomeraceae y Gigasporaceae. En Glomeraceae, después de la ruptura de las hifas, se formó un tapón septal en ambas puntas lesionadas y se formaron múltiples nuevas ramas de hifas en cada punta, lo que presumiblemente revela una estrategia desarrollada para reconectar rápidamente las hifas interrumpidas en una red cohesiva después de la perturbación (De La Providencia *et al.* 2005). En Gigasporaceae, después de la rotura, se ensambló un tapón septal a 50-300 μM de las puntas de las hifas rotas, lo que provocó una fuga considerable de citoplasma y, 4 a 6 h más tarde, se produjeron una o dos ramas de hifas detrás de esos tabiques. Los autores argumentaron que esta estrategia podría reflejar más una estrategia para sobrevivir a condiciones adversas, en lugar de una estrategia para reconectar la red de hifas. Además, el crecimiento de las ramas de las hifas se dirigía en direcciones enfrentadas sí si estaban a distancias cortas (40-100 μM), pero no si estaban más lejos, lo que indica que las hifas reparadas no buscaban anastomosarse. En conjunto, esos resultados indican que algunas especies de los HMAs se benefician de la fusión de hifas para restaurar las redes de hifas cohesivas después de una perturbación, mientras que otras especies pueden estar más adaptadas a entornos que presentan perturbaciones menos frecuentes (Chagnon 2014). Este concepto se ve corroborado por la observación de que las Glomeraceae dominan típicamente en los campos agrícolas con la labranza convencional (Daniell *et al.* 2001; Oehl *et al.* 2003) mientras que Gigasporaceae tiene una abundancia desproporcionadamente baja en esos sitios en comparación con los entornos naturales circundantes (Jansa *et al.* 2002, 2003).

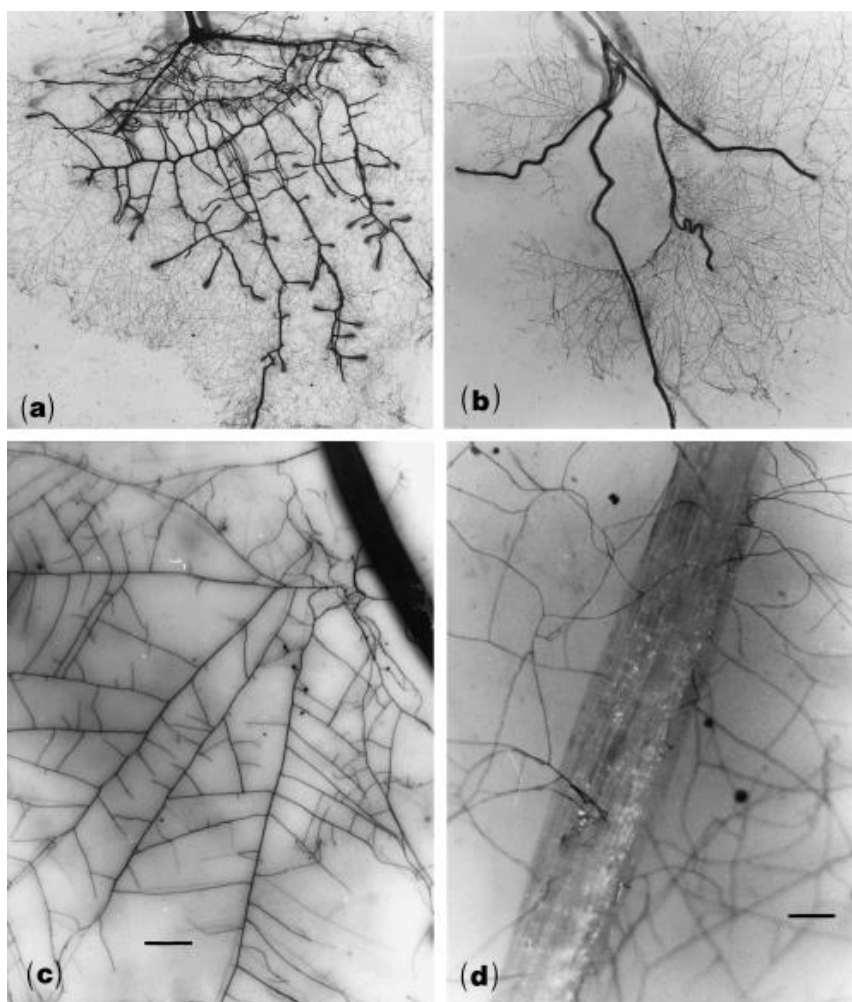


Fig. 1.2.1. Visualización del desarrollo de las redes miceliales extrarradicales intactas de *Glomus mosseae* (Giovannetti *et al.* 2001), que crecen a partir de las raíces micorrícicas de *Prunus cerasifera* (a) y *Allium porrum* (b) y colonizan uniformemente el entorno circundante. (c) Micrografía que muestra hifas densamente ramificadas que se extienden desde las raíces micorrícicas de *A. porrum*. (d) Micrografía del micelio de *G. mosseae* que se extiende a partir de hifas micorrícicas de raíces. Barras: (c) 300 μm ; (d) 200 μm .

Apresorios/hifopodios de HMAs

Los apresorios o los hifopodios (Genre & Bonfante 2007; Bucher *et al.* 2014) o los puntos de penetración (Brundrett *et al.* 1985) son estructuras fúngicas infladas, multinucleadas y de paredes gruesas formadas por hifas de los

HMA adheridas a las raíces (Tab. I.2.2; Fig. I.2.2) tan pronto como 36 h después del comienzo de la interacción entre los dos socios de la simbiosis (Giovannetti & Citernesi 1993) o 2 días después del trasplante al suelo con inóculo MA (Brundrett *et al.* 1985) y 1 día después del contacto de las hifas extrarradicales con la superficie de la raíz con la distancia media de primer apresorio a 1 cm del ápex (Brundrett *et al.* 1985) o entrando directamente al ápex (Bago & Cano 2005). Tales estructuras representan signos clave del reconocimiento fúngico de una planta hospedadora potencial y son funcionales en la penetración de una punta de hifa entre las células epidérmicas de la raíz (Sbrana *et al.* 2017; Pepe *et al.* 2020); además los apresorios son la conexión física a través de la cual las redes subterráneas de micelios extrarradicales de HMA transfieren fósforo, nitrógeno y cualquier otro nutriente mineral a la planta hospedadora. El número de apresorios formados por HMA en las raíces del hospedador puede diferir según las especies de plantas y hongos, los métodos de inoculación y el tiempo. Por ejemplo, en fresa y lechuga cultivadas en suelos de campo naturales, se produjeron hasta 21,1 apresorios por mm de raíz (Mosse 1959), mientras que el número de apresorios por mm de longitud de raíz osciló entre 0,79 y 3,6 en *Trifolium pratense* y *Medicago truncatula* cultivados en microcosmos con *Funneliformis mosseae* (Morley & Mosse 1976; Staehelin *et al.* 2001), y 9,7 en *Prunus cerasifera* dos semanas después de la inoculación (Fortuna *et al.* 1992). 5 días después del primer contacto del inóculo extrarradical con la superficie de la raíz de puerro

Sanders y Tinker (1973), Pearson y Tinker (1975) y Cooper y Tinker (1978) calcularon que la transferencia de P del suelo a la planta, impulsada por HMA, a través de los apresorios es $3,8 \times 10^{-8} \text{ mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$, o a través de hifas extrarradicales $- 2 \times 10^{-10}$ y $2 \times 10^{-9} \text{ mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El estudio de Pepe *et al.* (2020) obtuvo datos más altos de los flujos de P desde las hifas del suelo a las plantas que ocurren a través de los apresorios: de 1,7 a $4,2 \times 10^{-8} \text{ mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (moles por área de sección transversal total del apresorio que subtiende hifas por tiempo transcurrido), dependiendo de la identidad de HMA.

Hifas intrarradicales (HIRs) de HMA

Se originan durante el inicio de la fase simbiótica a partir de las células de apresorios (Pepe *et al.* 2020) y penetran las células de epidermis antes de entrar al córtex (Peterson *et al.* 2004). Las regiones de las raíces donde se forman los apresorios y donde las hifas entran en el epidermis se denominan los puntos de entrada (Peterson *et al.* 2004). Frecuentemente una hifa forma un rulo (una espiral) antes de entrar al córtex y formar los arbuscúlos (Bonfante-Fasolo 1984; Peterson *et al.* 2004). Los rulos de hifas generalmente ocurren en la epidermis o en el córtex externo, mientras que los arbuscúlos se desarrollan principalmente en el córtex interno (Bonfante-Fasolo 1987). Las HIRs forman la unidad de infección (colonización), y su longitud está determinada por la interacción hospedador-HMA (Ramos *et al.* 2008a, 2008b, 2008c). La velocidad media de crecimiento de la unidad de infección puede alcanzar 0,75mm/día (Brundrett *et al.* 1985) mientras que la velocidad de crecimiento de una hifa intercelular puede alcanzar 0,6 mm/día (Brunderett *et al.* 1985). Las células de la hifa son cenocíticas (multinucleadas), contienen pared celular, mitocondrias, vacuolas, cristales de ergosterol, ribosomas, núcleos, retículo endoplásmico, cuerpos lipídicos, membranas plasmáticas, aparatos Spitzenkörper y aparatos de Golgi (Cruz *et al.* 2008).

Las hifas intrarradicales (Tab. I.2.2; Tab. I.2.3; Fig. I.2.2) son capaces de transferir nutrientes, metabolitos y agua desde el exterior a la corteza de la raíz de la planta hospedadora, y de intercambiar estas sustancias por recursos energéticos, como las hexosas (un sustrato muy importante para la nutrición de los HMA) y lípidos (Ramos *et al.* 2008a, b, c; Keymer *et al.* 2017). Una vez dentro de la zona cortical, la HI puede diferenciarse en vesículas (p. ej., *Funneliformis mosseae*), arbuscúlos (p. ej., *Funneliformis mosseae*) o esporas (p. ej., *Rhizophagus intraradices*) (Berbara *et al.* 2006; Al-Qarawi *et al.* 2013). Se sospecha que las hifas del micelio intrarradical tienen un poder de regeneración y pueden servir como propágulos de HMA (Dalpé *et al.* 2005b).

Arbuscúlos

Los arbuscúlos son las estructuras claves de la simbiosis MA (Giovannetti & Avio 2002; Smith & Read 2008; Tab. I.2.2; Fig. I.2.2). Un desarrollo subcelular sincronizado de la célula de la planta hospedadora y del HMA da como resultado la formación de arbuscúlos. La ramificación repetida de las hifas fúngicas forma la estructura en forma de árbol (Parniske 2008). Básicamente, estas estructuras son haustorios intrincadamente ramificados que parecen arbolitos y se consideran el sitio más importante de intercambio entre el hongo y la planta hospedadora (Sena *et al.* 2004) y las estructuras centrales de la simbiosis MA (Harrison 2012; Luginbuehl & Oldroyd 2017). Los arbuscúlos se originan a partir de HI y se forman dentro de la célula del córtex de la raíz. Pueden ocurrir esporádicamente a lo largo de las raíces jóvenes, pero en algunos casos pueden ocurrir arbuscúlos creciendo casi desde un punto de entrada (Schüßler & Walker 2010). La estructura de los arbuscúlos puede variar según el genotipo del hongo y del hospedador

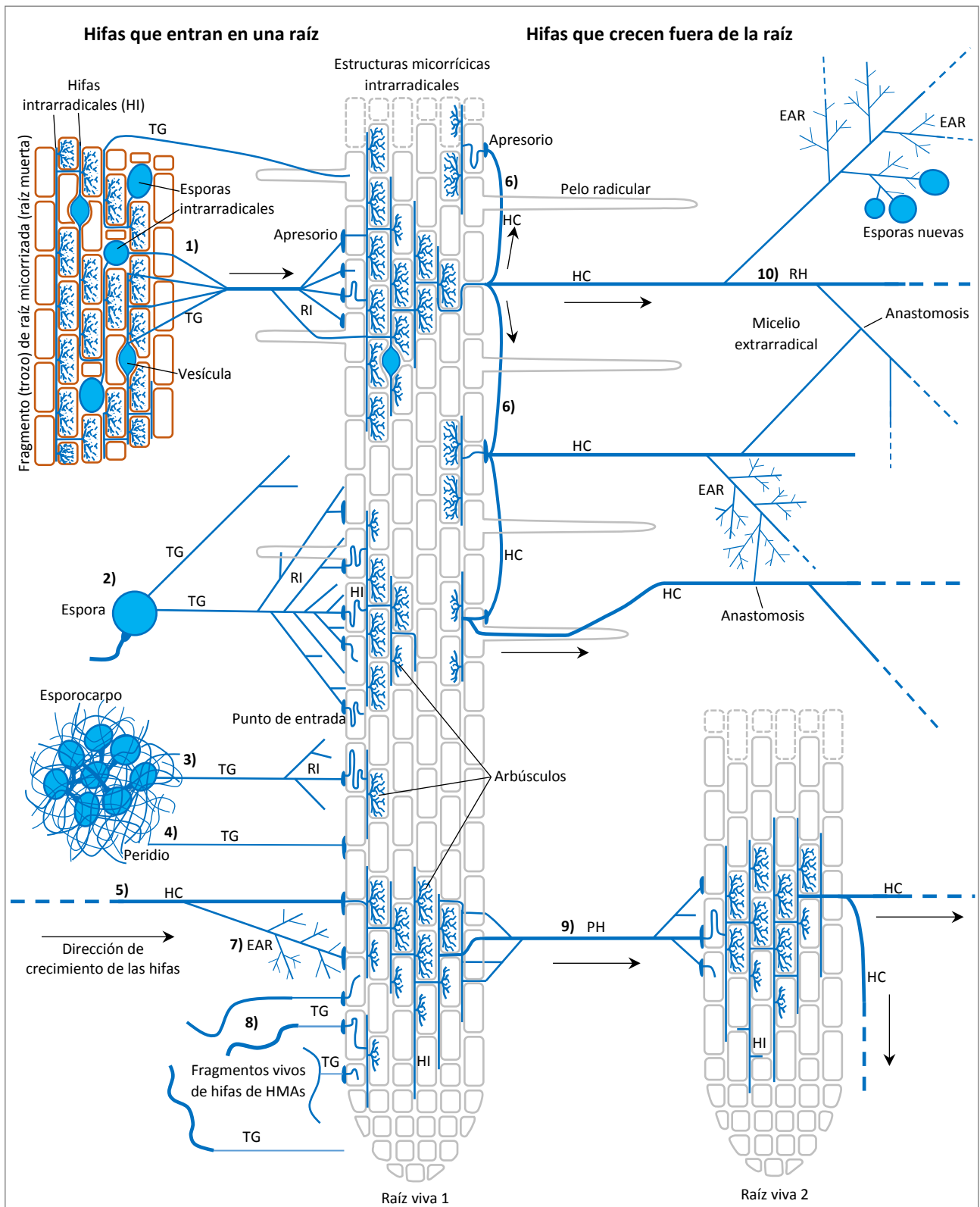


Fig. 1.2.2. Representación esquemática de los tipos de hifas relacionadas con diferentes tipos de propágulos o fuentes de inoculo MA y la arquitectura de hifas asociadas con las raíces MA y diferentes estructuras de MA. Las hifas micorrízicas arbusculares entran en las raíces a partir de diferentes tipos de propágulos o fuentes de inoculo MA: fragmentos de raíces (1), esporas (2), esporocarpos (3), hifas de peridio o estructuras similares a esporocarpos (4), hifas corredoras procedentes de otras raíces micorrizadas (5) o de la misma raíz (6), estructuras absorbentes ramificadas (EAR, 7), fragmentos de las hifas de HMAs (8), puentes de hifas entre las raíces (PH, 9); redes de hifas (RH; 10). El crecimiento, la ramificación y la anastomosis de las hifas fuera de las raíces dan lugar a hifas corredoras, puentes de hifas y redes de hifas. Rediseñado de Friese & Allen (1991) y Smith & Read (2008), tomando en cuenta los datos de Peterson *et al.* (2004), Bago & Cano (2005) y Souza (2015). Los tipos de hifas extrarradicales observados en el suelo fueron hifa corredora (HC), puente de hifas (PH), RHs con EARs, tubo germinal (TG), redes de infección (RI) originadas de esporas y de fragmentos de raíces micorrizadas, hifas de peridio alrededor de esporocarpo (Souza 2015) o hifas de estructuras perecidas a esporocarpos (Bago & Cano 2005). Las estructuras intrarradicales, que están conectadas con las hifas y estructuras extrarradicales a través de los apresorios, son las hifas intrarradicales (HI), los arbuscúlos, las vesículas y las esporas intrarradicales. En las raíces muertas micorrizadas y sus fragmentos estas estructuras pueden formar los tubos germinales para colonizar nuevas raíces vivas.

(Smith & Read 2008). La membrana peri-arbuscular de origen vegetal (MPA) excluye al hongo del contacto con el citoplasma del hospedador. Las señales y los nutrientes se intercambian a través de la interfaz simbiótica entre el hongo y la planta que comprende la MPA, la membrana plasmática del hongo y el espacio periarbuscular que existe entre estas dos membranas (Harrison 2005). El transportador PT4 que media el intercambio metabólico en la interfaz de la planta y el hongo se localiza específicamente en la MPA (Harrison *et al.* 2002).

Existen dos tipos de patrones de colonización de los HMA, caracterizados por las modificaciones de las hifas intrarradicales dentro de la raíz. El tipo *Arum* (HMA linear), donde las hifas intrarradicales se diseminan entre las células corticales de la raíz, penetrando solo en las células para formar los arbusculos; y el tipo *Paris* (HMA en rulos), donde el desarrollo de las hifas es ampliamente intracelular en forma de rulos de las hifas formadas dentro de las células corticales de la raíz hospedadora (Smith & Smith 1997; Brundrett 2004). La colonización de MA de tipo *Paris* es una característica de las plantas que crecen en ambientes de bajo nivel de nutrientes y de alto estrés, mientras que la colonización de tipo *Arum* está asociada con especies de plantas de crecimiento rápido (Brundrett & Kendrick 1990). Sin embargo, también se ha observado la presencia de ambos tipos de colonización en algunas plantas (Kubota *et al.* 2005).

La morfología de los arbusculos también difiere entre las especies de HMA. Podemos observar los arbusculos como unas estructuras intracelulares tortuosas (por ejemplo, *Scutellospora*), en formato de "nubes" (por ejemplo, *Glomus*), o con la tinción débil en presencia de reactivos ácidos (por ejemplo, *Acaulospora* y *Paraglomus*) (Schüßler y Walker 2010).

La formación de arbusculos ocurre 2 días después de la colonización de las raíces, es decir, durante la fase simbiótica y el crecimiento intercelular de las hifas (Brundrett *et al.* 1985), llegando ocupar 25% de la longitud de raíces de puerro a 6 días desde inicio de la colonización. El primer arbusculo de *Glomus versiforme* en la raíz de puerro ocurre a una distancia del ápex entre 13 y 22 mm (Brundrett *et al.* 1985). Los arbusculos tienen una fase de crecimiento hasta alcanzar un cierto tamaño máximo, tras lo cual se degradan o se estimula la senescencia y las hifas arbusculares se separan del citoplasma mediante la formación de septos. Posteriormente colapsan y, finalmente, desaparecen de la célula hospedadora. Al menos en el nivel microscópico de observación, la célula vuelve a su estado original y puede ser recolonizada por un nuevo arbusculo (Kobae & Fujiwara 2014). Otra característica distintiva de los arbusculos es su tiempo de vida limitado en la madurez, 1-3 días (Alexander *et al.* 1988; Kobae & Hata 2010) – comienzan a colapsar después de unos días desde la formación, pero las hifas y vesículas pueden permanecer en las raíces durante meses o incluso años (Brundrett *et al.* 1985). La duración del ciclo de vida de los arbusculos (desde inicio de su formación hasta su digestión completa por la célula de raíz) en las plantas de trigo, avena y maíz es 7 días (Alexander *et al.* 1988) y 7,5-8,5 días en las plantas de cebolla, judía y tomate (Alexander *et al.* 1988), aunque en las raíces cebolla de 7 semanas de edad se observó que el ciclo de vida máximo de los arbusculos puede llegar a 16 días. Bevege & Bowen (1975) estimaron la vida de los arbusculos de *Glomus mosseae* en las raíces de cebolla entre 10 y 15 días (tiempo transcurrido entre primer arbusculo formado y primer arbusculo senescente observados). Cox y Tinker (1976) estimaron la vida útil de los arbusculos en torno a 4 días. La vida útil de los arbusculos está influenciada principalmente por su capacidad para suministrar nutrientes, especialmente fosfato (Javot *et al.* 2007).

Cuando el arbusculo es maduro el HMA *Glomus fasciculatum* ocupa 35% del volumen de célula en trigo (del cual 20% corresponden a las ramificaciones y 15% - al tronco), 36% en avena (23% - ramificaciones; 13% - tronco) y 42% en maíz (24% - ramificaciones; 18% - tronco) (Alexander *et al.* 1988). Cuando el arbusculo es maduro el HMA ocupa 11% del volumen de célula en cebolla (5% - ramificaciones, 6% - tronco), 20% - en judía (12% y 8%), 21% - en tomate (10% y 11%) (Alexander *et al.* 1989).

Toth y Miller (1984) determinaron el parámetro $S_v(pr,c)$, la relación área de superficie a volumen del protoplasto completo de la célula completa, en las células de raíz de maíz no inoculadas ($0,13 \mu\text{m}^2/\mu\text{m}^3$) e inoculadas con arbusculos de *Glomus fasciculatum* ($1,275 \mu\text{m}^2/\mu\text{m}^3$), observando un aumento de 10 veces o $0,139 \text{ mm}^2$ por una célula y 302 mm^2 de la superficie invaginada en 1 cm de raíz con arbusculos ocupando 10% de las células de córtex. Detectaron que el diámetro de tronco de un arbusculo joven es de 2-3 μm , mientras que las ramificaciones son de 1 μm de diámetro; el tronco de un arbusculo maduro puede llegar a 9 μm de diámetro (Toth & Miller 1984).

Vesículas de HMAs

Las vesículas son estructuras similares a esporas, de unos 50-100 μm de diámetro, formadas dentro del córtex de la raíz (Tab. I.2.2; Tab. I.2.3; Fig. I.2.2), generalmente de manera intercelular, que contienen glóbulos de lípidos y, por esta razón, se consideran órganos de almacenamiento (Giovannetti & Avio 2002). Se originan a partir de HIRs en su posición terminal o intercalar, dentro o entre las células de la raíz. Las vesículas tienen una capa de pared muy delgada, especialmente en las raíces viejas, asumiendo un formato globular, oblongo, lobulado irregular o rugoso (por ejemplo, *Glomus*, *Pacispora*, *Acaulospora* y *Entrophospora* respectivamente) (Redecker *et al.* 2013).

Las vesículas no ocurren en algunos géneros del orden Diversisporales, como *Gigaspora* y *Scutellospora*. Desempeñan un papel importante en el almacenamiento de nutrientes, ya que sus células contienen altos niveles de lípidos y glucógeno; pero en algunos casos pueden asumir una función reproductiva, porque las vesículas pueden formar esporas que actúan como propágulos (Berbara *et al.* 2006; Smith & Read 2008). La germinación de vesículas intrarradicales aisladas fue claramente demostrada por Strullu *et al.* (1997), Diop *et al.* (1994) y Declerck *et al.* (1998). Dicha germinación ocurre través del lumen de su unión de hifas sustentadoras (Declerck *et al.* 1998), los tubos germinales generando hifas corredoras y ramificadas similares a las de las esporas de HMAs.

El proceso de formación de vesículas depende de la especie de HMA. Para algunas especies, la formación de vesículas ocurre muy temprano después del establecimiento de la fase simbiótica, mientras que para otras ocurre al mismo tiempo de la esporulación, o incluso después de la formación de los primeros arbusculos (Dalpé *et al.* 2005). El HMA *Glomus versiforme* puede formar las vesículas en las raíces de puerro 3 días después del inicio de la colonización, 1 día después de la formación de los arbusculos (Brundrett *et al.* 1985), y llegar a ocupar 10% de la longitud de raíz a 6 días después del inicio de la colonización. Por lo general, las vesículas pueden permanecer en las raíces durante meses o años (p. ej., *Funnelformis*) y su número aumenta considerablemente después de la proliferación del micelio extrarradical. Schüßler (2000) informó que en raíces más viejas (70-90 días en cultivo) en bioensayos con plantas hospedadoras se observó la presencia de muchas vesículas e HIRs, pero pocos arbusculos.

La germinación de las vesículas intrarradicales aisladas fue claramente demostrada por Strullu *et al.* (1997), Diop *et al.* (1994) y Declerck *et al.* (1998). Dicha germinación ocurrió a través del lumen de su unión con hifas sustentadoras (Declerck *et al.* 1998), los tubos germinales generaron las hifas corredoras y ramificadas similares a las originadas de las esporas de HMAs.

Células auxiliares (CA) de HMAs

Las células auxiliares (Tab. I.2.2) se forman a partir de las HERs y su formación ocurre solo para algunas especies del orden Diversisporales (Redecker *et al.* 2013). Presentan paredes celulares delgadas y se pueden encontrar individualmente o formando grupos fuera de las raíces (Morton & Benny 1990). Las CA suelen estar ornamentadas con espinas (p. ej., *Gigaspora albida*) o nudosos (p. ej., *Scutellospora pellucida*) (Schüßler *et al.* 2001). No hay estudios que los reporten como propágulos, asumiendo así una función reproductiva, pero, de acuerdo con Morton y Benny (1990), las CA tienen funciones nutricionales y de almacenamiento. La Tabla I.2.3 proporciona una breve descripción de algunas estructuras según el género de HMA.

Estructuras similares a vesículas de HMAs

Las estructuras similares a vesículas (EPVs; Tab. I.2.2) son pequeños hinchazones hialinos (15-20µm de diámetro) de paredes delgadas que se asemejan a esporas en miniatura (Hepper 1981; Strullu & Romand 1987). Aunque se consideran esporas juveniles, nunca se ha demostrado su capacidad de germinación (Dalpé *et al.* 2005b). Sin embargo, se diferenciaron a lo largo de las hifas presimbióticas en varios cultivos monoxénicos de *Glomus* (Mosse 1962; de Souza & Berbara 1999; Karandashov *et al.* 2000). Para *G. clarum* su abundancia aumentó sustancialmente cuando las esporas germinadas se incubaron con células de *Gluconoacetobacter diazotrophicus* (Paula *et al.* 1994). Las hipótesis sobre el papel de las EPVs van desde un proceso de supervivencia durante la etapa presimbiótica hasta una tentativa de esporulación abortada (Dalpé *et al.* 2005b).

Esporocarpos de HMAs

Los esporocarpos de MAs (Tab. I.2.2; Fig. I.2.2) son las estructuras relativamente simples que consisten en grupos (clusters) de esporas, que pueden o no estar cubiertos por un peridio (Błaszowski 2012). Los esporocarpos de Glomeromycota son estructuras asexuales, por lo que representan grupos de esporas genéticamente idénticas (Gupta 2017). Son grandes (350 µm a 1 mm) lo que los hace visibles a simple vista (Goto & Maia 2005; Walker 2013). El peridio de los esporocarpos protege las esporas encerradas de otros microorganismos del suelo. Los esporocarpos representan una estructura importante en el ciclo de vida de los HMAs, en la que se basaron la mayoría de los descubrimientos y descripciones de especies en épocas anteriores, antes de que los investigadores hicieran un cambio a la clasificación e identificación filogenética (Strumer 2012; Redecker *et al.* 2013). Todavía no ha sido posible inducir la producción de esporocarpos en condiciones de laboratorio, aunque se ha observado una producción no planificada de esporocarpos epígeos de *Glomus epigeous* en almacenamiento a largo plazo después de 10 años (Daniels & Menge 1980).

Las esporas en los grupos de esporas o esporocarpos, al ser genéticamente idénticas y estar protegidas por el peridio de la infección por otros microorganismos, podrían ofrecer una fuente alternativa o adicional para el inicio del

cultivo utilizando esporas genéticamente similares (Gupta 2017). Además, el gran tamaño promedio de los esporocarpos (300 µm a 3 mm) en comparación con el tamaño de las esporas (30 a 300 µm) haría que la recolección de esporocarpos y la recolección fuera una tarea más sencilla (Gupta 2017).

El término *esporocarpo* para el filo Glomeromycota es complejo, ya que algunas estructuras similares se denominan "racimo" ("cluster") de esporas, mientras que otros mencionan las estructuras como el "esporocarpo" (Tomio Goto & Costa Maia 2005). Schenck & Pérez (1990) y Brundrett *et al.* (1996) definen a los esporocarpos como las agregaciones de esporas dentro de las estructuras más grandes, que contienen las hifas especializadas y pueden estar revestidas por una capa exterior de las hifas peridiales (el peridio). Sin embargo, este término es engañoso, porque las masas de esporas producidas por los hongos Glomeromycetes generalmente son mucho más pequeñas y de estructura más simple que los esporocarpos (hongos y trufas) producidos por Ascomycetes y Basidiomycetes (Brundrett *et al.* 1996). Las especies incluidas anteriormente en *Sclerocystis* tienen una disposición compleja de su estructura esporocarpica, mientras que otras especies de *Glomus* tienen una disposición menos compleja de esporas. Especies como *Glomus glomerulatum* cuyas esporas tienen dos hifas subtendientes, presentan una disposición de hifas más compleja, mientras que otras como *Glomus fasciculatum* tienen solo una hifa subtendiente por espóra y una estructura menos compleja. Sin embargo, otras especies (*G. aggregatum*) muestran caracteres intermedios, entre los de *G. glomerulatum* y *G. fasciculatum*, con esporas que presentan una o dos hifas subtendientes en el mismo esporocarpo. Así, el término esporocarpo utilizado para HMAs incluye las especies con esporas en racimos y especies con estructuras más complejas como las que se encuentran en *G. coremioides*, *G. sinuosum* y *G. taiwanensis* (Tomio Goto & Costa Maia 2005)

Bago y Cano (2005) describen las hifas entrelazadas de *Glomus intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) que forman estructuras similares a esporocarpos. Tal evento morfológico ocurre con bastante frecuencia en las etapas tardías del desarrollo de *G. intraradices* en crecimiento monoxénico. Consiste en un rebrote súbito de hifas delgadas de nueva formación que emergen de un punto dado de una hifa en la que, con bastante frecuencia, se ha producido una anastomosis. Las hifas largas, delgadas y tortuosas se entrelazan, dando lugar a lo que denominan los "nudos de hifas" (Bago & Cano 2005), que se vuelven más compactos para producir la esporulación en las etapas posteriores, los que extremadamente parece a los esporocarpos. Dado que la aparición de esporocarpos en *G. intraradices* nunca se ha descrito ni en condiciones de invernadero ni en condiciones naturales, Bago y Cano (2005) proponen dos conclusiones: (1) la estructura observada tiene una función diferente a la de los esporocarpos, y simplemente se parece a ellos, o (2) *G. intraradices* tiene el potencial para formar los esporocarpos, pero tal potencial rara vez se utiliza en las condiciones experimentales/naturales estudiadas. El estudio de Gupta (2017) reveló que los clusters de esporas o los esporocarpos de los HMAs podrían usarse para la multiplicación de inoculo y colonización de las plantas.

Tab. I.2.3. Algunas estructuras de HMAs características para los géneros de Glomeromycota (Souza 2015)

Género ^a	Vesículas	Hifas intraradicales	Células auxiliares	Intensidad de tinción ^b
<i>Acaulospora</i>	Irregulares y lobuladas	Rectas o enrolladas	Ausentes	Débil
<i>Ambispora</i>	Presentes	Rectas, enrolladas o infladas	Ausentes	Débil
<i>Archaeospora</i>	Ausentes	Conexiones en forma de Y	Ausentes	Débil
<i>Diversispora</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Débil
<i>Entrophospora</i>	Ásperas	Rectas o enrolladas	Ausentes	Débil
<i>Funnelformis</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Fuerte
<i>Gigaspora</i>	Ausentes	Rectas o enrolladas	Ornamentaciones lisas o verrugosas, con espinas	Fuerte
<i>Glomus</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Fuerte
<i>Claroideoglomus</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Fuerte
<i>Otospora</i>	Globosas	Conexiones rectas, en forma de H o Y	Ausentes	Fuerte
<i>Pacispora</i>	Oblongas o elipsoides	Conexiones rectas, en forma de H o Y	Intra y extraradicales; Verrugosas	Fuerte
<i>Paraglomus</i>	Ausentes	Rectas o enrolladas con conexiones en forma de H	Ausentes	Débil
<i>Racocetra</i>	Ausentes	Rectas o infladas	Suaves o verrugosas	Fuerte
<i>Rhizophagus</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Fuerte
<i>Scutellospora</i>	Ausentes	Rectas o enrolladas	Lisas o verrugosas, con ornamentaciones nudosas	Fuerte
<i>Sclerocystis</i>	Globosas	Conexiones en forma de H	Ausentes	Fuerte

^aDe acuerdo con la clasificación propuesta por Schüßler y Walker (2010). ^bCon reactivo ácido.

Peridio de esporocarpos de HMAs

Peridio – es una densa capa de hifas que cubre toda la superficie de las esporas individuales o de los agregados de esporas (esporocarpos) en algunas especies de HMAs (Souza 2015; Tab. I.2.2), a veces, debe eliminarse para ver las esporas de HMAs con claridad. Esta estructura generalmente ocurre en géneros como *Diversispora*, *Glomus*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis* (Schüßler & Walker 2010), también en *Claroideoglomus*, *Funnelformis*, *Septoglomus* (Souza

2015) y *Sacculospora* (Lara-Capistrán *et al.* 2021). Es de suponer que esta red surge de la hifa subyacente (Souza 2015), aunque se necesitan más estudios para aclarar esta suposición.

Entre otras estructuras fúngicas capaces de volver a crecer se encuentran las hifas del peridio de los esporocarpos de *Funelliformis mosseae* que tienen la capacidad de alargar y diferenciar las estructuras similares a vesículas (Budi *et al.* 1999; Dalpé *et al.* 2005b).

Redes de hifas de HMAs

Las redes de hifas MAs en el suelo (Tab. I.2.2; Fig. I.2.1, Fig. I.2.2) ligadas a plantas son de importancia clave en la colonización de nuevas plantas en sistemas de vegetación perenne, hecho que se ha apreciado durante mucho tiempo (Smith & Read 2008). El extenso desarrollo del micelio se describió muy temprano en la investigación de la MA (Peyronel 1923) y se apreció claramente la importancia de las hifas para unir las plantas (Harley 1991). Nicolson (1959) fue uno de los primeros en realizar una investigación sistemática del micelio extrarradical asociado con las raíces de los hábitats naturales. Describió "la sorprendente variación de diámetro (2-27 μm) entre los filamentos de hifas, con la correspondiente variación en el espesor de la pared". Mostró cómo las hifas de paredes gruesas forman las bases permanentes de los complejos de hifas de corta duración asociados con las raíces. Las hifas principales, que normalmente contienen citoplasma y núcleos, dan lugar a sistemas laterales de las hifas laterales cada vez más finamente ramificadas. El patrón de ramificación jerárquica indicado por estas observaciones es extremadamente difícil de ver en el suelo, pero es claramente evidente en los cultivos monoxénicos de HMAs (Bago *et al.* 1998a; Giovannetti *et al.* 2001) (Fig. I.2.1 c, d) y en un sistema bidimensional utilizado para observar el micelio anastomosante, uniendo plantas de diferentes especies en el suelo (Giovannetti *et al.* 2004) (Fig. I.2.1 a, b).

Las redes de hifas vivas tienen alta importancia para iniciar una colonización rápida en las plántulas y para movilizar nutrientes (Read 1992; Read *et al.* 1985; Olsson *et al.* 2002; Leake *et al.* 2004a; Simard & Durall 2004; Lalaymia & Declerck 2020). Las conexiones de las hifas crecen de una planta a otra, formando puentes que pueden ser simples o pueden ramificarse cuando se acerca una raíz para formar múltiples hifas y apresorios colonizadores (Friese & Allen 1991) (Fig. I.2.2). Las hifas corredoras que forman los bucles externos a lo largo de la superficie de la raíz también inician la colonización secundaria (Fig. I.2.2) (Peyronel 1923; Cox & Sanders 1974; Brundrett *et al.* 1985; Friese & Allen 1991; Wilson & Tommerup 1992). Se ha demostrado que el micelio de *Glomus mosseae* se propaga a través del suelo a 3 mm/día para iniciar la colonización en la soja (Camel *et al.* 1991) y una distancia máxima parece ser de alrededor de 20-30 mm para varias especies (Warner & Mosse 1983; Schubert *et al.* 1987), aunque se han registrado valores de hasta 90 mm (Smith & Read 2008). Un '*frente de infección*' micelial puede diseminarse a través de una población de plantas en suelo esterilizado con tasas de crecimiento entre 0,2 y 2,5 mm/día dependiendo de la planta hospedadora y la especie de HMAs (Powell 1979; Scheltema *et al.* 1987b). La propagación también está influenciada por la textura del suelo a través del cual crecen las hifas y, al igual que con otros caracteres de los HMAs, existe la diversidad entre las especies con respecto a la distancia que los hongos pueden crecer para colonizar una nueva planta y a la capacidad de atravesar espacios del suelo estrechos y tortuosos (Drew *et al.* 2003, 2005). La red micelial de HMAs puede ser muy extensa y la toma de las huellas moleculares ha demostrado que un solo clon de HMA puede extenderse más de 10 m entre las raíces de *Hieraceum pilosella* en un sistema no perturbado de las dunas de arena (Rosendahl & Stukenbrock 2004). Un micelio frágil de este tipo puede verse alterado por las actividades de los organismos del suelo, como los colémbolos que pastan y las lombrices excavadoras, y también por las prácticas agrícolas (McGonigle & Fitter 1988a; Pattinson *et al.* 1997; Smith & Read 2008). La alteración puede conducir a una menor infectividad de los HMAs y también a una menor absorción de nutrientes por las plantas asociadas, lo que indica que el micelio establecido tiene una mayor capacidad de búsqueda de nutrientes que el micelio recientemente desarrollado asociado con plantas individuales (Fitter & Sanders 1992).

La rapidez con la que se produce la colonización a partir de una red micorrícica establecida, sostenida por plantas existentes, se determinó mediante el trabajo experimental que utiliza las '*plantas nodrizas*' colonizadas para iniciar la colonización (Brundrett *et al.* 1985; Rosewarne *et al.* 1997). La colonización de las plántulas trasplantadas se inició mediante la formación de un apresorio a 2 días, y la colonización general subsiguiente se produjo extremadamente rápidamente y alcanzó un máximo alrededor de los 10 días, con un pico en el desarrollo de los arbusculos a los 12 días (Rosewarne *et al.* 1997). Estos hallazgos concuerdan con las observaciones de la colonización extremadamente rápida de plántulas en situaciones de campo no perturbadas, donde había varias redes de anastomosis diferentes pertenecientes a diferentes HMAs (Smith & Read 2008). Algunas especies de plantas estaban asociadas con varias de estas redes, pero otras quizás con tan solo una, dependiendo de la selectividad de las plantas.

Las redes de hifas parecen capaces de sobrevivir y retener la infectividad durante los períodos en los que la vegetación con la que se desarrollaron está inactiva o muerta (Smith & Read 2008). Crecer en ambientes estacionales

muy secos y calurosos (Jasper *et al.* 1989; McGee 1989; Braunberger *et al.* 1994) o fríos (Addy *et al.* 1994, 1997, 1998) indica la importancia de esta supervivencia para una rápida colonización, cuando vuelven las condiciones favorables para el crecimiento de las plantas. Para algunos HMAs el mantenimiento de la infectividad de la red de hifas puede depender de si se ha secado antes de que comience la esporulación, de modo que la importancia de las esporas y/o hifas y los efectos de la perturbación serán diversos (Jasper *et al.* 1993).

1.2.3. Biología de los HMAs: biotrofismo obligado del hongo, ciclo de vida de los HMAs (fases asimbiótica/presimbiótica/simbiótica)

Los HMAs dependen en gran medida de sus plantas hospedadoras, ya que son incapaces de crecer de forma independiente en la naturaleza (Fitter 2005). Los HMAs también presentan diferentes niveles de especificidad del hospedador, existen evidencias de emparejamiento hospedador-hongo muy específico (Johnson *et al.* 2003; Klironomos 2003). Además, se cree que los HMAs desempeñan un papel clave en la mediación del desarrollo y establecimiento de las plantas (Richardson *et al.* 2000; Lekberg *et al.* 2013).

Los HMAs son un grupo monofilético. Comparten una característica común: la formación de una estructura para el intercambio de nutrientes entre los simbioses, los arbusculos (Smith & Read 2008). Los arbusculos se originan entre la pared celular y la membrana plasmática de las células corticales de la raíz por el diferenciamiento de las hifas intracelulares. Cada arbusculo está rodeado por una membrana plasmática de la célula vegetal denominada membrana periarbuscular (Lambais & Ramos 2010).

Patrones de colonización: tipos *Arum* y *Paris*

La colonización de raíces está mediada por interacciones genéticas, morfológicas y funcionales entre ambos socios de la simbiosis, que comienza antes del contacto físico entre la planta hospedadora y las especies de HMA (Kiriacheck *et al.* 2009). Debido a la gran diversidad de especies de plantas y HMA, no existe un modo estándar de colonización, ya que esta característica es altamente específica de hongos (Moreira & Siqueira 2006; Souza *et al.* 2010). Por ejemplo, los arbusculos y otras estructuras de HMAs pueden tomar la forma de *Arum* o *Paris* (Tab. 1.2.4; Fig. 1.2.3) en las raíces y su presencia puede variar según la familia de las plantas (Tab. 1.2.5).

Tab. 1.2.4. Patrones de estructuras tipo *Arum* y *Paris* formados por especies de hongos micorrícicos arbusculares durante la colonización de raíces

Tipo de micorriza	Estructura				
	Hifas intracelulares	Propagación celular	Conecta arbusculos a	Rulos ("coils") en la hipodermis	Rulos ("coils") en el córtex
<i>Arum</i>	Presentes	Ausente	Hifas intercelulares	Presentes	Ausentes
<i>Paris</i>	Ausentes	Presente	Rulo intracelular	Ausentes	Presentes

Gallaud en su tesis doctoral de 1904 caracterizó cuatro series de micorrizas endotróficas por la de *Arum maculatum*, *Paris quadrifolia*, hepáticas y orquídeas, respectivamente, y al hacerlo describió en detalle micorrizas "vesiculares-arbusculares". Introdujo el término '*arbusculo*' para los sistemas ramificados terminales, en forma de árbol, del micelio intracelular que al degenerar se convierten en lo que Janse en 1897 había llamado 'esporangiolas' y también dio excelentes ilustraciones de vesículas y pelotones o masas enredadas de hifas intracelulares.

Gallaud (1904, 1905) describió clases estructurales distintas dentro de las simbiosis MAs (tipo *Arum* y tipo *Paris*, y un número observado entre ellas). La morfología del tipo *Arum* consiste en micelio que se extiende a lo largo de los espacios intercelulares corticales de las plantas y penetra en las células corticales para formar arbusculos intracelulares terminales individuales, mientras que en el tipo *Paris* el hongo es completamente intracelular, formando un micelio en forma de rulos irregulares y rulos arbusculados. Gallaud (1905) afirmó que la morfología de las MAs estaba influenciada tanto por el hospedador como por las especies de los hongos. Se ha demostrado que un HMA puede formar cualquier tipo de colonización dependiendo de la planta hospedadora, y algunas plantas parecen producir estrictamente un solo tipo morfológico (ver Smith & Smith 1997, para referencias en el mismo). Sin embargo, la identidad de la planta también juega un papel y algunas plantas pueden producir los tipos *Arum* y *Paris* de MA (como en el caso de *Solanum lycopersicum*) o una variedad de los tipos morfológicos con diferentes HMAs (Cavagnaro *et al.* 2001; Dickson 2004).

No está claro hasta qué punto estas diferencias morfológicas pueden influir en la fisiología y compatibilidad funcional de la simbiosis. Se han demostrado respuestas de crecimiento positivas y una mejor nutrición de fósforo (P)

en muchas especies de plantas que forman MA de tipo *Arum* (véase Smith y Smith 1997). También se ha demostrado en plantas cultivadas en suelo que los rulos de tipo *Paris* pueden transferir P a *Medicago truncatula* (Smith *et al.* 2004). Las plantas con rulos y rulos arbusculados, y varias especies de plantas con raíces transformadas que muestran una morfología de MA intermedia, también tienen los transportadores de P inducibles por MA (Karandashov *et al.* 2004; Glassop *et al.* 2005). Sin embargo, las reacciones de defensa del hospedador hacia el hongo varían entre los tipos morfológicos. Los genes relacionados con la defensa aumentaron en *Solanum lycopersicum* cuando fueron colonizados

Tab. I.2.5. Agrupaciones de las familias de angiospermas que tienen distintas micorrizas arbusculares de tipo *Arum* y tipo *Paris* y aquellas con ambos tipos y/o tipos intermedios (datos de Smith & Smith 1997).

Tipo <i>Arum</i>	Tipo <i>Paris</i>	Ambos tipos (B) y/o tipos intermedios (I)
Monocotiledóneos:		
Agavaceae (1); Araceae*(5) 'Liliaceae': <i>Alliaceae</i> (1); <i>Asphodeiaceae</i> (1); <i>Anthericaceae</i> (1); <i>Convallariaceae</i> (4); <i>Hyacinthaceae</i> (4); <i>Hypoxidaceae</i> (1); <i>Ruscaceae</i> (1) Zingiberaceae (1)	Burmanniaceae (1); Cannaceae (1); Dioscoraceae (2); Heliconiaceae (1); 'Liliaceae': <i>Colchicaceae</i> (2); <i>Liliaceae</i> s. s. (1); <i>Trilliaceae</i> (3); <i>Uvulariaceae</i> (2); Marantaceae (1); Thisniaceae (1); Triuridaceae (1)	Araceae* (1P); Gramineae (> 10) (B, I); Arecaceae (3) (B); Pandanaeae (1) (I)
Dicotiledóneos:		
Alangiaceae (1); Anacardiaceae (1); Ascepiadaceae* (4); Balsaminaceae (1); Begoniaceae (1); Boraginaceae (2); Campanulaceae (1); Combretaceae (1); Compositae (5); Cucurbitaceae (2); Elaeocarpaceae (2); Guttiferae (2); Malvaceae (5); Oleaceae (1); Proteaceae (1); Rosaceae (2); Staphyleaceae (1); Symlocaceae (1); Thymeleaceae (1); Turneraceae (1); Urticaceae (2); Vitaceae (1)	Aceraceae (1); Annonaceae (1); Araliaceae (2); Aristolochiaceae (10) Bombacaceae (2); Caricaceae (1); Casuarinaceae (1); Cecropiaceae (1); Cornaceae (1); Cunoniaceae (1); Gentianaceae (7); Grossulariaceae (1); Hamamelidaceae (10); Hippocastanaceae (10); Lecythidaceae (1); Linaceae (1); Loganiaceae (1); Magnoliaceae (2); Malpighiaceae (1); Melastomaceae (1); Moraceae (2); Myrsinaceae (1); Myrtaceae (1); Polygalaceae (1); Rubiaceae* (6); Sapindaceae (1); Saxifragaceae (1); Theaceae (1); Ulmaceae (2); Umbelliferae (6); Violaceae (1)	Apocynaceae (14) (B, I); Asclepiadaceae* (I); Bursereae (1) (I); Caprifoliaceae (1) (I); Euphorbiaceae (6) (B, I); Flacourtiaceae (1) (I); Labiatae (7) (B); 'Leguminosae': <i>Caesalpinioideae</i> (1) (I); <i>Mimosoideae</i> (3) (B); <i>Papilionoideae</i> (13) (B); Meliaceae(1) (I); Menyanthaceae (2) (I); Ranunculaceae (3) (B); Rubiaceae* (1A); Rutaceae (6) (B,I); Scrophulariaceae (2) (B); Solanaceae (4) (B); Sterculiaceae (2) (I); Verbenaceae (5) (B)

Notas. El sistema de Cronquist (1981) se ha utilizado excepto para familias dentro de 'Liliaceae' [sensu Cronquist], que son dadas por Dahlgren *et al.* (1985). Clave: (1, etc.), número de géneros registrados; (B), ambos tipos registrados; (I), caracteres intermedios (rulos extensos e hifas intercelulares). Araceae * (etc.) en dos columnas – ocurre cuando hay un solo registro que difiere de la mayoría; (1P) o (1A) indica el registro minoritario en la categoría 'Ambos'.

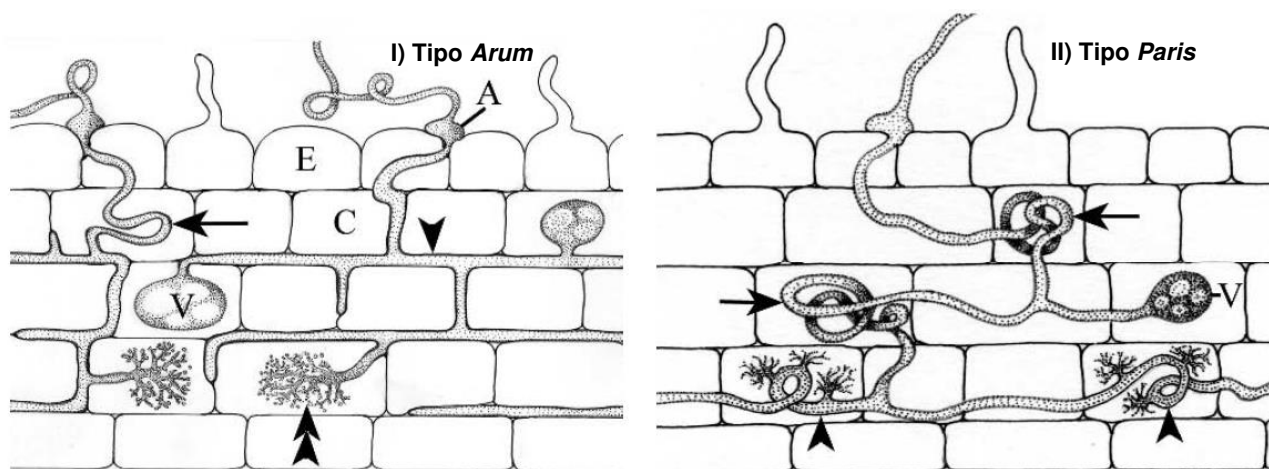


Fig. I.2.3. Asociaciones de micorrizas arbusculares de tipo *Arum* y tipo *Paris* (Peterson *et al.* 2004). I) En las MAs de tipo *Arum* las hifas de infección a partir de los apresorios (A) penetran en las células epidérmicas (E) antes de entrar en el córtex (C). Con frecuencia, una hifa forma un rulo (flecha) antes de ingresar al sistema de espacio intercelular (punta de flecha) de la corteza. Se forman los arbusculos (puntas de flecha doble) dentro de las células corticales internas y, dependiendo de la especie fúngica, se pueden formar las vesículas (V). II) En las MAs de tipo *Paris* los primeros eventos corticales son similares a los de tipo *Arum*, pero se produce una formación extensa de rulos (ovillos) de hifas el córtex (flechas) y pequeñas ramificaciones se forman a partir de algunas de ellas para formar espirales arbusculadas (puntas de flecha). Nuevamente, dependiendo de la especie de hongo, se pueden formar las vesículas (V).

por *Scutellospora calospora* (que formó las estructuras de tipo Paris), en contraste con dos aislados de *G. intraradices* (que forman estructuras de tipo *Arum*) donde fueron suprimidos (Gao 2002; Gao *et al.* 2004). Los autores sugirieron que esta mayor expresión podría estar relacionada con la amplia penetración de las paredes de las células corticales en la MA de tipo Paris. De ser cierto, sería importante tenerlo en cuenta al realizar estudios de expresión génica de la MA. Esta complejidad morfológica y funcional adicional de las interacciones MAs ciertamente podría estudiarse en profundidad mediante el uso de sistemas monoxénicos (Cano *et al.* 2008).

Características moleculares de HMAs

La mayoría de las especies de HMAs se han descrito y nombrado de acuerdo con la morfología de sus esporas (Schüßler y Walker 2010), pero esta metodología no siempre se puede distinguir entre especies, géneros, familias o incluso órdenes (Morton y Redecker 2001; Walker *et al.* 2007; Walker 2008; Gamper *et al.* 2009). Por lo tanto, los estudios genéticos recientes de hongos micorrícicos tienen el potencial de mejorar la clasificación taxonómica de los HMA.

Los estudios morfológicos de las esporas revelaron que son multinucleadas y, dependiendo de la especie, pueden contener hasta un millón de núcleos. También varían de color, tamaño y forma (Cooke *et al.* 1987; Bécard & Pfeffer 1993; Pawlowska & Taylor 2004). Frente a estas observaciones, su caracterización molecular es muy atractiva, ya que no está sujeta a: (1) variaciones fenotípicas entre especies; (2) agentes ambientales; (3) etapa de desarrollo de la espора; y (4) otros factores, como la actividad de patógenos que pueden afectar su morfología.

Hijri y Sanders (2004) demostraron que los HMAs son haploides y el tamaño de su genoma varía en gran medida entre las especies. Por ejemplo, *Rhizophagus intraradices* tiene un genoma pequeño, cercano a los 16,54 Mb (de los cuales el 88,36% son ADN de copia única, el 1,59% son secuencias repetitivas y el 10% – ADN plegable), mientras que otras especies, como *Scutellospora pellucida* y *Racocetra gregaria*, tienen un tamaño mucho mayor. Genomas, 127,4 Mb y 1058,4 Mb, respectivamente.

Durante muchos años, se pensó que este grupo de hongos era exclusivamente clonal (Souza 2007; Souza *et al.* 2008); sin embargo, recientemente se obtuvieron las pruebas de recombinación (Gandolfi *et al.* 2003, Pawlowska y Taylor 2004; Croll *et al.* 2008). Los investigadores observaron la formación de anastomosis (la fusión entre ramas de la misma o diferentes hifas) y el intercambio de material genético entre cepas genéticamente distintas de *Rhizophagus intraradices*.

Desarrollo de la simbiosis: ciclo de vida de los HMAs (fases asimbiótica/presimbiótica/simbiótica)

Los HMAs son simbioses estrictos que necesitan colonizar la raíz de una planta micorrizable para completar su ciclo de vida. El ciclo de vida de HMAs está dividido en tres fases: asimbiótica, presimbiótica y simbiótica (Fig. I.2.6).

Fase asimbiótica de HMAs

El desarrollo de la simbiosis comienza con la germinación de las esporas (Siqueira *et al.* 1985b). De acuerdo con Mosse (1956, 1959) y Siqueira (1983), esta fase se considera la **fase asimbiótica** (Fig. I.2.6), porque la germinación de las esporas no depende directamente del contacto con la planta hospedadora. En cambio, depende de las condiciones favorables bióticas y abióticas que se produzcan. Estos incluyen niveles apropiados de humedad, temperatura, pH, niveles de nutrientes minerales, materia orgánica, microorganismos del suelo y acción de contaminantes (Dalpé *et al.* 2005; Juge *et al.* 2002; Ramos *et al.* 2008a, b, c; Bartolome-Estebán & Schenck 1994; Lambais 2006; Bais *et al.* 2006; Besserer *et al.* 2006; Tamasloukht *et al.* 2003; Bécard *et al.* 2004; Bianciotto *et al.* 2004; Bonfante 2003; Verdin *et al.* 2006; Giovannetti *et al.* 2010). Aunque la germinación de las esporas ocurre sin la necesidad de la planta hospedadora, si el micelio de HMA no encuentra una raíz para establecer la relación de simbiosis, la especie de HMA no completará su ciclo de vida (Oehl *et al.* 2008; Gamper *et al.* 2009).

La liberación de compuestos inhibidores por las plantas no hospedadoras de HMA fue reportada por diferentes autores (Vierheilig *et al.* 2000; Roberts & Anderson 2001; Oba *et al.* 2002; Bainard *et al.* 2009). Los exudados crudos o purificados de las raíces hospedadoras y los compuestos derivados de su fraccionamiento afectaron positivamente la germinación de las esporas y el crecimiento germinativo en diferentes condiciones experimentales, dependiendo tanto de la planta como de las especies de HMAs (Graham 1982; Bécard & Piché 1989; Gianinazzi-Pearson *et al.* 1989; Nair *et al.* 1991; Tsai & Phillips 1991; Giovannetti *et al.* 1993a, 1994, 1996; Suriyapperuma & Koske 1995; Tawaraya *et al.* 1996b; Buée *et al.* 2000; Nagahashi & Douds 2000; Scervino *et al.* 2006). Los compuestos clave exudados de las raíces del

hospedador capaces de inducir la ramificación de hifas en HMA, las estrigolactonas, estimularon la germinación de esporas en *Gigaspora rosea*, *Glomus intraradices* y *Glomus claroideum*, y aumentaron la densidad mitocondrial y la respiración en *G. intraradices* (Tamasloukht *et al.* 2003; Besserer *et al.* 2006). La modulación de la germinación de las esporas de HMAs también se informó en presencia de exudados de raíces hospedadoras micorrícicas y no micorrícicas y de sus componentes flavonoides diferenciales, que mostraron efectos específicos de la especie (Vierheilig *et al.* 1998; Scervino *et al.* 2005a, 2005b).

Cuando la espora de un HMA encuentra condiciones favorables, se produce la absorción de agua y nutrientes del suelo y, en consecuencia, aumenta su volumen (Siqueira *et al.* 1985b). Simultáneamente, se incrementa la síntesis de metabolitos, como ARN, proteínas, aminoácidos, carbohidratos, ácidos orgánicos, lípidos y polisacáridos, y se mejora mucho su contenido celular (Spain *et al.* 2006). En este momento, el metabolismo de las esporas está totalmente alterado y la división nuclear y la producción de vesículas aumentan. También se mejora el movimiento citoplasmático y los metabolitos producidos se almacenan cerca del lugar donde se originará el tubo germinal (Bécard *et al.* 2004). La emergencia del tubo germinal se ve favorecida por una gran presión física entre las paredes de las esporas y el propio tubo germinal (Tommerup & Kidby 1980; Oehl & Sieverding 2004).

Durante la germinación de las esporas de HMA, varios núcleos (pero no todos) migran a los tubos germinales recién formados (Kokkoris *et al.* 2020). Esto permite que se produzcan múltiples eventos de germinación en caso de que no se encuentre un huésped (Logi *et al.* 1998; Giovannetti *et al.* 200) o de una alteración física del tubo germinal (Koske 1981). En tales casos, el HMA también puede retraer el citoplasma y los núcleos hacia la espora, lo que contribuye a la preservación nuclear, dejando una hifa hueca que se separa de las hifas viables mediante septos de retención (Kokkoris *et al.* 2020).

A partir del tubo germinal se produce el micelio asimbiótico inicial, que tiene un crecimiento limitado (Dalpé *et al.* 2005) alcanzando una longitud de más de 50 mm en algunas esporas de *Glomus caledonium* (Logi *et al.* 1998). Las hifas germinales tienen pared gruesa, sin septos, en torno a 5-10 μm de diámetro, con muchos núcleos (Giovannetti *et al.* 2010). En el periodo de la elongación de las hifas que dura 5-15 días desde el inicio de la germinación la velocidad media de elongación es 1,97 $\mu\text{m}/\text{min}$ (2,8 mm/día) (Logi *et al.* 1998). Sin encontrar una raíz el micelio cesa el crecimiento dentro de unos 15 días desde inicio de su crecimiento (Bécard & Piché 1989; Giovannetti *et al.* 1993; Schreiner & Koide 1993; Logi *et al.* 1998).

Este micelio inicial está compuesto por: citoplasma granular, varios núcleos y vacuolas (que almacenan gran cantidad de polifosfato) (Bécard *et al.* 2004), el citoplasma y los núcleos se observaron migrando en dos direcciones durante la germinación de las esporas (Mosse 1959). Los lípidos, la glucosa y la fructosa se consumen para formar trehalosa y aminoácidos como la arginina y la glutamina durante la formación del tubo germinativo (Kuga *et al.* 2008), pero, de acuerdo con Trépanier *et al.* (2005), los HMAs son capaces de producir sus propios lípidos solo durante la fase simbiótica y solo si la planta hospedadora participa en el proceso (Dalpé *et al.* 2005). Por lo tanto, si el micelio inicial de HMA no encuentra una raíz para colonizar antes del consumo de todo el contenido de lípidos – no podrá completar su ciclo de vida, lo que conducirá a una senescencia de hifas con formación de tabique (septo) y autólisis (Oehl *et al.* 2008; Gamper *et al.* 2009). Por el contrario, si se establece el contacto con las raíces de las plantas, se inicia la fase presimbiótica.

Estudios recientes han demostrado que ciertos ácidos grasos exógenos pueden ser absorbidos por *Rhizophagus irregularis* como fuente de carbono orgánico y estimulante para facilitar el crecimiento de las hifas y la formación de esporas secundarias en la etapa asimbiótica (Sugiura *et al.* 2020; Kameoka *et al.* 2020). Además, el tratamiento conjunto con el miristato, el nitrógeno orgánico y dos hormonas vegetales (la estrigolactona y el jasmonato de metilo) puede inducir significativamente la esporulación de *Rhizophagus clarus* durante los cultivos asimbióticos (Tanaka *et al.* 2020).

Fase presimbiótica de HMAs

Incluso antes del contacto físico entre simbioses, tanto las especies de HMA como las plantas hospedadoras comienzan a intercambiar señales químicas y moleculares (Siqueira *et al.* 1985a, 1985b; Lambais 2006). Esto constituye la **fase presimbiótica** (Fig. 1.2.6) y su éxito depende en gran medida de dos condiciones: (1) las propiedades del suelo (p. ej., pH, humedad y temperatura) y (2) la planta hospedadora (p. ej., exudados de las raíces, como flavonoides, CO₂, y factores de ramificación desconocidos) (Vierheilig *et al.* 1998; Buee *et al.* 2000; Besserer *et al.* 2006; Zsögön *et al.* 2008). Estas condiciones pueden cambiar el metabolismo del HMA, estimulando así el crecimiento del micelio y la ramificación de las hifas (Buee *et al.* 2000; Requena *et al.* 2007).

La simbiosis MA se logra a través de la comunicación química entre microorganismos en la rizosfera y la raíz de la planta hospedadora (De-la-Peña & Loyola-Vargas 2014; Wang *et al.* 2017).

En condiciones limitantes de Pi, las raíces de las plantas secretan una serie de moléculas para atraer los HMAs. Estas moléculas incluyen, por ejemplo, **flavonoides (quercetin)** (Becard *et al.* 1992), **2-hidroxiácidos grasos (ácido 2-hidroxidodecanoico y ácido 2-hidroxitetradecanoico)** (Nagahashi & Douds 2011) y **estrigolactonas** (Akiyama *et al.* 2005; Besserer *et al.* 2006, 2008; García-Garrido *et al.* 2009), y pueden inducir la germinación de esporas de HMAs y la ramificación de hifas, lo que promueve encuentros entre hongos y hospedadores. Las más estudiadas son las **estrigolactonas (SLs)**, fitohormonas derivadas de carotenoides (García-Garrido *et al.* 2009; Waters *et al.* 2017), con cuales se desencadenan la activación de las mitocondrias y el metabolismo (oxidativo) en el hongo (Akiyama *et al.* 2005; Besserer *et al.* 2006, 2008). Además de los estimulantes para los HMAs, las estrigolactonas también son hormonas vegetales que controlan la arquitectura y la productividad de las plantas (Umehara 2011; Yao *et al.* 2016; Waters *et al.* 2017). Su biosíntesis está regulada por tensiones abióticas y bióticas. Se ha demostrado especialmente que la limitación de Pi induce la producción de estrigolactonas en las raíces de varias plantas, así como su exudación (Kohlen *et al.* 2011; Czarnecki *et al.* 2013). Esto ayuda a atraer a los HMAs hacia las plantas para que adquieran más Pi del suelo. Curiosamente, la biosíntesis de ELs también está controlada por los factores de transcripción GRAS NSP1 y NSP2, que juegan un papel en la vía de señalización simbiótica común con las bacterias rizobiales (Catoira *et al.* 2000; Maillet *et al.* 2011; Schmitz & Harrison 2014). Las ELs se descubrieron originalmente como estimulantes de la germinación de malezas parásitas, incluido el género *Striga*, que les da nombre (Cook *et al.* 1966).

Los HMAs parecen poseer un sistema de percepción altamente sensible para las ELs, y concentraciones tan bajas como 10 nM del modelo sintético-SL GR24 inducen la división nuclear y el agrandamiento de las mitocondrias y un rápido aumento del contenido de NADH; la actividad de NADH deshidrogenasa; y el contenido de ATP en las hifas de *Gigaspora rosea*, que se interpreta como un requisito previo para la proliferación de hifas (Besserer *et al.* 2006, 2008).

En su turno, los HMAs liberan factores *Myc* que pueden ser reconocidos por receptores potenciales de plantas (De Mita *et al.* 2014; den Camp *et al.* 2011; Miyata *et al.* 2014; Zhang *et al.* 2015) y activan una vía común de señalización compartida por la simbiosis MA y la simbiosis de nodulación de raíces con las bacterias rizobiales (Oldroyd 2013).

Los HMAs también secretan sustancias químicas difusibles en respuesta a las señales de la planta (Wang 2021). Estas señales desencadenan un conjunto de cambios en la raíz de la planta preparándola para la colonización por hongos, tales como las oscilaciones/picos de calcio (Carotenuto *et al.* 2017), la inducción de la formación de raíces laterales (Gutjahr *et al.* 2009), la formación de una pre-estructura de penetración (Maillet *et al.* 2011) y la expresión de genes específicos de la simbiosis (Camps *et al.* 2015a). Las moléculas de señal secretadas por los HMAs mejor estudiadas son las llamadas colectivamente factores *Myc*. Estas incluyen lipo-quitooligosacáridos (*Myc*-LCOs) y quitooligosacáridos de cadena corta (tetra- y pentámeros) (*Myc*-COs) (Maillet *et al.* 2011; Genre *et al.* 2013). Se han identificado los *Myc*-COs en los exudados de esporas germinadas, y su secreción fue inducida por la aplicación de las estrigolactonas (Genre *et al.* 2013). Los *Myc*-LCOs son muy similares a los factores Nod producidos por la bacteria de *Rhizobium* que inician una simbiosis de nódulos fijadores de nitrógeno con plantas leguminosas (Maillet *et al.* 2011). Se ha demostrado que tanto los factores Nod como los factores *Myc* activan una vía de señalización simbiótica común compartida (Parniske 2008; Gutjahr & Parniske 2013; Wang 2021). Esta es una vía antigua que se conserva en plantas formadoras de simbiosis intracelulares (Radhakrishnan *et al.* 2020). Curiosamente, las estrigolactonas también estimulan la formación de los nódulos de las bacterias *Sinorhizobium meliloti* en las raíces de alfalfa (Soto *et al.* 2009).

Además de los factores *Myc*, moléculas de señal adicionales de HMAs también pueden desempeñar un papel clave para iniciar la simbiosis. En el arroz, se encontró que un receptor de **karrikin** (un regulador de crecimiento de plantas derivado de butenolida encontrado en humo; Waters *et al.* 2012) llamado DWARF14-LIKE (D14L) era necesario para la percepción de los HMAs (Kagiyama *et al.* 2013; Gutjahr *et al.* 2015). Los mutantes *d14l* de arroz mostraron una ausencia casi completa de apresorios y una colonización de la raíz gravemente alterada. Además, los extractos de esporas en germinación no lograron inducir respuestas transcripcionales en raíces mutantes *d14l*.

Fase simbiótica de HMAs

Después del establecimiento del contacto físico con la superficie de la raíz, las células de las hifas extrarradicales se diferencian en las células del apresorio (hifopodio) y se inicia la **fase simbiótica** (Fig. 1.2.4; Fig. 1.2.6; Brundrett 2004; Ramos *et al.* 2009a, 2009b; Wang *et al.* 2017). Los apresorios (hifopodios) son estructuras especializadas que juegan un papel extremadamente importante en la penetración de la epidermis radical por las hifas intrarradicales (Cruz *et al.* 2008; Ramos *et al.* 2009a, b). Posteriormente, las células epidérmicas de la raíz de la planta se someten a una serie de eventos de reprogramación, que incluyen el movimiento de los núcleos y los cambios en los microtúbulos y el retículo endoplásmico, para formar un aparato de prepenetración (APP) que guía a las hifas en las aperturas de las células epidérmicas de la raíz (Genre *et al.* 2005, 2008).

Compuestos de la raíz necesarios para la inducción del apresorio (hifopodio). En el desarrollo de HMAs el primer paso decisivo para marcar el inicio de la colonización es la diferenciación de la hifa que crece en la punta en un apresorio (hifopodio) en la superficie de la raíz (Gutjahr & Parniske 2013). Las características fisicoquímicas de las paredes de las células de la raíz parecen proporcionar señales de desarrollo para el HMA, porque *Gigaspora gigantea* formó apresorios en los fragmentos aislados de la pared celular de las raíces de la zanahoria de la planta hospedadora, pero no de la *Beta vulgaris* que no es hospedadora para la MA (Nagahashi & Douds 1997). Dos mutantes de *Medicago truncatula*, *requeridos para la micorriza arbuscular (ram) 1* y *2*, sufren una formación de apresorios muy reducida. Se encontró que *RAM1* codifica el factor de transcripción aGRAS que se requiere para la expresión de *RAM2* y se une a su promotor (Gobbato *et al.* 2012). *RAM2* codifica una **glicerol-3-fosfato acil transferasa** (GPAT) que participa en la producción de **monómeros de cutina** (Wang *et al.* 2012). La adición exógena de cualquiera de los monómeros **C16, 1,16-hexadecanodiol o ácido 16-hidroxihexadecanoico**, a los mutantes *ram2* podría restaurar la formación del hifopodio. Debido a que estos compuestos pueden actuar como precursores de la cutina, todavía no está claro si estos monómeros de cutina suministrados exógenamente actúan como señales difusibles para desencadenar la diferenciación fúngica, como algunos ácidos hidroxi-grasos (Nagahashi & Douds 2011), o si se polimerizan en la rizodermis, proporcionando así una señal superficial, como sugirió Nagahashi y Douds (1997). Se ha demostrado que los **monómeros de cutina** desencadenan la inducción del apresorio de hongos que infectan las hojas, como *Colletotrichum trifolii*, *Ustilago maydis* y *Magnaporthe oryzae* (Dickman *et al.* 2003, Mendoza-Mendoza *et al.* 2009, Skamnioti & Gurr 2007), lo que indica que la percepción de la cutina podría ser una característica conservada entre los hongos simbióticos, los hongos patógenos y los oomicetos patógenos que colonizan las plantas. Los monómeros de cutina incluso son producidos por los talos de las hepáticas, que probablemente pertenecen a los órganos vegetales evolutivamente más antiguos colonizados por HMAs (Caldicott & Eglinton 1976). Por tanto, la percepción de cutina podría representar un mecanismo arcaico de reconocimiento de la superficie de la planta por hongos (Gutjahr & Parniske 2013).

Señales fúngicas que activan las respuestas de las plantas. Tras la germinación de sus esporas, los HMAs liberan moléculas-señales que inducen la expresión de un conjunto de genes vegetales, el aumento de calcio en las células rizodermiales, la acumulación de almidón en las raíces y formación de raíces laterales antes de su colonización (Chabaud *et al.* 2011; Gutjahr *et al.* 2009b; Kosuta *et al.* al. 2003, 2008; Kuhn *et al.* 2010; Maillet *et al.* 2011; Mukherjee & Ané 2010; Oláh *et al.* 2005). Estos exudados de esporas en germinación contienen una mezcla de diferentes **oligosacáridos de N-acetilglucosamina (quitoligosacáridos)**. Las moléculas activas incluyen **tetra o pentaquitoligosacáridos** (Genre *et al.* 2013) y **lipochitoligosacáridos** que son muy similares a los **factores Nod** liberados por los rizobios, bacterias que forman un tipo diferente de simbiosis intrarradical en las raíces de las plantas (Maillet *et al.* 2011). La señalización inducida por cualquiera de los quitoligosacáridos depende de *DMI1*, *DMI2* y *DMI3*, los genes de simbiosis comunes que se requieren para la simbiosis de plantas con HMAs y rizobios (Genre *et al.* 2013, Maillet *et al.* 2011). En *Parasponia andersonii* se ha identificado un receptor vegetal potencial para los derivados de la quitina fúngica (Op den Camp *et al.* 2011). El silenciamiento de este receptor putativo, una **quinasa receptora LysM**, que está estrechamente relacionada con las quinasas receptoras del factor Nod NFR5/NFP de las leguminosas *Lotus* y *Medicago*, condujo a la pérdida de nodulación y formación de MA (Op den Camp *et al.* 2011).

Además de las moléculas descritas anteriormente, los HMAs también secretan pequeñas proteínas que pueden actuar como proteínas efectoras (Wang 2021). Los efectores se definen como pequeñas proteínas secretadas por microorganismos que amortiguan las respuestas inmunitarias de la planta hospedadora y/o permiten la colonización del tejido vegetal (Hogenhout *et al.* 2009). Dichos efectores pueden funcionar en el apoplasto o pueden trasladarse a las células huésped para ejecutar su función (Lo Presti *et al.* 2015).

Uno de los primeros **efectores de HMAs** se identificó a partir de *Rhizophagus irregularis* DAOM197198 y se denominó SP7 (Kloppholz *et al.* 2011). Se demostró que esta proteína secretada puede translocarse al núcleo de las células de la raíz de *Medicago*, donde podría interactuar con ERF19, un factor de transcripción relacionado con la patogénesis, para interferir con la expresión del gen de defensa regulado por ERF19 (Kloppholz *et al.* 2011). Los análisis de transcriptomas específicos de células y etapas mostraron que SP7 se expresa altamente cuando el hongo está muy cerca de la raíz, pero parece apagarse tan pronto como el hongo ingresa a la raíz (Zeng *et al.* 2018). Por lo tanto, es probable que SP7 solo juegue un papel significativo en la epidermis, cuando el hongo entra en contacto por primera vez con la raíz, y que otros efectores asuman su papel una vez que el hongo crece de forma intrarradical.

Con la publicación de la secuencia del genoma de *R. irregularis* DAOM197198, se predijeron cientos de proteínas efectoras potenciales adicionales en el genoma fúngico (Tisserant *et al.* 2013; Lin *et al.* 2014). Se realizó un análisis completo del transcriptoma de *R. irregularis* utilizando microdissección de láser combinada con RNA-seq. Esto incluyó esporas en germinación, micelio extracelular, micelio intracelular y arbusculos, así como muestras de raíces micorrizadas enteras de tres plantas hospedadoras diferentes (*Allium schoenoprasum*, *Medicago truncatula* y *Nicotiana*

benthamiana) (Zeng *et al.* 2018). Este estudio reveló la expresión de ~300 efectores putativos y mostró que el hongo ajusta su secretoma de una manera dependiente del hospedador y del estadio de desarrollo. Se realizó un estudio similar de la expresión putativa de efectores dependiente del hospedador en *M. truncatula*, *Brachypodium distachyon* y *Lunularia cruciata* (Kamel *et al.* 2017). La aparición de efectores dependientes del hospedador plantea la hipótesis de que pueden estar involucrados en la regulación de la eficiencia simbiótica y la preferencia del hospedador (Wang 2021).

Uno de los efectores de MA mejor caracterizados es el dominio LysM que contiene el efector RiSLM (Schmitz *et al.* 2019; Zeng *et al.* 2020). Se demostró que RiSLM se une tanto a los quitooligosacáridos como a los lipochitooligosacáridos en el rango (bajo) micromolar y podría interferir eficazmente con las respuestas inmunitarias desencadenadas por quitina, pero no con las respuestas simbióticas. Se expresa con mayor fuerza en hifas intrarradicales de hongos que crecen dentro de las raíces de una amplia gama de plantas hospedadoras. La eliminación de la expresión génica de RiSLM redujo en gran medida los niveles de colonización fúngica. Hasta ahora, se han encontrado homólogos de RiSLM en todos los genomas/transcriptomas de HMAs secuenciados, lo que sugiere que pueden ser una estrategia conservada de los HMAs para tratar el sistema inmunológico del hospedador (Wang 2021).

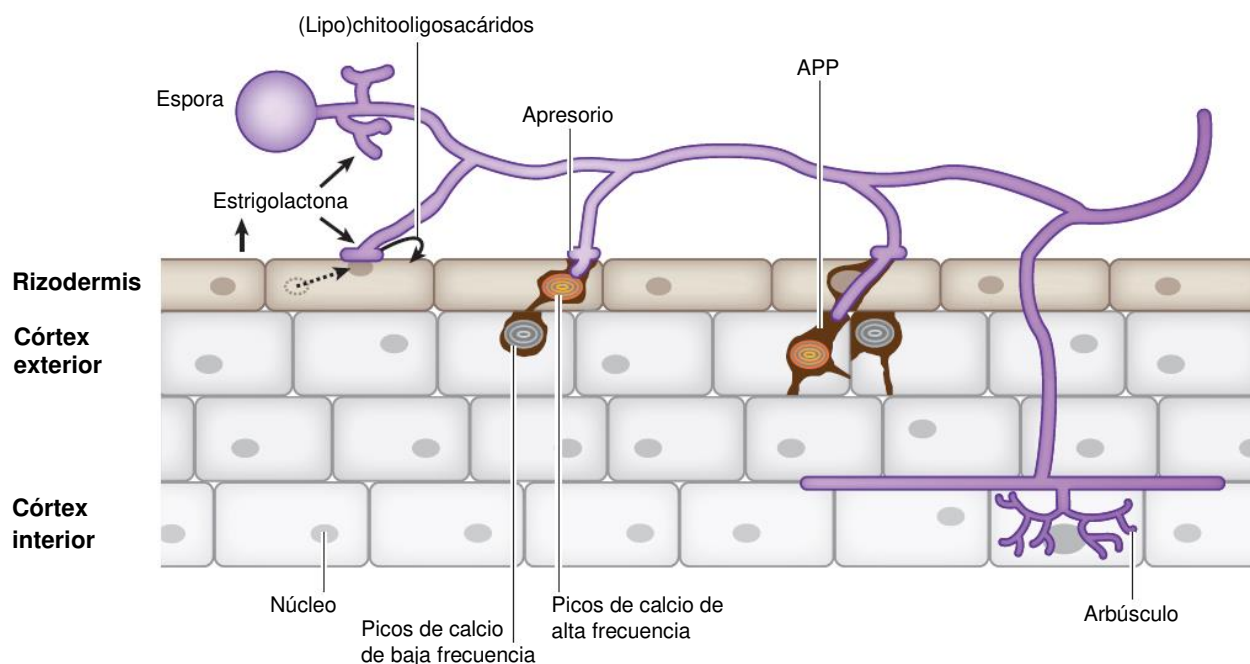


Fig. 1.2.4. Esquema de las etapas tempranas de colonización de la raíz con HMA (de Gutjahr & Parniske 2013). Las estrigolactonas exudadas por la raíz del hospedador (Kretzschmar *et al.* 2012) inducen la ramificación de las hifas (Akiyama *et al.* 2005) y la producción de moléculas de señalización (quitooligosacáridos) por el hongo, que provocan picos de calcio en las células rizodérmicas (Genre *et al.* 2013). La formación de apresorio parece estar respaldada por la cutina o los precursores de cutina derivados del hospedador (Wang *et al.* 2012). La proximidad de la hifa induce el movimiento de núcleo de la célula vegetal hacia el hongo (flecha punteada) (Genre *et al.* 2005). Tras la formación del aparato de prepenetración (APP), las hifas de hongo ingresan a la célula hospedadora de la planta, acompañadas de picos de calcio de alta frecuencia (Sieberer *et al.* 2012). La progresión de las hifas fúngicas hacia el córtex está precedida nuevamente por la formación de APP y los picos de calcio de alta frecuencia, mientras que las células cercanas forman APP transitorios y efímeros y exhiben los picos de calcio de baja frecuencia (Sieberer *et al.* 2012). Por tanto, la frecuencia de picos se correlaciona con dos etapas de desarrollo distintas: un pico de baja frecuencia durante la formación de APP y un pico de alta frecuencia durante el inicio de la entrada del HMA que dura aproximadamente 1 hora y luego se desvanece.

Formación de una estructura de acomodación intracelular en previsión de la infección por hongos. La célula vegetal juega un papel activo, si no el principal, durante la infección simbiótica por HMAs (Gutjahr & Parniske 2013). Un descubrimiento clave fue el hallazgo de una estructura subcelular que se asemeja a un tubo, el llamado APP (aparato de prepenetración), que la célula vegetal forma en anticipación de la infección por HMA (Genre *et al.* 2005) (Fig. 1.2.6). La formación del APP está precedida por una cadena de eventos orquestada que comienza con la formación de un apresorio (hipopodio) en la superficie de la raíz, continúa con la migración del núcleo de la planta hacia el apresorio y es seguida por movimientos laterales exploratorios del núcleo justo en frente a la posición del apresorio fúngico. Hasta esta etapa, la célula vegetal no se ha comprometido con la formación de APP (Genre *et al.* 2009). Para la formación posterior del APP real, el núcleo se aleja del sitio de contacto del apresorio y atraviesa la vacuola de la célula vegetal. Se forma 4-5 horas después de la formación de apresorios (Parniske 2008). Dentro del APP, los microtúbulos y microfilamentos del citoesqueleto forman un "túnel transcelular" y las cisternas del retículo endoplásmico denso que

conectan el núcleo de la célula vegetal con el sitio de contacto del apresorio de HMA, lo que permite que la hifa del hongo penetre en la célula hospedadora (Genre *et al.* 2005; Siciliano *et al.* 2007). La formación de APP se descubrió inicialmente en células epidérmicas en contacto directo con un apresorio fúngico (Genre *et al.* 2005), pero posteriormente se ha observado que también acompaña al desarrollo de los arbusculos (Genre *et al.* 2008). Según las características citológicas, el APP se parece mucho al hilo de preinfección observado en la simbiosis de nódulos radicales de las bacterias fijadoras de nitrógeno (Fournier *et al.* 2008, Genre *et al.* 2005, van Brussel *et al.* 1992). En ambos casos, una célula cortical completamente diferenciada desarrolla una estructura transvacuolar que predetermina la vía de entrada microbiana (Parniske 2008).

Después de la formación del apresorio, los HMAs forman una clavija de penetración para entrar en la raíz, ya sea entre dos células rizodermales (epidérmicas de la raíz), como se describe para *Lotus japonicus* (Bonfante *et al.* 2000), o a través de una célula rizodermal, como se describe para *Medicago truncatula* (Genre *et al.* 2005). Parece que el hongo debe atravesar al menos una célula intracelularmente para poder progresar hacia la corteza interna, que puede ser un mecanismo de la planta para controlar la colonización de las raíces por el hongo (Gutjahr & Parniske 2013).

En el córtex las hifas de hongos pasan al apoplasto y se extienden a lo largo del eje longitudinal de la raíz para formar arbusculos dentro de las células corticales internas de la raíz (Demchenko *et al.* 2004). Los arbusculos están rodeadas por una membrana peri-arbuscular (MPA), la membrana plasmática continua de la planta que separa el arbusculo del citoplasma de la planta (Parniske 2008). Los arbusculos altamente ramificados proporcionan una gran interfaz para el intercambio de nutrientes. Los nutrientes minerales como el fósforo y el nitrógeno, K, Fe, Zn, Cu, Mn, etc. se transportan desde los HMAs a las plantas hospedadoras a través de la interfaz simbiótica (Bonfante & Genre 2010). Recientemente, se demostró que, además del azúcar, los lípidos sintetizados por el hospedador se transfieren directamente a los HMAs (Jiang *et al.* 2017; Luginbuehl *et al.* 2017).

Desarrollo de arbusculo

El desarrollo del arbusculo está asociado con los cambios extremos en la estructura y función celular de la planta; una célula cortical, que está casi completamente llena por una vacuola y desempeña un papel predominantemente estructural en la raíz, se reprograma drásticamente mediante estimulación simbiótica (Harrison 2012) (Fig. 1.2.5). Esto culmina en el desarrollo de dos posibles patrones morfológicos que dependen de la combinación de especies de plantas y HMA: la colonización de tipo *Arum* se caracteriza por la diseminación de las hifas intercelulares y la formación de los arbusculos terminales en forma de árbol muy ramificados en las células corticales, mientras que la colonización de tipo *Paris* implica el paso de las hifas de una célula a otra, así como la formación de los rulos intercalares o arbusculares (Bonfante & Genre 2008). La mayoría de las plantas llevan las formas intermedias de estos patrones, lo que ha llevado a la formulación del término "continuo de tipo *Arum-Paris*" (Dickson 2004).

Las etapas iniciales del desarrollo de arbusculo parecen ser muy similares a las de la formación de APP (Genre *et al.* 2008). Sin embargo, solo en el caso de la MA de tipo *Paris*, el APP se construye para el paso transcelular del hongo, y la formación de APP alcanza varias células del córtex por delante del frente de colonización (Gutjahr & Parniske 2013). Durante la formación de los arbusculos terminales por la MA de tipo *Arum* más estudiada, se forman los agregados separados de retículo endoplásmico (RE) similares a APP en las células corticales internas al entrar en contacto con las hifas intracelulares de HMA (Genre *et al.* 2008). Qué mecanismo determina el desarrollo de uno u otro patrón de colonización sigue siendo una pregunta abierta (Gutjahr & Parniske 2013). La formación de APP y arbusculo se asocia con una reestructuración masiva del citoesqueleto (Blancaflor *et al.* 2001, Genre & Bonfante 1998). Tanto los filamentos de actina como los microtúbulos forman una estructura en forma de cesta alrededor del arbusculo, probablemente actuando como ejecutores de la agregación citoplasmática. El núcleo se mueve hacia el centro de la célula y el arbusculo ramificado. La vacuola se deforma y se observa una marcada proliferación de plastidios y mitocondrias vegetales, incluida la formación de una red plastidial alrededor del arbusculo (Fester *et al.* 2001, Lohse *et al.* 2005, Pumplin & Harrison 2009). Esto último puede ser necesario para satisfacer la mayor demanda de ácidos grasos y aminoácidos durante la biosíntesis de la membrana periarbuscular (MPA).

Fisiología del carbono y fósforo en arbusculos

El carbono entregado por las plantas a los HMAs es esencial para el "comercio de carbono-fosfato" en la simbiosis mutualista (Bucking, & Shachar-Hill 2005; Kiers *et al.* 2011). Las plantas hospedadoras liberan los azúcares en el espacio periarbuscular (EPA) a través de los transportadores de azúcar (Doidy *et al.* 2012; An *et al.* 2019). Los HMAs absorben los azúcares en forma de hexosas a través de los transportadores de monosacáridos (TMS) con diferente especificidad de sustrato (Roth *et al.* 2017). Además de los azúcares, las plantas hospedadoras también suministran lípidos como carbono orgánico importante a los HMAs (Zhou *et al.* 2021). La planta hospedadora activa la biosíntesis de lípidos de

novo y luego los libera en el espacio de la interfaz simbiótica (Jiang *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2010). Tanto el azúcar como los lípidos pueden actuar como señales y fuentes de carbono para promover la formación y el desarrollo de arbusculo, pero sigue habiendo una falta de conocimiento sobre el mecanismo regulador (Zhou *et al.* 2021).

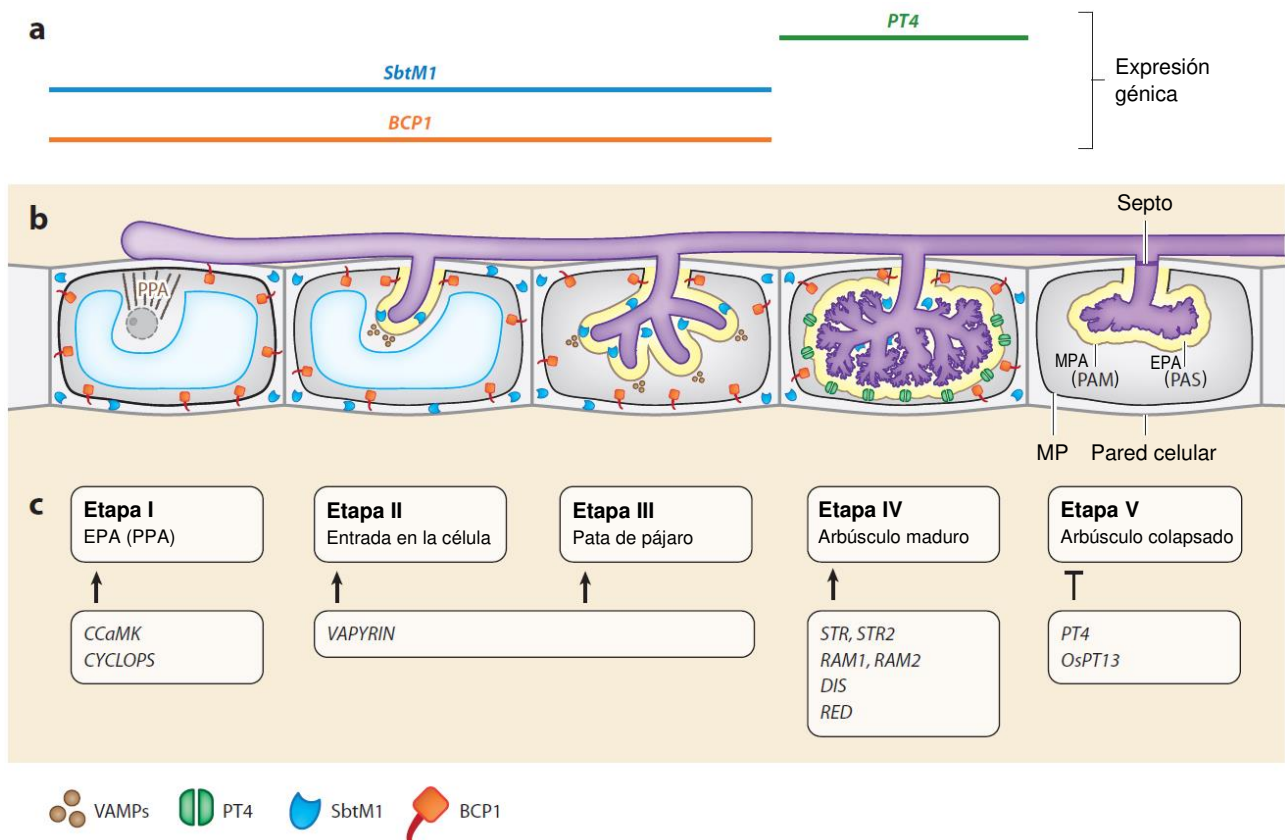


Fig. I.2.5. (modificada de Gutjahr & Parniske 2013, preparada por Andreas Binder). Etapas genéticamente separables del desarrollo de arbusculo. (a, b) Secuencia de expresión génica y localización de proteínas durante el desarrollo de arbusculo. La sincronización de la expresión génica con un cambio direccional de secreción determina la localización de la proteína polar. La expresión génica antes del frente de formación de arbusculo (p. ej., *BCP1*) y en células que contienen solo troncos de arbusculo conduce a la secreción de proteínas y, en consecuencia, a la localización en la membrana plasmática (MP) periférica y el dominio del tronco (Pumplin *et al.* 2012). El perfil de expresión de *SbtM1* es similar al de *BCP1* (Takeda *et al.* 2012). *SbtM1* se encuentra en el apoplasto periférico y el espacio periarbuscular (EPA; PAS en inglés) alrededor de ramas gruesas (Takeda *et al.* 2009). La expresión génica durante la ramificación de arbusculo (p. ej., *PT4*) produce la secreción en el dominio de ramificación de la membrana periarbuscular (MPA; PAM en inglés). La única localización de *BCP1* en el dominio de MP y tronco y de *SbtM1* en el apoplasto periférico y el EPA que rodea las ramas gruesas se mantiene, probablemente porque los genes *BCP1* y *SbtM1* están reprimidos antes de la formación de ramas, la transición a la etapa IV (Pumplin *et al.* 2012, Takeda *et al.* 2009). (b, c) El desarrollo de arbusculos consta de cinco etapas diferentes genéticamente separables: (I) formación del aparato de prepenetración (APP; PPA en inglés), que se muestra aquí mediante una matriz de microtúbulos dispuestos cónicamente (Genre *et al.* 2005, 2008); (II) entrada en la célula y formación del tronco arbuscular; (III) pata de pájaro, una etapa caracterizada por una ramificación burda y de bajo orden, organizada en un patrón que se asemeja a la pata de un pájaro; (IV) arbusculo maduro, caracterizado por las ramas delgadas de orden superior; y (V) arbusculo colapsado, caracterizado por los septos, que desconectan esta etapa de senescencia de la red de hifas restante. (b) La biogénesis de MPA, y por lo tanto el crecimiento de arbusculo, requiere el transporte de vesículas al MPA en las puntas de las hifas (Genre *et al.* 2012, Ivanov *et al.* 2012). (c) Los genes necesarios para la progresión a distintas etapas de desarrollo de arbusculo se enumeran en recuadros blancos. Las flechas indican la etapa de transición a la que se requieren los genes indicados, porque la etapa a la que apunta la flecha no es alcanzada por los mutantes correspondientes: *CCaMK* y *CYCLOPS* (Demchenko *et al.* 2004, Kistner *et al.* 2005); *VAPYRIN* (Murray *et al.* 2011, Pumplin *et al.* 2010, Reddy *et al.* 2007); *STR1* y *STR2* (Gutjahr *et al.* 2012, Zhang *et al.* 2010); *RAM1* (C. Gutjahr & M. Parniske, observaciones no publicadas); *RAM2* (Wang *et al.* 2012); *DIS* y *RED*, dos loci afectados en las líneas mutantes de *Lotus japonicus* SL0154-N y SL0181-N (locus cromosoma 6), respectivamente (Groth *et al.* 2013). *PT4* (Javot *et al.* 2007b) y *OsPT13* (Yang *et al.* 2012b) son necesarios para el mantenimiento de arbusculo y retrasan la progresión a la etapa de senescencia V (como lo indica el signo de inhibición).

Los HMAs absorben el fosfato (Pi) externo y luego lo transfieren como polifosfato a las hifas y arbusculos intrarradicales a través de un sistema de vacuolas tubulares móviles y la acuaporina AQP3 (Kikuchi *et al.* 2016; Ezawa *et al.* 2002). Las polifosfatasas fúngicas Ppn1 y Ppx1 pueden hidrolizar el polifosfato en Pi libre, que se exporta al citoplasma arbuscular de las hifas intrarradicales por el transportador de eflujo de Pi vacuolar fúngico desconocido, lo que da lugar a arbusculos en un estado de Pi alto (Ezawa & Saito 2018; Aono *et al.* 2004; Ohtomo & Saito 2005). El proceso de eflujo de Pi, desde los arbusculos al EPA, o apoplasto, a través de un sistema de eflujo especializado, puede existir en las membranas intracelulares y plasmáticas de los arbusculos (Ezawa & Saito 2018). Se ha propuesto que las proteínas que

contienen el dominio SPX (SYG1/Pho81/XPR1) y los simportadores acoplados a protones pueden participar en el proceso de salida de Pi para regular la homeostasis de Pi en la interfaz simbiótica (Ezawa & Saito 2018; Becquer *et al.* 2018; Dreyer *et al.* 2019; Plassard *et al.* 2019).

Por lo tanto, el Pi se descarga a través de cualquiera de las siguientes cuatro vías hipotéticas (Zhou *et al.* 2021): (1) Pi se libera de las vacuolas al citosol a través del exportador PHO91 y se carga a la red de Golgi/trans-Golgi mediante el transportador de Pi tipo PHO1 para descargarlo al EPA o apoplasto; (2) el citosol de Pi es descargado directamente por el transportador de Pi de tipo PHO1 localizado en la membrana plasmática de las hifas; (3) el polifosfato es exportado directamente a través del complejo VTC1/2/4 en la membrana plasmática fúngica al EPA o apoplasto, luego es hidrolizado mediante la fosfatasa ácida vegetal (Ezawa & Saito 2018; Saito & Ezawa 2016); (4) el Pi se exporta del hongo a través de los transportadores de Pi acoplados a protones (Dreyer *et al.* 2019). Finalmente, el Pi liberado al EPA es adquirido por los transportadores de la familia de Pi de la planta PHT1 inducibles por micorriza arbuscular localizados en la membrana peri-arbuscular (MPA) (Javot *et al.* 2007; Harrison *et al.* 2002; Volpe *et al.* 2016). Sin embargo, los mecanismos definidos por los cuales los HMAs manejan la homeostasis de Pi en arbusculos son poco conocidos (Zhou *et al.* 2021).

El Pi también funciona como una molécula de señal para regular múltiples características de respuesta en simbiontes MA (Xie *et al.* 2016; Javot *et al.* 2007). La caída del gen transceptor de fosfato *GigmPT* por la estrategia de silenciamiento génico inducido por el hospedador (SGIH) conduce a un defecto en el desarrollo de arbusculo con más arbusculos colapsados que contienen septos y la investigación de Xie *et al.* (2016) indica que el sensor de Pi *GigmPT* orquesta el desarrollo de MA a través de las vías de señalización de PKA y PHO. Este hallazgo revela que la disponibilidad de fosfato puede regular el desarrollo de arbusculo a través de las vías de detección y señalización de nutrientes en simbiontes de HMAs. Sería importante revelar las funciones precisas de los componentes centrales en las vías PKA y PHO en los HMAs (Zhou *et al.* 2021).

Una vez dentro de la raíz, los HMAs pueden desarrollar hifas tanto extrarradicales como intrarradicales (Lanfranco *et al.* 2005), sin embargo, esto depende en gran medida del estado nutricional de la planta hospedadora (Endre *et al.* 2002; Madsen *et al.* 2003; Radutoiu *et al.* 2003).

La colonización extensiva con las hifas en las raíces de *Medicago truncatula* (p.e., 54% de la longitud de raíz) puede ser observada 3 días después del primer contacto con HMA cuando la densidad de sus hifas en el medio de cultivo es muy alta. Cuando las hifas penetran dentro de las raíces los arbusculos y las vesículas pueden ser observados a partir de 6 días después del inicio de la colonización (Voets *et al.* 2009).



Fig. 1.2.6. Etapas y mayores procesos del ciclo de vida de HMA (Souza 2015).

Smith & Read (2008) informan que las tasas de crecimiento de la colonización intrarradical oscilan entre 0,13 y 1,22 mm/día. En las imágenes en vivo de las raíces de arroz micorrícicas (Kobae & Hata 2010) la velocidad varió de 0,42 a 1,68 mm/día.

El establecimiento de la simbiosis en el cultivo monoxénico desencadena, en unas pocas horas, un desarrollo vigoroso de hifas extrarradicales y la posterior diferenciación de EPVs, EARs y esporas (Declerck *et al.* 1998). El desarrollo estructural de la fase micelial ha sido descrito exhaustivamente por Bago *et al.* (1998a) a partir de un solo aislado de

Glomus intraradices, y desde entonces se ha utilizado como modelo de referencia con el que se comparan las descripciones adicionales.

Regulación del desarrollo de micorriza arbuscular según la disponibilidad de nutrientes

La transferencia simbiótica de nutrientes minerales, y esto está particularmente bien documentado para el fósforo, se ha convertido en uno de los principales determinantes del desarrollo simbiótico entre la planta hospedadora y el hongo (Gutjahr & Parniske 2013). Las plantas regulan el grado de colonización de la MA de acuerdo con sus necesidades nutricionales, probablemente como un mecanismo para minimizar el costo del carbono impuesto por el HMA. Con una baja disponibilidad de fósforo, la ruta de absorción de fósforo de las plantas colonizadas por MA cambia por completo de la vía de absorción rizodermal (epidermal) directa a la vía de absorción simbiótica, que implica un cambio entre dos conjuntos diferentes de transportadores de absorción de fósforo (véase Smith *et al.* 2003, Yang *et al.* 2012b, y referencias allí). Con una alta disponibilidad de fósforo, se suprimen la colonización y la vía de captación simbiótica de fósforo (Breuillin *et al.* 2010). Esta supresión incluye la inducibilidad de la expresión del gen transportador de fósforo simbiótico por LPC (Nagy *et al.* 2009).

Inhibición sistémica del desarrollo de micorrizas arbusculares por fósforo. El impacto de las condiciones de alto contenido de fósforo en el desarrollo de la MA se extiende desde una supresión cuantitativa de la colonización y la formación aberrante de arbuscúlos en *Petunia* (Breuillin *et al.* 2010) hasta una disminución de la inducción de apresorios con una colonización intraradical insignificante en los guisantes (Balzergue *et al.* 2010). Los experimentos de la raíz dividida en los que la mitad del sistema radical se fertilizó con una concentración alta de fósforo y la otra mitad con una concentración baja de fósforo revelaron la inhibición del desarrollo de MA por el fósforo en ambos lados de la raíz dividida, lo que indica que el efecto fue sistémico y probablemente dependiente del estado de fósforo en el tallo de la planta (Balzergue *et al.* 2010, Breuillin *et al.* 2010). Se desconoce el mecanismo a través del cual el hospedador que crece en condiciones de fósforo disponible alto bloquea el desarrollo de HMA (Gutjahr & Parniske 2013).

Aunque el estado de fósforo y nitrógeno del suelo regula fuertemente la producción de estrigolactonas (ELs) (López-Ráez *et al.* 2008, Yoneyama *et al.* 2012), la supresión de la biosíntesis de ELs mediada por fósforo no fue responsable de la reducción del desarrollo de MA, porque la aplicación exógena de ELs no restauró la colonización (Balzergue *et al.* 2010, Breuillin *et al.* 2010).

En conjunto, los datos de Jiang *et al.* 2007, El Ghachtouli *et al.* 1996, Foo *et al.* 2013 plantean la posibilidad de que la vía de señalización del ácido giberélico (AG) pueda mediar en la supresión del desarrollo de MA por alto contenido de fosfatos (Gutjahr & Parniske 2013). Por el contrario, se ha sugerido que la señalización del ácido jasmónico (AJ) promueve las respuestas a la falta de fósforo (Chacón-López *et al.* 2011). La señalización y biosíntesis de AG son antagonizadas por la señalización de AJ (Heinrich *et al.* 2012, Hou *et al.* 2010, Yang *et al.* 2012a), y parece atractivo asumir que el control sobre los niveles de colonización de MA en diferentes regímenes de fósforo podría lograrse mediante un equilibrio afinado entre la señalización de AG y AJ. Sin embargo, los datos sobre el papel de AJ en el desarrollo de MA son aún contradictorios (Gutjahr & Paszkowski 2009, Hause & Schaarschmidt 2009). En algunos estudios, el AJ promovió la colonización por HMAs (Isayenkov *et al.* 2005, Landgraf *et al.* 2012), mientras que en otros desempeñó un papel inhibitorio (Herrera-Medina *et al.* 2008).

Control de la planta sobre la vida útil de arbuscúlo. Kobae & Hata (2010) lograron un gran avance en la obtención de imágenes de la dinámica del desarrollo de arbuscúlos en las células vivas. Mediante el uso de una línea de arroz transgénico que expresa la fusión de genes *PT11prom:PT11:GFP* localizada en MPA, junto con una configuración de observación ingeniosa, no disruptiva pero económica, monitorearon los patrones de colonización de los HMAs en vivo a un nivel de raíz completa sin precedentes con una resolución de arbuscúlo único. Se confirmó que los arbuscúlos son estructuras efímeras con una vida en la madurez de aproximadamente dos a tres días en el arroz. Sin embargo, algunos arbuscúlos tenían una vida útil más corta – se volvieron visibles y colapsaron en 24 h, lo que indica diferencias en los tiempos de rotación entre los arbuscúlos individuales.

Los estudios que abordan la importancia de los transportadores de fósforo específicos de micorrizas de la familia Pht1 proporcionaron pruebas sólidas de que la planta regula la rotación de arbuscúlo. La mutación o la caída del gen de *Medicago PT4* y del ortólogo de arroz *PT11* causó una baja colonización y un mayor número de arbuscúlos atrofiados (Javot *et al.* 2007b, Yang *et al.* 2012b) como resultado de una rotación de arbuscúlo acelerada (Javot *et al.* 2007b). Javot *et al.* (2011) determinaron que el fenotipo *mtpt4* de transportador de fósforo fue suprimido por la falta de nitrógeno, lo que indica que las fuentes de nitrógeno, entregadas a través del MPA (Guether *et al.* 2009, Kobae *et al.* 2010), también podrían desencadenar un programa que promueva el mantenimiento de arbuscúlo. Sin embargo, aunque existe evidencia reciente de transferencia simbiótica de sulfato (Allen & Shachar-Hill 2009, Casieri *et al.* 2012), la inanición de sulfato no restauró la morfología de arbuscúlo (Javot *et al.* 2011). El mecanismo por el cual se regula la vida útil de un

arbúsculo aún no se ha aclarado (Gutjahr & Parniske 2013). Además, no está claro cómo la señalización del ácido abscísico, que también ha sido implicada en el mantenimiento de arbúsculo, encaja en el cuadro (Herrera-Medina *et al.* 2007).

Una limitación en el suministro de carbono específico de la célula radical al hongo puede estar asociada con el colapso prematuro de arbúsculo en mutantes *pt4/pt11* (Javot *et al.* 2007a, Yang & Paszkowski 2011). La última hipótesis está respaldada indirectamente por estudios de transferencia que utilizan isótopos de carbono y fósforo marcados radiactivamente que sugieren un sistema de recompensa basado en carbono para la entrega eficiente de fosfato simbiótico (Kiers *et al.* 2011). De acuerdo con estos datos, la eliminación de un gen de *la sacarosa sintasa de Medicago* expresado en células con arbúsculos, así como el silenciamiento del gen inducido por el hospedador del transportador de monosacáridos fúngico *MST2*, provocó la formación de arbúsculos atrofiados que recuerdan a los formados en el mutante *pt4* (Baier *et al.* 2010, Helber *et al.* 2011). En condiciones de campo, diversas especies de HMAs compiten por los recursos de carbono de las plantas dentro de la misma raíz. El control sobre la vida útil de los arbúsculos podría ser un medio para que las plantas promuevan el simbionte más eficiente (Gutjahr & Parniske 2013).

Esporulación de HMAs

Con la nutrición de azúcares y lípidos vegetales, los HMAs producen vesículas ricas en lípidos (en los hongos Glomeromycotina, excepto en los Gigasporales), o células auxiliares (en hongos Gigasporaceae) para suministrar energía para el desarrollo de la hifas extrarradicales y la formación de nuevas esporas fuera de las raíces para completar su ciclo de vida (Zhou *et al.* 2021).

Los azúcares y lípidos de los HMAs se pueden convertir en trehalosa, glucógeno y triacilgliceroles para ser utilizados para el crecimiento y desarrollo de hongos y el almacenamiento en las esporas (Shachar-Hill *et al.* 1995; Bago *et al.* 1999; Pfeffer *et al.* 1999).

I.2.4. La simbiosis MA como supraorganismo

El término 'mutualismo' se refiere a un tipo de relación en la que ambos socios se benefician de la asociación (Boucher *et al.* 1982). En una simbiosis mutualista, cada organismo conserva sus características intrínsecas, sin embargo, la fusión con su pareja constituye un 'supraorganismo' con las características únicas (Wilson & Sober 1989; Bago 2000) cuyas capacidades fisiológicas son superiores a las de cualquiera de los dos organismos por separado (Jakobsen 1995). Esta integración mejora la absorción de nutrientes por parte de la planta y permite que el hongo heterótrofo y simbiótico obligado complete su ciclo de vida. Comprender la fisiología de la MA tiene un significado práctico y fundamental, pero requiere primero un conocimiento del metabolismo de cada socio (Bago *et al.* 1999).

El mantenimiento de una asociación mutualista requiere un alto grado de integración entre los socios, ya que la dominación por uno rompería el delicado equilibrio (Bago 2000). Las micorrizas arbusculares (MA) son mutualismos clásicos, ya que planta y hongo intercambian recursos minerales y orgánicos, adquiriendo así un mejor estado nutricional que cada uno de los socios por sí solo no podría alcanzar (Azcón-Aguilar & Bago 1994). Sin embargo, al revisar la literatura sobre la MA, existe la impresión de que la planta es el "socio principal" de la asociación (Bago 2000). La mayoría de los informes sobre los beneficios derivados de la simbiosis no solo se expresan en términos de respuesta de la planta, sino que también se acepta más o menos implícitamente que la planta de alguna manera "controla" el desarrollo, la morfogénesis y el comportamiento de los hongos. Sin duda, la planta hospedadora ejerce una influencia dramática sobre el simbionte fúngico obligado; sin embargo, una vez que se inicia el ciclo de desarrollo del hongo en el hospedador micotrófico, el HMA expresa sus propias características intrínsecas (Bago 2000).

A cambio de nutrientes minerales, las plantas suministran hasta un 20% de fotosintatos como única fuente de energía del hongo (cerca de cinco mil millones de toneladas de C por año a nivel global) (Bago *et al.* 2000). El intercambio de nutrientes dentro de las células de la raíz de la planta tiene lugar principalmente en la interfaz simbiótica hongo-planta formada alrededor de los arbúsculos fúngicos finamente ramificados (Parniske 2008). Debido a que las hifas fúngicas son más finas que las raíces en al menos un orden de magnitud, los nutrientes costosos de adquirir para una planta simbólicamente siempre serán mucho más baratos que los nutrientes adquiridos mediante el crecimiento de nuevas raíces (Fitter 1991). Los HMAs adquieren recursos en numerosos lugares espacialmente dispersos al explorar el suelo y moverlos dentro del micelio para financiar el crecimiento en lugares favorecidos (Bago *et al.* 2002; Hughes *et al.* 2008). El fosfato, por ejemplo, es relativamente inmóvil en el suelo; por lo tanto, existen áreas localizadas de agotamiento alrededor de las raíces (Fig. I.2.7). Las hifas finas que cubren una mayor extensión espacial pueden acceder a más áreas y superar los problemas de agotamiento local (Smith & Read 2008). Los nutrientes se mueven en forma empaquetada entre el micelio fúngico intrarradical y extrarradical (Bago *et al.* 2002; Hughes *et al.* 2008; Parniske 2008).

La extensa red de hifas de los HMAs también influye en las propiedades fisicoquímicas del suelo, p. estabilización de agregados estructurales (Rillig 2004; Rillig & Mummey 2006), y directa o indirectamente contribuye a la liberación de fosfato de los complejos inorgánicos de baja solubilidad (Finlay 2008), lo que demuestra la capacidad nueva del concepto de supraorganismo propuesto por Azcón-Aguilar & Bago (1994) y Bago (2000).

El funcionamiento del supraorganismo planta-HMA provoca la aparición de una nueva estructura que no existe en los simbioses por separado – la micorrizosfera. El término "micorrizosfera" se deriva de las palabras "micorriza" y "rizosfera" (la región alrededor de las raíces). Dado que las raíces de las plantas son comúnmente micorrícicas, el concepto de rizosfera se ha ampliado para incluir el componente fúngico de la simbiosis (Linderman 2008). Por lo tanto, la micorrizosfera es la zona influenciada tanto por la raíz como por el hongo micorrícico e incluye el término más específico "hifosfera", que se refiere solo a la zona que rodea a las hifas fúngicas individuales (Johansson *et al.* 2004). Los hábitats microbianos en la micorrizosfera se dividen además en rizosfera (interfaz suelo-raíz), rizoplano (superficie de la raíz) y endosfera de la raíz (el interior de la raíz). Los tres subhábitats suelen albergar diferentes microorganismos (Gupta *et al.* 2018). La microbiota que prospera en el rizoplano y dentro de las raíces es seleccionada por una diferenciación dependiente del genotipo del hospedador (Bertin *et al.* 2003), que, a su vez, influye en la resistencia de las plantas a las plagas, apoya las simbiosis beneficiosas, altera las propiedades químicas y físicas del suelo e inhibe el crecimiento de las especies de plantas competidoras (Gupta *et al.* 2018).

La región de la micorrizosfera se caracteriza por una mayor actividad microbiana estimulada por la fuga y exudación de sustancias orgánicas de la raíz, denominadas exudados de la raíz (Bansal & Mukerji 1994, 1996; Bansal *et al.* 2000; Edwards *et al.* 2015). Las plantas liberan del 10 al 20 % de sus fotosintatos como exudados, lo que altera las propiedades físicas y químicas del suelo que, a su vez, proporciona nichos adecuados para la proliferación microbiana (Edwards *et al.* 2015; Yuan *et al.* 2016). Los exudados de las raíces incluyen una amplia gama de compuestos, como carbohidratos, aminoácidos, ácidos orgánicos, ácidos grasos, nucleótidos, flavonas, vitaminas y enzimas (Bansal & Mukerji 1996). Se indicó una correlación positiva entre los cambios inducidos por micorrizas en el patrón cualitativo y cuantitativo de la exudación de las raíces y la micoflora de la micorrizosfera (Bansal & Mukerji 1994).

El microbioma de la rizosfera es un término relativamente nuevo (Gupta *et al.* 2018), que se refiere a la comunidad diversa y dinámica de microorganismos asociados con las raíces de las plantas que no es muy diferente de la micorrizosfera en su esencia. Sin embargo, sí indica que los microorganismos estudiados son genomas o taxones virtuales, utilizando métodos metagenómicos. Los estudios del microbioma de la rizosfera presentan una visión holística de la diversidad y la interacción en todo el hábitat. De acuerdo con la terminología utilizada para los microorganismos que colonizan el cuerpo humano, las comunidades colectivas de microorganismos asociados a las plantas se conocen como el microbioma de la planta o como el "otro genoma" de las plantas (Qin *et al.* 2010). En este contexto, las plantas se ven como "superorganismos" que dependen en parte de su microbioma para funciones y rasgos específicos (Gupta *et al.* 2018). Esto incluye todos los hábitats microbianos asociados con las plantas, como la rizósfera, la espermosfera (superficie de la semilla), la filosfera (superficie de la hoja) y el microbioma del tallo. Las aplicaciones recientes de la metagenómica microbiana, la metatranscriptómica y la metabolómica a las plantas y su entorno han confirmado un papel clave de los hongos micorrícicos, las bacterias de la rizosfera y otros tipos de hongos en la determinación de la composición de la comunidad microbiana de la rizosfera y han sugerido un mundo de interacciones hasta ahora no descubiertas en la rizosfera (Dickie *et al.* 2015). Este conocimiento está conduciendo a una visión de cambio de paradigma de que las plantas y los microorganismos asociados no se ven individualmente como una unidad de herencia y evolución, sino como un metaorganismo, un holobionte o un superorganismo (Gupta *et al.* 2018). El enfoque implica la ingeniería de poblaciones microbianas en lugar de la ingeniería de una sola cepa. El enfoque de metaorganismo o superorganismo se basa en el hecho de que tanto el microbioma como las plantas dependen en gran medida entre sí, ya que el microbioma contribuye con una parte significativa del genoma secundario de la planta hospedadora. La ingeniería de la rizosfera y de la micorrizosfera es una gran promesa para futuros programas de fitomejoramiento y aplicaciones biotecnológicas (Gupta *et al.* 2018).

La gran mayoría de los hongos micorrícicos no son específicos con las plantas hospedadoras, porque una sola especie de hongos micorrícicos es capaz de colonizar una amplia gama de especies de plantas (Figueiredo *et al.* 2021). Una vez que un hongo coloniza la planta hospedadora, su micelio puede crecer a grandes distancias en el suelo y puede alcanzar y colonizar las raíces de múltiples plantas vecinas, de la misma o diferente especie (Van Der Heijden & Horton 2009). Por lo tanto, se ha informado que las plantas hospedadoras que comparten los mismos hongos se interconectan mediante la llamada red micorrícica común (RMC) (Heaton *et al.* 2012; Rhodes 2017; Wipf *et al.* 2019). Por lo tanto, es probable que se produzca conectividad entre las plantas capaces de asociarse con las mismas especies de hongos micorrícicos (Figueiredo *et al.* 2021), lo que les convierte en un supraorganismo (Wilson & Sober 1989; zu Castell *et al.* 2016).

Dado que los ecosistemas suelen estar dominados por plantas micorrícicas, incluida la mayoría de los pastizales templados y tropicales, así como los bosques boreales, templados y tropicales (Read 1991; Van Der Heijden 2016), se forman abundantes y extensas redes de hongos micorrícicos (Wipf *et al.* 2019). Se cree que las especies de plantas pueden interactuar y comunicarse a través de estas RMCs (Gorzelak *et al.* 2015; Pickles *et al.* 2017; He *et al.* 2019). Esto puede afectar la supervivencia y el comportamiento de las plantas conectadas, así como los patrones competitivos y cooperativos, lo que en consecuencia influye en la diversidad de plantas a escala local y regional (Deslippe & Simard, 2011; Simard *et al.* 2012; Bücking *et al.* 2016). Entre los efectos informados de dicha conectividad se encuentran la mejora del establecimiento de plántulas (Bingham & Simard, 2011; Seiwa *et al.* 2020), el impacto en las composiciones de la comunidad de plantas y microorganismos (Meng *et al.* 2015; Teste *et al.* 2015; Kadowaki *et al.* 2018), la inducción de respuestas de defensa de las plantas (Babikova *et al.* 2013; Song *et al.* 2014), la comunicación de las plantas a través de una variedad de fitohormonas como el ácido jasmónico, el jasmonato de metilo y el ribósido de zeatina (Song *et al.* 2010) y el intercambio de nutrientes, que pueden desempeñar un papel fundamental para la nutrición entre plantas (Bücking *et al.* 2016; He *et al.* 2019; Fang *et al.* 2021).

En la revisión realizada por Van Der Heijden & Horton (2009) se afirma que las RMCs pueden compararse con los sistemas “socialistas” o “capitalistas”, o incluso con un “superorganismo”. En el comportamiento “socialista” los individuos logran tener igualdad de oportunidades y los recursos se distribuyen de manera más equitativa brindando beneficios para todas las plantas conectadas. En la red “capitalista” las micorrizas serían controladas de forma privada para beneficio de un determinado grupo de plantas, aumentando así la competencia entre plantas conectadas. Si la red se comporta como un “superorganismo”, las especies de hongos en la red se consideran extensiones físicas redundantes de las raíces, que podrían translocar nutrientes libremente entre las plantas. Por lo tanto, el modo de conexión entre plantas podría tener consecuencias evolutivas de RMCs al definir sustancialmente la ecología de la comunidad de un sitio, lo que genera impactos en todo el ecosistema (Gorzelak *et al.* 2015).

Por lo tanto, el concepto de supraorganismo (o superorganismo) puede ser aplicado para tres combinaciones de los simbioses descritos arriba: la simbiosis entre la planta individual y el HMA individual, la micorrizosfera y el microbioma asociado, el conjunto de las plantas interconectadas a través de las RMCs. En todas estas combinaciones los componentes simbióticos y microbianos por separado tienen características distintas e inferiores en comparación con las características cuando están interactuando en la simbiosis formando el supraorganismo.

¿Plantas micorrícicas facultativas?

Las especies de plantas generalmente tienen: niveles consistentemente altos de micorrizas; niveles intermedios o variables de micorrizas; o no son micorrizas (Janos 1980; Trappe 1987; Brundrett 1991). Estas categorías de plantas se designan como obligatoriamente micorrícicas, facultativamente micorrícicas o no micorrícicas (NM), respectivamente, para reflejar los diversos grados de beneficios recibidos de las asociaciones micorrizas (Brundrett 1991; Marschner 1995). Las plantas de micorrizas facultativas son asociaciones equilibradas entre plantas y hongos, pero los beneficios para las plantas dependen de la fertilidad del suelo (Brundrett 2002).

La proporción raíz-tallo de las plantas está regulada por las relaciones de flujo de carbono fuente-sumidero y los medios hormonales (Farrar & Jones 2000). La absorción de elementos relativamente inmóviles como el fósforo por las plantas depende de la superficie de sus estructuras absorbentes en el suelo, pero la absorción de agua y nutrientes más móviles depende menos de la superficie (Russell 1977; Marschner 1995). Los nutrientes minerales (especialmente fósforo y nitrógeno) se encuentran entre los factores limitantes más importantes para el crecimiento de las plantas en los ecosistemas naturales (Brundrett 1991) y proporcionan la mayoría de los beneficios de las asociaciones micorrícicas medidas en experimentos (Marschner 1995; Smith & Read 2008).

El papel principal de las asociaciones micorrícicas es adquirir nutrientes explorando el volumen del suelo con hifas que son más sensibles y extensas que las raíces (Harley 1989). Sin embargo, algunas plantas tienen raíces largas, finas y muy ramificadas con numerosos pelos radicales que también son capaces de explorar con eficacia grandes volúmenes de suelo y responder a los recursos temporales del suelo (Baylis 1975; Manjunath & Habte 1991; Schweiger *et al.* 1995; Koide *et al.* 2000). Estos sistemas radicales difusos son típicos de plantas en hábitats naturales con bajos niveles de colonización micorrícica, mientras que las plantas altamente micorrícicas tienden a tener sistemas radicales gruesos (Brundrett & Kendrick 1988; Hetrick *et al.* 1992; Fitter & Moyersoen 1996). Las plantas en el extremo micorrícico obligado de este continuo también tienden a tener raíces que crecen más lentamente y viven más tiempo y, por lo tanto, no responderían a los cambios en la disponibilidad de nutrientes (Tab. I.2.6, Brundrett 2002). Las raíces gruesas suelen vivir más que las finas (Eissenstat 1992). La capacidad de las plantas para responder a pequeños cambios temporales en la disponibilidad de agua o nutrientes mediante el crecimiento de nuevas raíces es un determinante importante de su capacidad competitiva (St. John *et al.* 1983, Fitter & Hay 1987; Graham *et al.* 1991). Suponiendo que

los niveles de nutrientes del suelo no sean inusualmente altos y que se disponga de inóculo de hongos micorrícicos apropiados, las características de las raíces enumeradas en la Tabla I.2.6 determinarán la magnitud de los beneficios que las plantas reciben de sus micorrizas. Las plantas con asociaciones facultativas no podrían soportar tanto altos niveles de colonización de micorrizas como sistemas de raíces finas/activas, debido al alto costo metabólico que resultaría (Brundrett 2002). Es probable que la naturaleza difusa y la vida útil más corta de los sistemas de raíces finas se traduzcan en costos de construcción mucho más altos.

Las plantas no micorrícicas (NMs) normalmente tienen sistemas radicales extensos, activos y finos (Tester *et al.* 1987) como los de las plantas facultativas con dependencia baja de las micorrizas (Tab. I.2.6). Algunas plantas NMs han desarrollado sistemas radicales especializados, como las raíces proteoides (raíces en racimo), que secretan compuestos orgánicos para modificar el pH de la rizosfera con el fin de aumentar la disponibilidad de nutrientes, así como las raíces dauciformes o las raíces que aglutinan arena, cuyas funciones son menos ciertas (Marschner 1995; Skene 1998). Pemberton *et al.* (2001) encontraron varios patrones diferentes de producción de pelos radicales en eudicotiledóneas, y un tipo donde los pelos se encuentran en filas lineales, ocurridos principalmente en Caryophyllales y Brassicales, lo que sugiere que este tipo de formación de pelos radicales evolucionó en plantas NMs.

La principal característica de las raíces de las plantas NM es la capacidad de excluir los hongos glomales (Brundrett 2002). Los factores en la rizosfera de las plantas no hospedadoras inhiben la germinación de esporas, el crecimiento de hifas y la formación de apresorios por HMAs, y estas raíces rara vez contienen arbusculos (Tommerup 1984; Koide & Schreiner 1992; Fontenla *et al.* 1999). Las raíces de las plantas NMs son menos atractivas para los HMAs, pero algunos de estos hongos aún intentan la colonización, formando apresorios abortivos en la superficie de sus raíces (Douds *et al.* 1996; Giovannetti & Sbrana 1998). También se ha sugerido que las raíces NMs no desencadenan genes de hongos responsables de las interacciones simbióticas (Giovannetti & Sbrana 1998), pero parece más probable que los hongos intenten pasar por las etapas normales en la formación de micorrizas y sean bloqueados por reacciones de defensa de las raíces no hospedadoras. Las reacciones de heridas claramente visibles en los puntos de entrada intentados ocurren en las raíces NM de algunas plantas (Allen *et al.* 1989).

Tab. I.2.6. Relaciones generalizadas entre las características de los sistemas radicales y la dependencia micorrícica de las plantas (Brundrett 2002)

Tendencias típicas de las características radiculares	El continuum de la dependencia de micorrizas	
	Dependencia alta	Dependencia baja
Superficie de las raíces absorbentes ^a	Baja	Alta
1. Relación longitud de la raíz/biomasa ^b	Baja	Alta
2. Órdenes de ramificación de raíces laterales	Pocas	Muchas
3. Frecuencia de ramificación	Baja	Alta
4. Pelos radicales	Pocos/cortos	Muchos/largos
Actividad del sistema radical	Baja	Alta
1. Crecimiento de raíces	Lento	Rápido
2. Capacidad de respuesta ^c	Lenta	Alta
Vida útil de la raíz (en crecimiento primario)	Meses/años	Semanas/meses
Características protectoras		
1. Estructurales ^d	Bien desarrolladas	Débilmente desarrolladas
2. Químicas ^e	Relativamente primitivas	Relativamente avanzadas
Influencias de la rizosfera ^f	Leves	Pueden ocurrir
Actividad de las raíces a baja temperatura	Por lo general se detiene	A menudo considerable
Formación de micorrizas	Eficiente	Ineficiente
	Bien regulado	Puede estar inhibida

Notas: ^a relativa a la biomasa vegetal; ^b longitud de raíz específica; ^c las raíces responden a condiciones del suelo temporales o localizadas; ^d suberización o lignificación de estructuras radicales primarias; ^e los metabolitos secundarios acumulados pueden ser relativamente primitivos (taninos, etc.) o avanzados (alcaloides, cianógenos, etc.); ^f que influyen en la disponibilidad de nutrientes del suelo.

La existencia de mutantes NMs de plantas micorrícicas proporciona más evidencia sobre el papel de las reacciones de defensa (Giovannetti & Sbrana 1998; Wegel *et al.* 1998; Gao *et al.* 2001). Estos mutantes bloquean la mayoría de los HMAs en las capas periféricas de sus raíces, pero algunos hongos pueden producir arbusculos en la corteza, lo que demuestra que el mayor impacto está en los eventos tempranos en la formación de MA (Wegel *et al.* 1998; Gao *et al.* 2001). Presumiblemente, tanto las plantas mutantes como las verdaderas NMs tienen la misma respuesta de defensa a los hongos micorrícicos, como si HMAs fuesen los patógenos que intentan colonizar las raíces. Estas defensas parecen disminuir en efectividad con el tiempo, ya que el crecimiento endofítico por hifas de HMAs es común en raíces más viejas de plantas NM (Brundrett 1991). Estas defensas también pueden desactivarse con una dosis

de herbicida subletal (Schwab 1982). Algunas plantas hospedadoras también tienen la capacidad de bloquear la colonización por HMAs en suelos muy fértiles, aparentemente por una respuesta lesiva en las células exodérmicas (Mosse 1973).

La química de la raíz es la clave para comprender las plantas NMs, que a menudo acumulan sustancias químicas, como alcaloides y glucosinolatos cianogénicos, considerados evolutivamente avanzados (Brundrett 1991; Koide & Schreiner 1992; Vierheilig *et al.* 2000). Esto contrasta con las plantas micorrícicas que tienen más probabilidades de contener componentes químicos primitivos, como fenólicos, que pueden ser utilizados por hongos micorrícicos para detectar raíces susceptibles (Brundrett 1991; Douds *et al.* 1996; Giovannetti & Sbrana 1998). El papel potencial de los metabolitos secundarios en la regulación de las relaciones micorrícicas dependería de muchos factores que podrían influir en su eficacia (Brundrett 1991; Vierheilig *et al.* 2000). Los mecanismos para la exclusión de hongos micorrícicos de las raíces de las plantas NMs merecen una mayor investigación y pueden incluir una amplia gama de potentes agentes antifúngicos que esperan ser descubiertos (Brundrett 1991).

Las plantas de las familias NMs crecen típicamente en hábitats hostiles o alterados donde los hongos micorrícicos serían de beneficio limitado, debido a las condiciones del suelo como el anegamiento o la salinidad (Trappe 1987; Brundrett 1991; Allen *et al.* 1995; Fitter & Moyersoen 1996). En estos casos, la exclusión de hongos micorrícicos conservaría energía. Las plantas NMs normalmente gastarían más energía en la actividad de las raíces que las especies de micorrizas, pero no son compatibles con un HMA.

A continuación, se enumeran las etapas probables en la evolución de las plantas NMs a partir de plantas con micorrizas facultativas con raíces adecuadas para la absorción directa de nutrientes (Brundrett 2002). Es probable que varias etapas estén involucradas en la evolución de las plantas NMs y la primera etapa puede ser rápida, mientras que la segunda y la tercera serían mucho más lentas. Por lo tanto, podría haber varios tipos diferentes de plantas NMs con diferentes mecanismos y capacidades para excluir hongos:

- 1) Una o más mutaciones dan como resultado la pérdida de los mecanismos de reconocimiento de los hongos micorrícicos, por lo que el intento de formación de micorrizas activa las reacciones de defensa a la invasión fúngica. Es posible que estas plantas no sean completamente NMs.
- 2) Las plantas desarrollan gradualmente nuevas y potentes defensas contra los hongos, a menudo mediante la acumulación de sustancias químicas antifúngicas, para aumentar su capacidad de excluir de manera eficiente los hongos micorrícicos y patógenos de las raíces.
- 3) Las raíces pierden defensas estructurales y químicas "primitivas" que ya no son necesarias.

Aproximadamente el 78% de todas las especies de plantas vasculares, incluidos muchos cultivos agrícolas importantes, albergan en sus raíces una simbiosis multifuncional con los HMAs (filo Glomeromycota) (Brundrett & Tedersoo 2008). El 22% restante de las especies de plantas vasculares aparentemente perdió o suprimió durante la evolución su capacidad para albergar la simbiosis MA, aunque algunas pueden albergar ectomicorrizas, micorrizas ericoides u orquídeas menos frecuentes (Wang & Qiu 2006). Entre las plantas consideradas no hospedadoras de los HMAs se encuentran varios miembros de las familias Proteaceae, Chenopodiaceae, Carophyllaceae y Brassicaceae, incluidos varios cultivos agrícolas y malezas importantes, el modelo vegetal *Arabidopsis thaliana* y muchas especies de Brassicaceae de interés científico, cuyos genomas fueron secuenciados recientemente (Koenig & Weigel 2015; Tester *et al.* 1987; Lambers & Teste 2013). Estudios filogenómicos recientes (Bravo *et al.* 2016; Delaux *et al.* 2014; Favre *et al.* 2014) revivieron un enfoque anterior que emplea plantas no hospedadoras como herramienta para arrojar luz sobre los procesos simbióticos (Beveged & Bowen 1975). Al postular que las plantas no hospedadoras han perdido ortólogos de genes simbióticos putativos, estos estudios de comparación de todo el genoma entre especies de plantas hospedadoras y no hospedadoras identificaron numerosos genes candidatos con funciones potenciales en la simbiosis MA (Bravo *et al.* 2016; Delaux *et al.* 2014; Favre *et al.* 2014).

Planta hospedadora de MA: ¿Ser o no ser?

Por definición, las raíces de una planta no micorrícica (NM) (planta no hospedadora de micorriza arbuscular) nunca son colonizadas por los HMAs (Tester *et al.* 1987; Menzel *et al.* 2017). Sin embargo, esta definición depende de la evidencia de ausencia, que puede conducir a una clasificación errónea debido a una investigación insuficiente. Un ejemplo de esto es *Buddleja davidii*, una especie que primero se consideró una planta NM, pero que luego pareció ser una verdadera hospedadora de MA (Dickie *et al.* 2007). Para fortalecer las clasificaciones de plantas NMs, algunos autores utilizan la extrapolación taxonómica asumiendo que, si una especie de planta pertenece a una familia predominantemente NM, es probable que sea una especie NM (Brundrett 2009). Sin embargo, el estado NM de una especie aún puede atribuirse en los casos en que ocurre la colonización por MA, pero no se ajusta a un tipo funcional

reconocible (Tester *et al.* 1987; Brundrett 2009; Brundrett & Tedersoo 2018). Los criterios utilizados para definir la colonización funcional por MA evolucionaron con el tiempo (Tester *et al.* 1987). En años anteriores, algunos autores aceptaron una planta como simbionte micorrícico cuando se observaron vesículas fúngicas o arbusculos en las raíces (Reeves *et al.* 1979), mientras que otros requerían la presencia de ambos (Iqbal & Quteshi 1976). A medida que el arbusculo se volvió ampliamente reconocido como el sitio principal para la transferencia simbiótica de fosfato (Pi), varios autores utilizan la presencia de arbusculos como un criterio principal para un fenotipo funcional de MA (Glenn *et al.* 1985; DeMars & Boerner 1996; Brundrett 2009; Brundrett & Tedersoo 2018); y la colonización por hongos sin arbusculos se ha considerado sintomática de una condición de no hospedadora (NM) sin evidencia empírica directa de la falta de funcionalidad fisiológica. Sin embargo, como discutimos con más detalle a continuación, el arbusculo “típico” no es la única estructura simbiótica funcional en la naturaleza (Dickson 2004) y tampoco siempre está absolutamente ausente en las raíces de las presuntas plantas NMs (Tommerup 1984; Regvar *et al.* 2003; Orłowska *et al.* 2002; Peterson *et al.* 1985; Allen *et al.* 1989; Vogel-Mikuš *et al.* 2006; Ross & Harper 1973). Por lo tanto, es difícil trazar una línea clara entre plantas hospedadoras y no hospedadoras, y la definición de la condición de hospedadora merece mayor consideración (Cosme *et al.* 2018).

La teoría evolutiva del abandono de la MA (Maherali *et al.* 2016) propone que la evolución de los estados NMs en las plantas ocurrió con mayor frecuencia a través de estados transitorios; es decir, mediante el debilitamiento de la simbiosis MA como precursor necesario del abandono del mutualismo por parte de las plantas. La familia Brassicaceae ofrece excelentes oportunidades para desentrañar las limitaciones genéticas que conducen al debilitamiento simbiótico (Cosme *et al.* 2018). Las especies de plantas NMs especializadas en los suelos con fertilidades severamente empobrecidas (p. ej., del tipo Proteaceae según lo definido por Lambers *et al.* 2013) pueden haber evolucionado bajo diferentes presiones evolutivas, y se necesitan genomas modelo de este tipo NM para realizar una genómica comparativa. Además, se ha estimado recientemente que durante la evolución de las plantas se han producido entre 30 y 50 orígenes evolutivos distintos de plantas NMs (Brundrett & Tedersoo 2018). La base genética que subyace a todos estos orígenes separados no se ha investigado a fondo hasta ahora debido a la falta de información genómica (Cosme *et al.* 2018).

La familia de plantas Brassicaceae surge como un modelo ingenioso para desentrañar las limitaciones genéticas que impulsan la evolución de la incompatibilidad simbiótica, así como para descubrir mecanismos parcialmente redundantes que controlan la simbiosis (Cosme *et al.* 2018). La información detallada sobre los mecanismos moleculares que modulan la simbiosis de la MA contribuirá no solo al diseño de futuros cultivos que produzcan más con menos insumos agroquímicos, sino también a avanzar en nuestro conocimiento sobre los factores biológicos que delimitan la simbiosis en las plantas terrestres (Cosme *et al.* 2018).

1.2.5. ¿Qué le da la planta al hongo?: nutrición carbonada de los HMAs

Fotosintatos

Los HMAs viven enteramente del carbono (C) de las plantas y pueden usar $\leq 20\%$ del C fijado por las plantas para su propio crecimiento y funcionamiento (Jakobsen & Rosendahl 1990), una contraparte importante de la simbiosis que hasta la fecha ha sido mucho menos estudiada y entendida que la transferencia de nutrientes de los hongos a las plantas (Kaschuk *et al.* 2009). Además, un experimento de marcado con ^{13}C mostró que las hifas de HMA recibieron el 4,3% del C de la planta fijado recientemente en 24 h (Tomè *et al.* 2015). Se ha sugerido que el uso de C de la planta por parte de los HMAs es lo suficientemente alto como para causar depresiones del crecimiento en algunas plantas, especialmente durante la fase de establecimiento de las simbiosis (Jakobsen 1999; Graham 2000; Ryan & Graham 2002). Sin embargo, también se ha planteado la hipótesis de que el uso de C de la planta por parte de los HMAs puede compensarse con tasas de fotosíntesis más altas en los huéspedes porque la eliminación rápida de fotosintatos por el metabolismo fúngico crea una fuerza de sumidero de C que evita su acumulación y regulación a la baja de las reacciones de fotosíntesis (Wright *et al.* 1998; Kaschuk *et al.* 2009; Schweiger *et al.* 2014).

La fotosíntesis de las plantas es una reacción compleja que puede estar limitada por una gran cantidad de factores que incluyen las fuentes (nutrientes, luz, agua, CO_2), los sumideros (células donde se utilizan los productos finales) y las condiciones fisiológicas, que se definen genéticamente dentro de las especies, para las que ocurra una reacción, como la temperatura, la actividad enzimática y los fotosistemas (Paul & Foyer 2001; Long *et al.* 2004). Las tasas de fotosíntesis suelen ser más altas en las plantas micorrizadas que en no micorrizadas (Valentine *et al.* 2001; Amaya-Carpio *et al.* 2009; Zhu *et al.* 2012) y se supone que esto se debe principalmente a una mejor nutrición de las

plantas, especialmente a la nutrición con fósforo (P) (Miller *et al.* 2002; Augé *et al.* 2016). Sin embargo, una evaluación exhaustiva de las mediciones de intercambio de gases, fisiológicas y de expresión génica mostró que no solo las tasas fotosintéticas, sino también la ruta completa del movimiento de C desde los brotes hasta las raíces, se mejoraron en las plantas micorrizadas de tomate independientemente de los beneficios nutricionales (Boldt *et al.* 2011). De manera similar, al menos la mitad de los cambios metabólicos foliares y el aumento de la asimilación de C en las micorrizas de *Plantago major* no estaban relacionados con las concentraciones de P (Schweiger *et al.* 2014).

El mecanismo alternativo sugiere que el intercambio de gases mejorado y las relaciones fuente-sumidero de C de las plantas MAs dependen también del flujo dinámico de C desde las fuentes de la parte aérea de planta a los sumideros tanto por encima como por debajo del suelo (Godbold *et al.* 2006; Moyano *et al.* 2007; Kaschuk *et al.* 2009). Algunos estudios han demostrado que el aumento de la fuerza del sumidero de C subterráneo al aumentar la biomasa o el número de simbiontes de raíces conduce a una mejora adicional de las tasas de fotosíntesis (Gavito *et al.* 2000, 2002; Mortimer *et al.* 2008, 2009; Kaschuk *et al.* 2009; Bulgarelli *et al.* 2017). Además, las micorrizas pueden aumentar la fotosíntesis de las plantas y reducir la depresión del crecimiento de las plantas a niveles elevados de CO₂ atmosférico (Syvertsen & Graham 1999; Gavito *et al.* 2002; Jifon *et al.* 2002), y esto indica además la importancia del sumidero de C micorrízico en relaciones planta fuente-sumidero. Gavito *et al.* (2019) mostraron que la escisión de parte del micelio micorrízico extrarradical de las raíces, sin causar ninguna alteración en la planta, indujo una disminución sostenida (de 10 a 40%) en las tasas de fotosíntesis que duró de 30 minutos a varias horas en las plantas que estaban bien nutridas e hidratadas y en ausencia de promoción del crecimiento o de la fotosíntesis por inoculación micorrízica. Este efecto, aunque menor, fue también en plantas que crecen a altas concentraciones de CO₂ atmosférico (700 ppm).

La interacción fuente-sumidero de C en las plantas que forman la simbiosis MA puede tener un efecto significativo en la fotosíntesis de las plantas y el movimiento de C bajo el suelo, lo cual es especialmente relevante en escenarios futuros con mayor disponibilidad de CO₂ atmosférico (Fatichi *et al.* 2014; Finzi *et al.* 2015). La fuerza del sumidero de C micorrízico y sus efectos sobre el intercambio de gases de la planta y el movimiento de C de la planta al suelo se encuentran entre las características micorrízicas de una importancia ambiental potencialmente grande que siguen siendo principalmente teóricos y esperan una evaluación experimental (Kaschuk *et al.* 2009).

Carbohidratos (azúcares)

Las plantas utilizan energía solar para convertir CO₂ en carbono orgánico en hojas fotosintéticas (Blankenship 2021). En la simbiosis MA las plantas hospedadoras proporcionan a los HMAs una fuente de carbono orgánico, que fluye hacia las raíces colonizadas y está estrechamente controlado tanto por plantas como por hongos (Smith & Read 2008). En la mayoría de las plantas, la sacarosa se traslada de las fuentes de las hojas a los sumideros de las raíces a través del floema (Giaquinta 1983). La sacarosa se descarga en las raíces y se divide en glucosa y fructosa para suministrar tejidos subterráneos. Hasta el 20% de los fotoasimilados en las plantas hospedadoras fluyen hacia los sistemas de raíces micorrízicas para apoyar la interacción mutualista (Bago *et al.* 2000).

Los azúcares marcados con isótopos añadidos a las raíces micorrizadas en combinación con los análisis espectroscópicos detallados de la resonancia magnética nuclear indicaron que la glucosa se transfiere directamente del hospedador al hongo (Shachar-Hill *et al.* 1995; Solaiman & Saito 1997; Pfeffer *et al.* 1999; Bago *et al.* 2000, 2003). Esto implica que el azúcar puede transportarse a través de transportadores localizados en la membrana plasmática hasta el apoplasto de las células corticales, donde es captado por las hifas intrarradicales de HMA, o el azúcar se envía a través de la membrana peri-arbuscular para ser captado por el arbusculo. De acuerdo con estas especulaciones, se ha descubierto que un transportador monosacárido de alta afinidad *MST2* de HMA *Rhizophagus irregularis* se expresa más en los arbusculos, y este gen es esencial para una simbiosis exitosa (Helber *et al.* 2011).

La colonización micorrízica de las raíces de las plantas hospedadoras aumenta la fuerza del sumidero para descargar más sacarosa del floema y se asocia con una mayor expresión de varios **transportadores de sacarosa (SUT)** en hojas y raíces colonizadas (Boldt *et al.* 2011, Doidy *et al.* 2012).

La sacarosa descargada del floema y exportada hacia células arbusculares implica la degradación de la sacarosa y una regulación estricta de los transportadores de sacarosa (Wang *et al.* 2017). La degradación de la sacarosa originada en los tallos debe ocurrir en las células de la planta hospedadora, porque los HMAs no poseen la actividad de escisión de la sacarosa y no pueden consumir la sacarosa (Giaquinta 1983, Schubert *et al.* 2004). De acuerdo con esto, las enzimas que escinden la sacarosa, las **invertasas (INV)** y **sacarosa sintasas (SUS)**, se inducen en una variedad de especies de plantas durante la colonización por MA (Salzer & Hager 1991, Schaarschmidt *et al.* 2006). De hecho, la represión específica en la raíz de la actividad de invertasa apoplásica redujo la micorrización en el tabaco (Schaarschmidt *et al.* 2007). Los **transportadores de azúcares SWEET** se caracterizaron como exportadores tanto de sacarosa como de monosacáridos (Manck-Götzenberger & Requena 2016), que podrían ser los componentes clave para la descarga de

sacarosa del floema a las raíces. An *et al.* (2019) mostraron que el transportador de *Medicago truncatula* SWEET1b está fuertemente regulado al alza en las células que contienen arbusculos y se localiza en la membrana peri-arbuscular, a través de la cual tiene lugar el intercambio de nutrientes.

Los **SUT** y los **transportadores de monosacáridos (MST)** están altamente inducidos en el floema, tanto en células que no contienen arbusculos como en células que contienen arbusculos en las raíces colonizadas por MA, lo que indica el papel de estos transportadores de azúcar en la simbiosis de MA (Wang *et al.* 2017). Curiosamente, las células que no contienen arbusculos mostraron niveles de expresión más altos de los tres transportadores que las células que contienen arbusculos (Gaude *et al.* 2012), lo que sugiere que estos transportadores podrían estar involucrados en la descarga de la sacarosa del floema a las células arbusculares y también recuperar los azúcares hacia las células vegetales en la simbiosis MA.

El carbono obtenido por los HMAs de las plantas hospedadoras debe transportarse desde el micelio intrarradical (MIR) al micelio extrarradical (MER) para apoyar el desarrollo de las hifas y la producción de las esporas. Una gran proporción de azúcar debe convertirse en ácidos grasos, porque los lípidos son el principal depósito de carbono en los HMAs (Beilby & Kidby 1980, Beilby 1983, Jabajihare 1988, Becard *et al.* 1991). Se propuso que los lípidos se conviertan nuevamente en hexosa para que los hongos los utilicen en el micelio extrarradical, pero este modelo parecía subóptimo, dado que la eficiencia máxima de conversión de carbono con la que los azúcares se convierten en lípidos (y viceversa) es solo de alrededor de 50% (Bago *et al.* 2003).

Lípidos

Los lípidos son los compuestos más abundantes en los HMAs; estos lípidos incluyen principalmente fosfolípidos y lípidos neutros, pero también hay pequeñas cantidades de otros lípidos (Bago *et al.* 2000; Olsson & Johansen 2000; Wewer *et al.* 2014). Aparte de los azúcares, especialmente la glucosa secretada por los transportadores SWEET (An *et al.* 2019), ha quedado claro que los ácidos grasos derivados de plantas representan una fuente importante de carbono para los HMAs (Jiang *et al.* 2017; Luginbuehl *et al.* 2017; Keymer *et al.* 2017). Además, los HMAs no sintetizan lípidos *de novo*, sino que reciben lípidos de sus plantas hospedadoras (Jiang *et al.* 2017), lo que indica la importancia de los lípidos como nutrientes clave en la simbiosis MA. Se encontró que los HMAs carecen de una enzima clave para producir ácidos grasos, lo que explica su dependencia biotrófica obligada de la planta (Kirkpatrick *et al.* 2014; Wewer *et al.* 2014). Se encontró que dos transportadores de lípidos de tipo ABC de medio tamaño, llamados STR (STUNTED ARBUSCULES) y STR2, eran necesarios para el transporte eficiente de precursores de ácidos grasos, probablemente β -monoacilgliceroles, a través del MPA (Zhang *et al.* 2010; Gutjahr *et al.* 2012; Bravo *et al.* 2017). La eliminación de estos transportadores perjudica gravemente el desarrollo de los arbusculos.

Los HMAs acumulan grandes cantidades de lípidos de almacenamiento apolares, es decir, los lípidos neutros y los triacilgliceroles (TAGs), principalmente en vesículas, esporas extrarradicales, esporas intrarradicales (en algunas especies como las de *Glomus* y *Rhizophagus*), hifas intrarradicales y extrarradicales (Gaspar *et al.* 1994, 1997; Bago *et al.* 2000; Wewer *et al.* 2014). Las vesículas son de forma redonda, elíptica o irregular y se consideran las estructuras de almacenamiento primarias de los HMAs dentro de las raíces (Jabaji-Hare *et al.* 1984; Jabaji-Hare 1988). Jabaji-Hare (1988) encontró que los lípidos neutros en las esporas y vesículas de varias especies de *Glomus* y *Rhizophagus* y en las esporas de *Gigaspora margarita* representaban el 96-98% de los lípidos totales, mientras que los lípidos polares representaban el 2-4% (Jabaji-Hare 1988). Se observó una disminución continua de los lípidos neutros y un aumento de los fosfolípidos en las esporas durante su germinación (Gaspar *et al.* 1994). Durante la germinación de esporas de los HMAs la síntesis de lípidos se limita en gran parte o por completo a la síntesis de fosfolípidos y, en consecuencia, a la producción de membranas (Bago *et al.* 1999). En las estructuras extrarradicales de los HMAs las esporas y las hifas representaron el 90,7 y el 9,3% de la biomasa total, respectivamente (Olsson & Johansen 2000). Los TAGs son la forma predominante de lípidos fúngicos MAs; los TAGs incluyen grupos acilo 16:0 (ácido palmítico) y 16:1 ω 5 (ácido palmitvaccénico) (Jabaji-Hare 1988; Gaspar *et al.* 1997; Bago *et al.* 2002; Wewer *et al.* 2014; Roth & Paszkowski 2017). Otros lípidos apolares, como ácidos grasos libres (9 a 19% de los lípidos), monoacilgliceroles (<9% de los lípidos), ésteres de esteroides (<7% de los lípidos) y diacilgliceroles (<3% de los lípidos) también se detectaron en estas estructuras de almacenamiento (Jabaji-Hare 1988).

Experimentos previos de marcaje isotópico y tecnologías avanzadas de imágenes han demostrado que los lípidos neutros se transportan de las hifas intrarradicales a las hifas extrarradicales para mantener su crecimiento, la formación de nuevas esporas y su posterior germinación (Pfeffer *et al.* 1999; Bago *et al.* 2002; Kobae *et al.* 2014). El fragmento frontal de la hifa extrarradical en crecimiento contiene menos lípidos neutros que los fragmentos traseros, probablemente debido al consumo de los lípidos neutros para elongación y esporulación de las hifas, lo que implica que el suministro continuo de los lípidos neutros es probablemente esencial para mantener el crecimiento de los HMAs

(Bago *et al.* 2002; Kobae *et al.* 2014). En general, la acumulación de los lípidos neutros y su conversión en los fosfolípidos mostró patrones diferentes en las hifas en crecimiento y en las hifas senescentes y esporulantes (Bago *et al.* 2002), probablemente acelerada por el aumento del ácido abscísico en respuesta al estrés abiótico.

El impulsor evolutivo de la transferencia de lípidos entre organismos es una enigma para los investigadores (Keymer & Gutjahr 2018). En la simbiosis MA la transferencia de lípidos al hongo probablemente resultó ventajosa para la planta, ya que probablemente aceleró el crecimiento extrarradical de las hifas y, por lo tanto, la eficiencia del hongo en la absorción de nutrientes minerales. Desde el punto de vista fúngico, la pérdida de genes de síntesis de ácidos grasos *de novo* es posiblemente el resultado de la relación fisiológica coevolutiva estable y a largo plazo con la planta hospedadora. La biosíntesis de ácidos grasos es energéticamente costosa y la presencia de las maquinarias de biosíntesis de ácidos grasos de dos socios simbióticos estrechamente asociados parece redundante (Keymer & Gutjahr 2018). La pérdida de la maquinaria de biosíntesis de ácidos grasos del socio microbiano puede haber sido seleccionada para reducir el gasto de energía para la simbiosis en su conjunto (Visser *et al.* 2010). La información adicional sobre el metabolismo y la transferencia de los lípidos desde las plantas a los HMAs está en el subcapítulo “1.2.7. Metaboloma de plantas con HMAs”, apartado “Lípidos”.

1.2.6. ¿Qué le da el HMA a la planta?: P, N, otros nutrientes, agua

Los HMAs absorben, a través de hifas extrarradicales, los nutrientes como N, P, K, Ca, S, Fe, Mn, Cu y Zn de la solución del suelo y los transportan al interior de las raíces de las plantas (Vosatka & Albrechtova 2009). El efecto nutricional más consistente e importante es mejorar la absorción de nutrientes inmóviles como P. Los HMAs son muy efectivos para mejorar la absorción de P de las plantas, particularmente con especies de las plantas que carecen de mecanismos fisiológicos o morfológicos para una absorción de P eficiente, como sistemas de las raíces de ramificación fina y de abundantes pelos radicales (Manjunath *et al.* 1989; Habte & Osorio 2001).

P: desde HMA a la planta

El fósforo (P) es un nutriente importante y crucial para el crecimiento de las plantas, pero también es uno de los nutrientes que se agotan más fácilmente alrededor de las raíces debido a su baja movilidad en el suelo (Bielecki 1973; Vance 2001). Como consecuencia, las plantas han desarrollado varias estrategias para adquirir P del suelo, y la simbiosis MA forma una parte integral de los sistemas de adquisición de P en las plantas terrestres. Las plantas suministran compuestos orgánicos a los HMAs para construir micelio (Fig. 1.2.7), que se ramifica a través del suelo hasta varios centímetros de la superficie de la raíz (Smith & Read 2008; Smith *et al.* 2011). Luego, el P se transloca a través del micelio sincitial a las raíces y se libera a los apoplastos interfaciales desde los arbusculos en las células corticales. El aumento de la explotación espacial por las hifas en el suelo (Marschner 1995) y mayor capacidad de adquisición de P por las raíces micorrícicas permiten que la planta hospedadora mejore la absorción de nutrientes y, en muchos casos, conduce a una mayor acumulación de biomasa en comparación con la condición no micorrícica (Kobae *et al.* 2016).

Se demostró que el transporte de fósforo se induce a partir del establecimiento de simbiosis a partir de la manipulación de la familia de genes *Pht1* responsables del transporte de fosfato (Bucher 2007; Javot 2007; Walder *et al.* 2016). Se demostró que los altos niveles de fosfato del suelo reducen la transcripción de genes para la producción de estrigolactona (Kobae 2016), lo que indica reducciones en la simbiosis por exceso de nutrientes del suelo. Esto también se identificó a partir de los picos de calcio que ocurren en las vías previas a la simbiosis (Balzergue *et al.* 2013). En general, esto da como resultado una reducción de la translocación de otros nutrientes, a través del micelio de HMAs, y una posible reducción de la calidad del suelo (Breuillin-Sessoms *et al.* 2015; Garcia K & Zimmermann 2014; Balzergue *et al.* 2013).

Las raíces colonizadas por HMAs tienen dos vías para la absorción de nutrientes: directamente a través de la raíz (vía directa de detección de P) (Nussaume *et al.* 2011) e indirectamente a través de la transferencia desde las hifas micorrícicas a las células corticales de la raíz (vía micorrícica) (Smith *et al.* 2003). La relación entre estas dos vías es ambigua.

La nutrición con fosfato de las plantas MAs ha sido el foco de investigación más que cualquier otro aspecto de las simbiosis MA porque el fosfato inorgánico, derivado principalmente del fosfato de roca, un recurso no renovable, en los agroecosistemas manejados convencionalmente es un nutriente esencial y limitante para el crecimiento de las plantas (Vance *et al.* 2003; Raghothama & Karthikeyan 2005; Chen & Graedel 2016). El fósforo es un componente estructural de biomoléculas activo en diversos procesos metabólicos (Schachtman *et al.* 1998; Raghothama 1999). Las

redes de micorrizas se extienden mucho más allá de las zonas de agotamiento de fósforo (P) que rodean los sistemas de raíces, originadas por la absorción de P por las raíces dada su escasa movilidad en la solución del suelo (Bucher 2007). Después de la absorción, el P se almacena en vacuolas como polifosfato (poli-P), translocado a través de un flujo protoplásmico desde el suelo a las hifas basadas en las raíces (Callow *et al.* 1978; Solaiman *et al.* 1999; Olsson *et al.* 2002; Uetake *et al.* 2002; Ezawa *et al.* 2004), y luego se exporta desde los arbuscúlos al espacio periarbuscular, donde el P es absorbido por las células de la raíz hospedadora (Karandashov & Bucher 2005; Javot *et al.* 2007; Saito & Ezawa 2016; Xie *et al.* 2016; Ezawa & Saito 2018). La movilización y transferencia de P es muy rápida, como resultado de las altas tasas de flujo de protoplasma en las hifas, que van desde 2,98 a 9,0 $\mu\text{m/s}$ (Logi *et al.* 1998; Giovannetti *et al.* 2000; Nielsen *et al.* 2002). Esta vía micorrícica puede contribuir a la transferencia de hasta el 100% del P disponible en el suelo a las plantas hospedadoras (Pearson & Jakobsen 1993; Ravnskov & Jakobsen 1995), gracias también a la actividad de diferentes genes transportadores de fosfato localizados en las hifas extrarradicales (Harrison & Van Buuren 1995; Maldonado-Mendoza *et al.* 2001; Benedetto *et al.* 2005; Fiorilli *et al.* 2013; Sawers *et al.* 2017).

Las hifas micorrícicas tienen una mayor afinidad por absorber P que las raíces. Schachtman *et al.* (1998) informaron que las hifas de *Gigaspora margarita* tenían una constante de afinidad por P (K_m) de 2,5 μM (P : 0.077 mg/L), mientras que la mayoría de las plantas exhibían generalmente una K_m de 6-44 μM (P : 0,19-1,36 mg/L), particularmente aquellos altamente dependientes de la asociación micorrícica (Nye & Tinker 1977; Barber 1995).

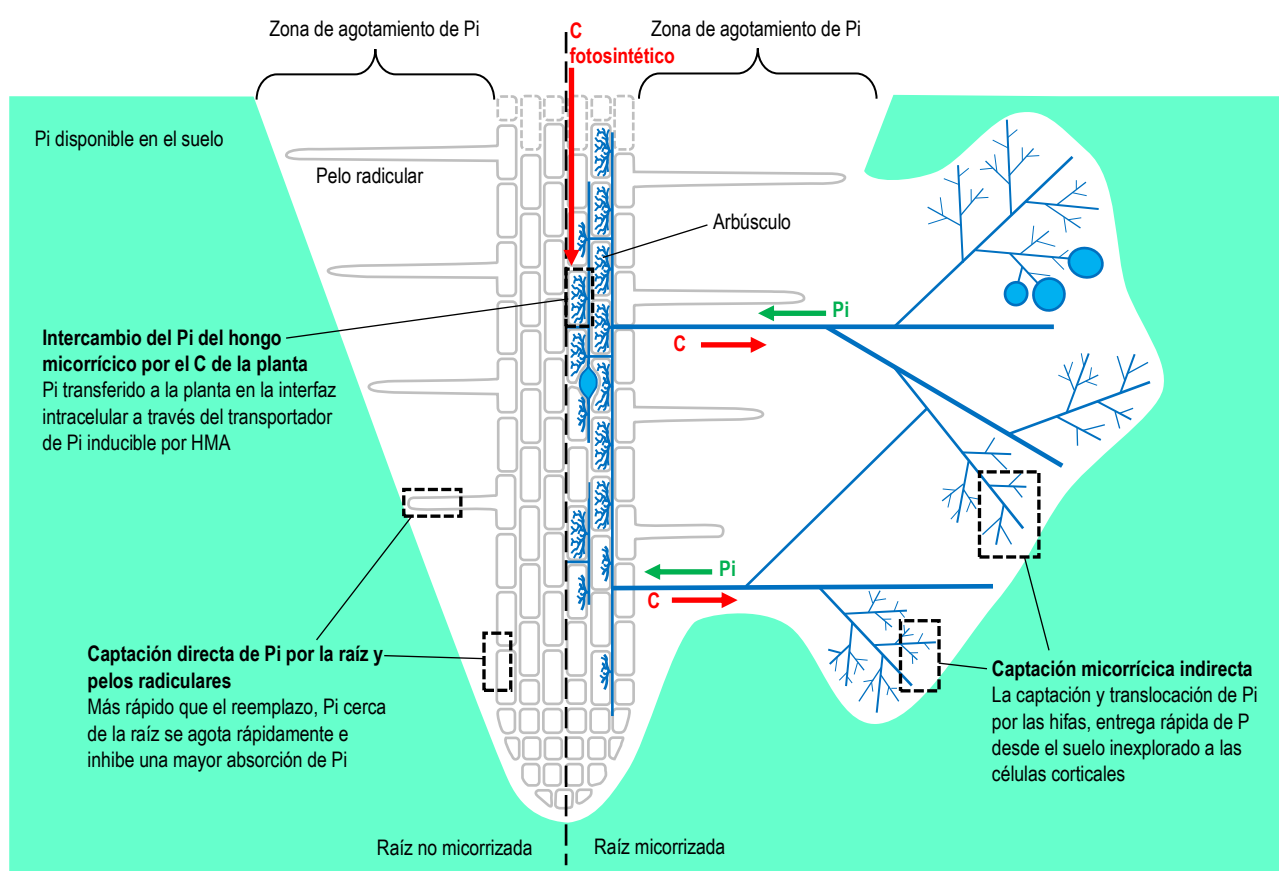


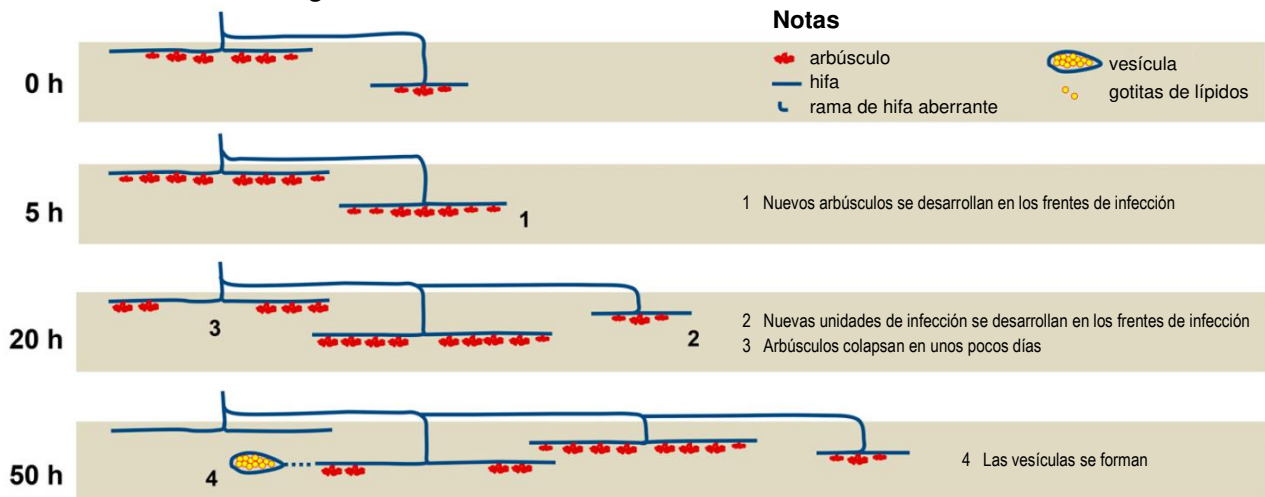
Fig. 1.2.7. Vías de captación de P – micorrícica y directa (no micorrícica). En las raíces micorrícicas, la zona de agotamiento de fosfatos solubles (Pi) se extiende por hifas extrarradicales más allá de la de las raíces no micorrizadas y los pelos radiculares. Además, los hongos pueden extraer y asimilar el P del suelo de formas no disponibles para las plantas, como las moléculas de ADN o el P unido a partículas minerales. Después de la asimilación de P, las hifas de HMA trasladan el P a la raíz en forma de polifosfato, donde es transferido a las células vegetales a través de arbuscúlos y luego asimilado en los tejidos vegetales; la planta, en su turno, suministra al HMA con los carbohidratos y grasas procedentes de la fotosíntesis (adaptado de Smith & Smith 2011b y Thirkell *et al.* 2017).

Además, se ha afirmado que el fosfato de roca debe aplicarse solo en suelos ácidos (pH del suelo $<5,5$); porque a un pH bajo del suelo, se disolverá más rápido (Havlin *et al.* 2004). Sin embargo, en los experimentos de Osorio *et al.* (2017) el fosfato de roca ha sido eficaz para aumentar la absorción y el crecimiento de P de las plantas micorrizadas incluso en suelos con $\text{pH} \geq 6,0$. Varias condiciones pueden explicar los mejores resultados cuando la asociación micorrícica está presente: (1) está claro que las hifas alargadas pueden capturar P soluble a mayor distancia que la raíz sola; (2) las hifas son más eficientes que las raíces para absorber P de la solución del suelo; y (3) la disminución de P soluble alrededor de las partículas de fosfato de roca promueve su disolución (Manjunath *et al.* 1989). Presumiblemente, las hifas micorrícicas exhiben una exudación de protones más activa que las raíces solas, lo que favorecerá una disolución más rápida del fosfato de roca (Vassilev *et al.* 2001). El influjo de P en las raíces colonizadas

por hongos micorrícicos puede ser de 3 a 5 veces mayor que en las raíces no micorrícicas (tasas de 10^{-11} mol m^{-1} s^{-1} ; Smith & Read 1997).

El estudio de la densidad de Kobae *et al.* (2016) determinó como la concentración alta de P disponible para las plantas en el suelo puede influir en el crecimiento de MA dentro de las raíces (Fig. I.2.8). La cantidad de arbuscúlos disminuye y se observa una ramificación de hifas aberrante en las raíces 5 h después del tratamiento con alta concentración de P. Aunque el desarrollo de nuevos arbuscúlos se vio severamente inhibido, los arbuscúlos preformados permanecieron intactos y la longevidad permaneció constante. La inhibición de P se aceleró en el mutante *pt11-1* de arroz, que carece de captación de P de las ramas de arbuscúlo, lo que sugiere que los arbuscúlos maduros son estabilizadas por el transportador simbiótico de P en condiciones de P elevado. Además, el tratamiento con P condujo a un aumento en el número de vesículas, en las que se acumularon las gotitas de lípidos y luego disminuyeron en unos pocos días. El desarrollo de nuevos arbuscúlos se reanudó en 2 días. Los datos de Kobae *et al.* (2016) establecieron que P inhibe fuerte y temporalmente el desarrollo de nuevos arbuscúlos, pero no la acomodación intraradical de los HMAs.

A Tratamiento con agua solo



B Tratamiento con P

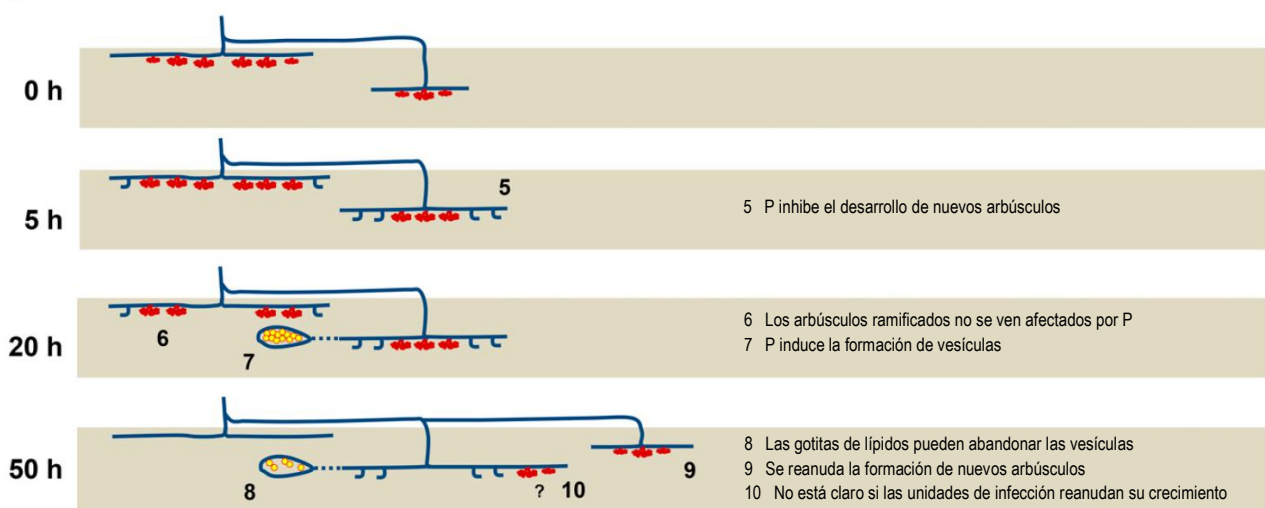


Fig. I.2.8. Diagrama de inhibición de P en raíces de arroz micorrícico (Kobae *et al.* 2016). **A**) Diagrama del desarrollo de la colonización intraradical en las condiciones de bajas concentraciones de P en el suelo (1) Las unidades de infección jóvenes crecen y desarrollan nuevos arbuscúlos en los frentes de infección. (2) Las regiones colonizadas se desarrollan mediante la formación repetitiva de unidades de infección, y se desarrollan nuevas unidades de infección inmediatamente adyacentes a las unidades de infección establecidas. (3) Arbuscúlos colapsan cerca del apesorio (hifopodio) debido a su corta y constante esperanza de vida. (4) Las regiones colonizadas con arbuscúlos senescentes a menudo forman vesículas, pero no se puede predecir el momento y la localización precisos (representados por la línea de puntos). **B**) Diagrama del desarrollo de la colonización intraradical en condiciones de alto contenido de P en el suelo. (5) El tratamiento con P induce ramificaciones de hifas aberrantes en los frentes de infección. Las nuevas unidades de infección apenas se desarrollan dentro de las regiones colonizadas durante al menos 1 día después del tratamiento con P. La inhibición de la formación de nuevos arbuscúlos eventualmente reduce la densidad de arbuscúlos. (6) P no afecta la morfología o la vida útil de arbuscúlos ramificados preformados. (7) El tratamiento con P aumenta la formación de vesículas en 1 día y se acumulan las gotitas de lípidos. (8) Las gotitas de lípidos acumuladas pueden abandonar las vesículas. (9) La nueva colonización se reanuda 2 días después del tratamiento con P, lo que sugiere que la inhibición de P es temporal. (10) No está claro si las ramas aberrantes se convierten en arbuscúlos o si las unidades de infección reanudan el crecimiento.

Las raíces de micorrizas pueden absorber Pi de soluciones que contienen hasta 100 mM de Pi (Smith & Read 1997), concentraciones muy superiores a las que probablemente se encontrarán en el suelo. Las concentraciones altas de Pi externo (hasta 16 mM) tuvieron poco efecto adverso sobre la germinación y el crecimiento de los tubos germinales en el HMA *G. margarita* (Tawaraya *et al.* 1996a). Estos resultados sugieren que los bajos niveles de colonización observados en plantas que crecen en suelos con alto estado de P pueden no ser el resultado de la regulación directa de la actividad del hongo por el Pi del suelo, sino más bien, que las señales específicas de la planta regulan la actividad del hongo (Schachtman *et al.* 1998).

Los cálculos de la contribución de la absorción de P a través de los HMAs (vía micorrícica) a la absorción total de P de la planta sugieren que las vías micorrícicas dominan la absorción total de P en condiciones bajas de P (Smith *et al.* 2004; Yang *et al.* 2012). En consecuencia, la simbiosis micorrícica regula negativamente los genes transportadores de P de la planta que pueden contribuir a la vía directa que involucra la absorción de P en la epidermis de la raíz (rizodermis) o en los pelos radicales (Javot *et al.* 2007; Walder *et al.* 2015). La baja absorción de P a través de vías directas y el aumento del contenido de P en las plantas micorrícicas reflejan una absorción superior de P a través de la vía micorrícica. Sin embargo, se ha demostrado que la aplicación de fertilizantes fosfatados inorgánicos reduce significativamente el desarrollo de la MA en varios estudios (Baylis 1967; Mosse 1973; Sanders & Tinker 1973; Breuillin *et al.* 2010; Balzergue *et al.* 2011) y se denomina inhibición de P (Graham *et al.* 1981). Dado que las raíces micorrícicas tienen una mayor absorción de P en condiciones bajas de P, la formación de la simbiosis micorrícica en presencia de las concentraciones altas de P también puede aumentar la absorción de P (Kobae *et al.* 2016). Aunque los mecanismos detrás de la inhibición de P se han investigado en numerosos estudios morfológicos, fisiológicos y moleculares, las causas principales de la inhibición de P siguen siendo desconocidas (Balzergue *et al.* 2013).

Los primeros estudios morfológicos mostraron que la inhibición de P en la etapa muy temprana refleja completamente el crecimiento reducido de "unidades de infección" (Braunberger *et al.* 1991; Bruce *et al.* 1994) que comprenden el micelio interno que surge de los puntos de entrada (Cox & Sanders 1974; Walker & Smith 1984). Los procesos de colonización de HMAs que contribuyen al crecimiento de las unidades de infección incluyen (1) el crecimiento de hifas antes de la infección a través del suelo o el crecimiento de hifas corredoras a partir de las unidades de infección contiguas, (2) la formación de puntos de entrada (apresorios) en la superficie de la raíz, (3) extensión longitudinal de las hifas intercelulares o intracelulares dentro de raíces de micorrizas tipo *Arum* o tipo *Paris*, respectivamente, y (4) formación de arbusculos en las células corticales (Cox & Sanders 1974; Bonfante-Fasolo 1984). La maduración de arbusculo tarda menos de 1 d en ocupar la mayor parte del espacio celular, y los arbusculos frecuentemente son funcionales solo de 2 a 3 días (Kobae & Hata 2010; Kobae & Fujiwara 2014). Bruce *et al.* (1994) demostraron que ni la duración de la fase de preinfección ni la tasa de formación de nuevos puntos de entrada se ven afectadas por la concentración de P. Las raíces de *Medicago truncatula* mantuvieron sus respuestas celulares para percibir parejas fúngicas incluso en condiciones altas de P, como lo indica el aumento de calcio nuclear en las células epidérmicas de la raíz de subapresorios, que es un sello distintivo de la señalización simbiótica de MA (Singh & Parniske 2012; Balzergue *et al.* 2013). Balzergue *et al.* (2011) mostraron que el número de apresorios se reduce significativamente después de 4 a 7 semanas de tratamiento con alto contenido de P; sin embargo, un tratamiento con P a largo plazo puede reducir la formación de puntos de entrada secundarios a través del crecimiento reducido de micelio externo a partir de una infección establecida (Schwab *et al.* 1983; Braunberger *et al.* 1991). Por lo tanto, la inhibición de P puede ocurrir principalmente dentro de las raíces, aunque las etapas precisas de la inhibición de P durante el crecimiento de las unidades de infección siguen siendo poco conocidas (Kobae *et al.* 2016).

N: desde HMA a la planta

Se sabe que el suministro de nitrógeno en el suelo, sin la aplicación de fertilizantes, es un factor limitante del crecimiento de las plantas (Morgan & Connolly 2013). Los HMAs son capaces de transferir nitrógeno orgánico, NO_3^- y NH_4^+ , a las plantas hospedadoras y también aumentan el nitrógeno orgánico del suelo a través de la descomposición de la materia orgánica (Hodge *et al.* 2001). Johansen y Jensen (1996) utilizaron el nitrógeno marcado (N^{15}) para mostrar que N puede ser transferido entre las plantas vía las redes micorrícicas comunes, especialmente cuando el sistema radical de una de las plantas está en descomposición. A partir de las fuentes de nitrato del suelo marcadas con N^{15} , se demostró que el 21% del nitrógeno extra irradiado procedente del micelio se intercambiaba dentro de las estructuras de las raíces (Toussaint *et al.* 2004). Más tarde se demostró que entre el 30 y el 50% del nitrógeno adquirido por los hongos se intercambiaba dentro de las raíces, y se estima que el 75% llegaba al tejido de las hojas (Govindarajulu *et al.* 2005; Tian *et al.* 2013). Govindarajulu *et al.* (2005) pudieron mostrar el movimiento de la arginina al micelio y su descomposición en urea y ornitina. La utilización de urea durante el proceso de descomposición produce gas amoníaco y contribuye a la pérdida de nitrógeno en los suelos. Sin embargo, la mayor parte del amoníaco se libera en la planta a

través de los arbusculos, donde los transportadores de amonio de los HMAs (GintAMT1, GintAMT2 y GintAMT3 en *Rhizophagus irregularis*) se expresan en la simbiosis establecida (Calabrese *et al.* 2016). Estas estructuras de transporte se expresan aún más en las condiciones de bajos niveles de nitrógeno para facilitar un mayor transporte de nitrógeno, así como para la aceleración de la descomposición de la materia orgánica mediada por HMAs (Leigh *et al.* 2009). Estos datos apoyan fuertemente las reducciones de en la simbiosis MA con niveles altos de nitrógeno en el suelo (Wilkes 2021). Se encontró que las ramas del micelio de la estructura arbuscular expresan GmAMTH.1 y ATM2; 3 en la membrana peri arbuscular en lugar del “tronco” (Breuillin-Sessoms *et al.* 2015), lo que indica que las ramas de los arbusculos son el sitio de transferencia de nitrógeno.

Los HMAs pueden mejorar la adquisición de N de la planta (Ames *et al.* 1984; Azcón-Aguilar *et al.* 1993). Varios estudios han reportado el transporte de N inorgánico por HMA a las plantas (Ames *et al.* 1983; Toussaint *et al.* 2004). Govindarajulu *et al.* (2005) revelaron que la arginina se sintetizó a partir de N inorgánico absorbido desde el suelo por el micelio extrarradical y trasladado al micelio intrarradical en las raíces de la planta hospedadora.

La inoculación con HMA *Gigaspora margarita* aumentó claramente el contenido de N del maíz suministrado con aminoácidos (glutamina, alanina y prolina) (Matsumura *et al.* 2013). Un estudio adicional de la savia del xilema reveló que la composición de los aminoácidos cambió con la inoculación de HMA. Estos resultados indican que los HMAs aportan N de los aminoácidos y pueden afectar la asimilación de nitrógeno de las plantas hospedadoras (Matsumura *et al.* 2013).

Potasio: desde HMA a la planta

El potasio es el elemento más abundante en la composición del suelo (García & Zimmermann 2014), sin embargo, el potasio tiene poca disponibilidad para las plantas y es un factor limitante del crecimiento. El potasio también juega un papel crucial en varias funciones de la planta, incluida la polarización de la membrana, el crecimiento de la planta, la funcionalidad de apertura de los estomas y la adaptación ambiental de la planta (Anschütz *et al.* 2014). A través de estudios de emisión de rayos X inducidos por partículas (Olsson *et al.* 2008, 2010), se observó una acumulación de potasio en micelios, vesículas y esporas de HMAs. Los canales de transporte de potasio desde los HMAs hasta la planta hospedadora todavía están bajo investigación con solo cuatro transportes conocidos; tres transportadores de tipo SKC y un transportador KT/KUP/HAK (García & Zimmermann 2014; Casieri *et al.* 2013). Se demostró que el potasio, que se origina en los HMAs, aumenta la tolerancia al estrés de las plantas, especialmente en respuesta a la salinidad (Rabie & Almadini 2005). Sin embargo, se sabe poco sobre el mecanismo de la tolerancia aumentada al estrés o la vía fisiológica (García & Zimmermann 2014; Estrada *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2017).

Azufre: desde HMA a la planta

El azufre es un elemento esencial necesario para el crecimiento de las plantas y se está volviendo cada vez más limitado debido a que el azufre atmosférico se reduce rápidamente en concentración (Feinberg *et al.* 2021). El azufre del suelo está típicamente ligado a la materia orgánica del suelo en forma de ésteres de sulfato y sulfonato. Al igual que con otras formas de nutrientes ligados, el azufre no está directamente disponible para un cultivo en desarrollo y requiere que los componentes del microbioma de la rizosfera digieran enzimáticamente el azufre ligado, haciendo que el azufre esté más disponible para el cultivo huésped (Gahan & Schmalenberger 2014; Kertesz & Mirleau 2004). Una vez que las plantas son capaces de utilizar azufre, entra en varios mecanismos metabólicos que producen metabolitos como cistina, metionina, glutatión, biotina, clorofila y coenzima A, todos los cuales son componentes de vías fisiológicas críticas (D’Hooghe *et al.* 2013).

Se demostró que los HMAs, a través de su gran red micelial ramificada dentro de los suelos y en contacto con la gran superficie asociada, absorben el azufre del suelo y lo transportan a su cultivo huésped. Los estudios han demostrado beneficios para el crecimiento de cultivos mediados por HMAs en maíz (*Zea mays*), tomate (*Solanum lycopersicum*) y trébol (*Trifolium spp.*), en otros tipos de cultivos aún bajo investigación y ampliando los conocimientos actuales (Gahan & Schmalenberger 2014; D’Hooghe *et al.* 2013). Allen y Shachar-Hill (2008) y Buchner *et al.* (2014) estudiaron *Glomus intraradices* con raíz de zanahoria (*Daucus carota* subsp. *sativus*) y pudieron mostrar la translocación de sulfato de HMAs al hospedador, concluyendo que las provisiones de azufre para un cultivo hospedador eran limitadas y solo ocurrieron con la regulación positiva del hospedador. Esto se debe además a la regulación ascendente mediada por HMAs de los transportadores de azufre dentro de la membrana periarbuscular en respuesta a la exudación de la planta como vía de comunicación hacia los HMAs.

Mientras que la translocación del azufre de los HMAs suministra a un cultivo hospedador, las comunidades bacterianas que rodean los micelios de extrarradicales de los HMAs contribuyen a la descomposición del azufre unido al suelo, lo que hace que el azufre adicional sea accesible para que los HMAs lo absorban y transfieran a un hospedador

(Kertesz & Mirleau 2004; Cregut *et al.* 2013; Joner *et al.* 2000). Este es un ejemplo de una relación tripartita entre HMAs, bacterias y cultivos.

Calcio: desde HMA a la planta

Rhodes & Gerdemann (1978) detectaron la traslocación de los isotopos de ^{45}Ca desde el suelo hasta las raíces de cebolla a través de las hifas micorrícicas arbusculares, aunque con menor eficiencia en comparación con el P.

Navazio y Mariani (2008) documentaron cambios transitorios de la concentración de Ca^{2+} que ocurrieron cuando las células rizodérmicas tuvieron contacto con las moléculas difusibles liberadas por HMAs. Una investigación con un diseño experimental basado en desafiar las células de la planta hospedadora con medios de cultivo de diferentes HMAs (*Gigaspora margarita*, *Glomus mosseae* y *G. intraradices*) proporcionó la primera evidencia firme de que el Ca^{2+} está involucrado como mensajero intracelular durante la señalización de micorrizas, al menos en una etapa de pre-contacto (Di Martino & Crawford Jr 2021). Parece que los HMAs anuncian su presencia a la planta a través de la liberación constitutiva de una señal química, incluso antes de experimentar la proximidad a la planta. La noción de que las moléculas fúngicas secretadas anuncian, a través de Ca^{2+} , un mensaje específico que solo pueden reconocer los receptores competentes está respaldada por (1) la falta de inducción de la respuesta de defensa y la regulación al alza de algunos genes esenciales para el inicio de la simbiosis MA en las células vegetales del hospedador y (2) la falta de respuesta de las células cultivadas de la planta no hospedadora *Arabidopsis thaliana* (Di Martino & Crawford Jr 2021).

Ciertas características de la señalización hospedador-HMA son similares a las descritas para la simbiosis fijadora de nitrógeno que asocia los rizobios con las leguminosas y, en particular, el papel esencial de varios genes de plantas que comprenden la llamada “vía de señalización común” (Singh & Parniske, 2012). Un sello distintivo de esta vía de señalización es la inducción de oscilaciones perinucleares e intranucleares de la concentración de calcio (conocidas como picos de calcio) en respuesta a compuestos microbianos (Ehrhardt *et al.* 1996; Kosuta *et al.* 2008; Chabaud *et al.* 2011). Esta señal de calcio probablemente sea decodificada por una cinasa dependiente de calcio y calmodulina, lo que conduce a la activación de factores de transcripción apropiados y genes aguas abajo necesarios para el establecimiento de la interacción funcional (Balzergue *et al.* 2013).

El calcio es un modulador esencial en la colonización micorrícica, y el HMA aumenta su absorción de Ca^{2+} para las plantas hospedadoras en los suelos deficientes en Ca. Estas suposiciones fueron confirmadas en un trabajo reciente sobre cacahuete (*Arachis hypogaea* L.) por Cui *et al.* (2019).

Por otro lado, Bermudez & Azcon (1996) reportaron la reducción de los niveles de Ca y Mg en las plantas de alfalfa tratadas con HMA *Glomus fasciculatum*, pero combinado con el aumento del número de nódulos rizobiales en las raíces, peso seco de raíces y tallos, niveles de N, P, K en tallos. Este hecho probablemente demuestra el efecto regulador de HMA para Ca y Mg donde el balance óptimo de estos nutrientes con N, P, K no depende de las concentraciones más altas de Ca y Mg. Tal vez los niveles de Ca en el suelo en este estudio fueron lo suficientemente grandes para no provocar la falta de Ca en las plantas de CONTROL, pero provocando a la vez la falta de N, P, K debido a la inmovilización de P y un desbalance nutricional consecutivo.

La aplicación de HMAs *Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae* en tomates cherry amarillos (var. Giagiù) provocó el incremento de contenido de Ca de 635 en los frutos junto con la mejoría de otros valores nutricionales (Carillo *et al.* 2020). El aumento de la absorción de calcio por parte de las plantas micorrícicas (Ross & Harper, 1970) puede ser una posible razón para el aumento de la absorción de P del fosfato de calcio poco soluble por parte de las plantas micorrícicas (Bolan 1991).

Se ha observado mayor contenido total de N, P, Ca y Mg y, por lo general, K en varias plantas colonizadas con diferentes aislados de HMAs en comparación con plantas que no micorrizadas (Saif 1987; Siqueira *et al.* 1990), mientras que las diferencias de concentraciones de Ca fueron variables (sin diferencias estadísticamente significativas entre las variantes de HMAs y control no micorrizado para la mayoría de las plantas, seguidas por mayor concentración de Ca en ciertas plantas con HMAs y con pocas especies de las plantas donde la concentración de Ca fue menor en las variantes con HMAs).

Micronutrientes y HMA

Los HMAs, aunque se han estudiado para el intercambio de nutrientes de nitrógeno, fósforo y potasio, también aumentan la absorción de micronutrientes por parte de su hospedador (Lehman & Rillig 2015). Schußler y Walker (2010) utilizaron sistemas de macetas de suelo compartimentadas para investigar los efectos de la movilidad de micronutrientes desde los poros del suelo a través del micelio extrarradical de *Funneliformis mosseae* hacia las raíces del pepino (*Cucumis sativus*), y mostraron que los HMAs contribuían con el 75% de la absorción total de cobre en el pepino.

El metaanálisis de la provisión de cobre por los HMAs ha demostrado una contribución significativamente positiva a la nutrición del hospedador con cobre (Gonzalez-Guerrero *et al.* 2016; Watts-Williams & Cavagnaro 2014).

La homeostasis del zinc se atribuye a dos familias de transportadores: la permeasa de iones de zinc (PIZ) y la facilitación de la difusión de cationes (FDC). Actualmente, se ha informado sobre FDC en el HMA *Rhizophagus irregularis* (Watts-Williams *et al.* 2013). Sin embargo, la adquisición de zinc por los HMAs de los suelos depende de las concentraciones de fósforo en el suelo, ya que los aumentos en la absorción de zinc son proporcionales a la adquisición de fósforo (Watts-Williams *et al.* 2013) cuando las concentraciones de P son bajas en el suelo. Jansa *et al.* (2003) estudiaron la translocación de zinc y fósforo a través del micelio extrarradical de *R. irregularis* desde las fuentes de los isótopos Zn^{65} y P^{33} en el suelo, mostrando que los HMAs pueden translocar zinc y fósforo a una planta hospedadora a la distancia de 14 cm a través de sus redes de hifas. Sin embargo, las concentraciones altas de zinc en el suelo reducen su adquisición mediada por los HMAs sin tener influencia en el contenido de zinc en los tejidos del cultivo. En contraste, el bajo contenido de zinc en el suelo aumenta la adquisición de zinc por HMAs. Este es un ejemplo de comunicación y regulación de los requerimientos de nutrientes entre el hospedador y el HMA.

Agua y micorriza arbuscular

La mayor tolerancia de las plantas micorrícicas a la sequía (Augé 2004) o la absorción facilitada de agua por las plantas a través de los HMAs se encuentran entre los beneficios que se citan regularmente en las introducciones de numerosos artículos relacionados con las micorrizas (Püschel *et al.* 2020), y los estudios han informado efectos positivos de los HMAs en las plantas en condiciones de sequía (Augé 2001; Neumann & George 2004; Ruiz-Lozano *et al.* 1995; Subramanian *et al.* 1995; Voříšková *et al.* 2019). Los estudios revisados por Augé (2001) indicaron una mayor tolerancia a la sequía, un agotamiento más eficiente del agua del suelo, una mayor conductancia y transpiración estomática, un mejor suministro de nutrientes limitados por difusión en el suelo seco y una reducción del estrés por sequía en las plantas micorrícicas. Se han revisado los posibles mecanismos subyacentes a estos efectos, como la acumulación de osmoprotectores, la producción reducida de especies reactivas de oxígeno, el aumento de la producción de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos o la inducción de cambios en la expresión de genes que codifican acuaporinas (p. ej., por Santander *et al.* 2017).

Existen múltiples formas posibles por las que los HMAs podrían afectar la adquisición de agua por parte de las plantas, ya sea de forma activa o pasiva. Estos están asociados con los rasgos morfológicos de las plantas, pero también se relacionan con la complejidad del entorno del suelo. Un centímetro cúbico de suelo puede contener más de 100 m de longitud de hifas (Miller *et al.* 1995). Al ramificarse dicotómicamente, estas redes absorbentes pueden alcanzar más de 10 cm de distancia de las raíces (Friese & Allen 1991; Jansa *et al.* 2003). Estas hifas micorrícicas "absorbentes" (Friese & Allen 1991) o las *estructuras absorbentes ramificadas* (EARs; Bago *et al.* 1998) aumentan el área de superficie de absorción hasta en dos órdenes de magnitud en comparación con las raíces de las plantas solas (Raven & Edwards 2001). Además, las hifas micorrícicas a menudo tienen solo 2 μm de diámetro (Friese & Allen 1991) y, por lo tanto, pueden penetrar incluso en los poros del suelo con un diámetro $<30 \mu m$ que no son accesibles a las raíces (Allen 2007) y, por lo tanto, pueden explotar los recursos disponibles allí. Podemos imaginar que estas hifas altamente ramificadas facilitarían la absorción de agua de la planta en distancias cortas a medida que las raíces crecen a través del suelo húmedo y las hifas adquieren agua de poros pequeños físicamente inaccesibles para las raíces. Además, las hifas "corredoras" o "arteriales" (Allen 2007; Friese & Allen 1991) podrían actuar como "autopistas" para el transporte de agua (Allen 2007), extendiendo efectivamente el alcance de las plantas incluso hacia los recursos hídricos remotos más allá de un ambiente menos favorable (Drew *et al.* 2003). Cerca de zonas húmedas remotas, las hifas de absorción podrían contribuir significativamente a la adquisición de agua por parte de las plantas. Este sistema podría ser eficaz para el transporte de agua por micorrizas a largas distancias (Püschel *et al.* 2020).

Pero hay otra manera, pasiva, en la que los HMAs podrían contribuir a la adquisición de agua por parte de las plantas, y es potencialmente más significativa que el transporte activo de agua dentro de las hifas. Se ha encontrado que la presencia de HMAs aumenta la conductividad hidráulica del suelo (Bitterlich *et al.* 2018a, b). La magnitud de la redistribución del agua facilitada por la presencia de HMAs en el suelo refleja no solo el contenido de agua del suelo sino también las propiedades hidráulicas del suelo, y estas propiedades dependen del tamaño y distribución de los poros del suelo (Hamblin 1985). Si los poros del suelo fácilmente extraíbles de gran diámetro están llenos de agua, es probable que el transporte de agua mediado por HMAs sea insignificante (Allen 2007), porque el agua puede moverse libremente hacia las proximidades de las raíces. Sin embargo, a medida que el suelo se deseca, el agua permanece atrapada cada vez más en poros de pequeños tamaños que están bien separados entre sí porque los poros grandes se llenan de aire. En consecuencia, la continuidad entre los poros llenos de agua disminuye, la tortuosidad del camino del suelo a la raíz aumenta (Tinker & Nye 2000) y la conductividad hidráulica del suelo se reduce. En tales situaciones, las hifas pueden

actuar como puentes entre los poros llenos de aire para conectar los poros llenos de agua con las superficies de las raíces (Miller & Jastrow 2000). Püschel *et al.* (2020) con ayuda de agua etiquetada con deuterio demostraron que las hifas *Rhizophagus irregularis* son capaces incrementar el transporte de agua a las raíces de *Medicago truncatula* más de doble en comparación con las plantas no micorrízicas.

En las plantas, el estado hídrico del tallo está determinado por el equilibrio entre la absorción de agua por la raíz y la apertura de los estomas (Quiroga *et al.* 2019). La resistencia de las raíces al agua es la más alta dentro del continuo suelo-planta-atmósfera (Steudle *et al.* 1987). Por lo tanto, para mantener abiertos los estomas, la conductividad del agua de la raíz (L_{pr}) debe ser lo suficientemente alta (Sack & Holbrook 2006). Se ha encontrado que la asociación MA regula de manera diferente el transporte de agua de la raíz tanto en condiciones de riego abundante como de déficit hídrico, generalmente mejorando L_{pr} (Aroca *et al.* 2007; Bárzana *et al.* 2012, 2014, 2015; Sánchez-Romera *et al.* 2016; Quiroga *et al.* 2017). Este efecto se ha relacionado con la captación de agua a través de las hifas fúngicas de los poros del suelo inaccesibles para las raíces y con los cambios inducidos por los HMAs que afectan las propiedades hidráulicas del suelo (Augé *et al.* 2004; Allen 2009; Hallet *et al.* 2009) y dentro de las raíces (Ruiz-Lozano & Aroca 2017). De hecho, cada vez hay más pruebas de que los hongos micorrízicos transportan agua hacia el huésped (Marulanda *et al.* 2003; Allen 2009; Ruth *et al.* 2011; Li *et al.* 2013; Xu *et al.* 2015). Además, se ha sugerido que la simbiosis MA modula el cambio entre las vías de transporte de agua apoplástica y de célula a célula en las raíces (Bárzana *et al.* 2012), proporcionando una mayor flexibilidad a estas plantas para reaccionar ante la escasez de agua dependiendo de la demanda de la parte aérea.

Se cree que las acuaporinas son la vía principal para el movimiento del agua a través de las membranas celulares (Maurel *et al.* 2015), proporcionando la capacidad de modificar rápidamente la permeabilidad al agua de la membrana, lo que ayuda a la planta a mantener el equilibrio hídrico durante los episodios de estrés y afectando conductividad hidráulica de la raíz (Hachez *et al.* 2006, 2012; Maurel *et al.* 2008; Moshelion *et al.* 2009; Zarrouk *et al.* 2016).

La importancia de las acuaporinas tanto para el intercambio de nutrientes como de agua durante la simbiosis micorrízica fue reconocida por Maurel & Plassard (2011) y respaldada por los resultados obtenidos por Bárzana *et al.* (2014), quienes encontraron que 16 de las 36 acuaporinas del maíz (Chaumont *et al.* 2001) estaban reguladas por el HMA *Rhizophagus irregularis* durante el estrés por sequía.

Dada la diversidad de sustratos que pueden ser transportados por las isoformas de acuaporinas reguladas por HMAs, estas acuaporinas pueden tener un papel en la regulación de la hidráulica de las hojas y raíces, así como en otros procesos fisiológicos como la absorción y translocación de nutrientes, el movimiento estomático y la fijación de carbono (Uehlein *et al.* 2007) o los procesos de señalización (Fox *et al.* 2017). Aroca *et al.* (2009) informaron sobre un gen de acuaporina (canal de agua) de HMA *Rhizophagus irregularis*, que se denominó GintAQP1, cuya expresión está regulada de manera compensatoria con respecto a la expresión de acuaporina de la raíz hospedante en diferentes condiciones ambientales, por ejemplo, en las condiciones de salinidad en el suelo. Este acuaporina fúngica podría estar involucrada en el transporte de agua desde el micelio en crecimiento osmóticamente favorable hacia las raíces de la planta hospedadora (Aroca *et al.* 2009).

El estudio de Quiroga *et al.* (2019) demostró que, bajo la privación de agua, las plantas de maíz inoculadas con HMA *Rhizophagus irregularis* mejoran la permeabilidad al agua de las células de la raíz al aumentar la conductividad hidráulica celular (L_{pc}) y los valores del coeficiente de permeabilidad al agua (P_f), para superar el déficit de agua. Los resultados mostraron que las células de las raíces MAs en condiciones de sequía mantuvieron los valores de P_f y L_{pc} de las plantas no estresadas, mientras que en las raíces no micorrizadas estos valores disminuyeron drásticamente como consecuencia del déficit hídrico. En estas condiciones, la simbiosis MA regula diferencialmente las acuaporinas de las plantas, aumentando el estado de fosforilación de las proteínas intrínsecas de la membrana plasmática (PIP2s) durante el déficit hídrico, lo que puede significar una mayor actividad de sus canales de agua. El mejor desempeño de las células de la raíz en el transporte de agua está relacionado con el estado fisiológico del tallo. Las plantas MAs mostraron una mayor capacidad fotosintética gracias a una mayor actividad de fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPc) y una mayor tasa fotosintética saturada con CO_2 . En conjunto, Quiroga *et al.* (2019) demostraron los beneficios sistémicos de la simbiosis MA para la tolerancia del cultivo de maíz durante los episodios de déficit hídrico.

Papel de HMAs en la fotosíntesis de las plantas micorrizadas

Los HMAs en las plantas micorrizadas pueden invocar una variedad de enzimas y genes relacionados que codifican las enzimas clave del ciclo de Calvin para facilitar el metabolismo fotosintético (Chen *et al.* 2017). Las actividades de algunas enzimas clave como RuBP carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO), D-fructosa-1,6-bisfosfatasa (FBPasa), D-fructosa-6-fosfatasa (F6P) y ribulosa-5-fosfato quinasa (Ru5PK), y la expresión génica relacionada involucrada en el

ciclo de Calvin, incluidos RCA, FBpase, FBPA, SBpase, rbcS y rbcL, se incrementan mediante la colonización por HMAs en las plantas de pepino (Chen *et al.* 2017).

Sheng *et al.* (2008) demostraron que cuando las plantas de maíz se cultivaron en condiciones de estrés salino, las plantas pudieron crecer significativamente junto con un aumento general en el estado del agua, la concentración de clorofila, el intercambio de gases y la fluorescencia de la clorofila. La regulación positiva en el proceso de fotosíntesis se puede atribuir a la mejora en el estado nutricional debido a la colonización de HMAs a la planta hospedadora (Dong *et al.* 2008). Además, se han informado concentraciones más altas de clorofila en plantas asociadas a HMAs, y el aumento del nivel de clorofila ayuda a aumentar las tasas fotosintéticas (Davies *et al.* 1993; Mathur & Vyas 1995). Se encontró que el nivel de contenido de azúcar en las plantas asociadas con HMAs aumenta (Sheng *et al.* 2011).

I.2.7. Metaboloma de plantas con HMAs

Durante la etapa presimbiótica, las plantas y los socios microbianos beneficiosos intercambian varias señales químicas que dan como resultado el inicio de la asociación simbiótica (Kaur & Suseela 2020). En condiciones de deficiencia de P, varios metabolitos de las plantas se exudan en la rizosfera para asegurar la germinación y el crecimiento de los HMAs; luego la concentración de estos metabolitos disminuye con el aumento de los beneficios para las plantas que proporciona la colonización de HMAs en las raíces (Graham *et al.* 1981). Por ejemplo, las estrigolactonas son importantes compuestos de señalización de las plantas que afectan la germinación de las esporas de HMAs y conducen al inicio de la simbiosis planta-HMA (Akiyama *et al.* 2005; Besserer *et al.* 2006; García-Garrido *et al.* 2009). Además de las estrigolactonas, los metabolitos secundarios de las plantas, como los flavonoides, también actúan como señales químicas durante la etapa presimbiótica. Los flavonoides son importantes para el crecimiento de las hifas y su efecto varía con su composición química (Steinkellner *et al.* 2007). Junto con los metabolitos de las plantas, el HMA también produce ciertas señales químicas denominadas colectivamente "*factores Myc*" (Parniske 2008) que inician la colonización de HMA en las plantas. Los lipoquitooligosacáridos (LQOs) liberados por HMA actúan como señales que inducen la respuesta simbiótica específica en las plantas hospedadora, lo que a su vez ayuda en el desarrollo de la simbiosis (Maillet *et al.* 2011).

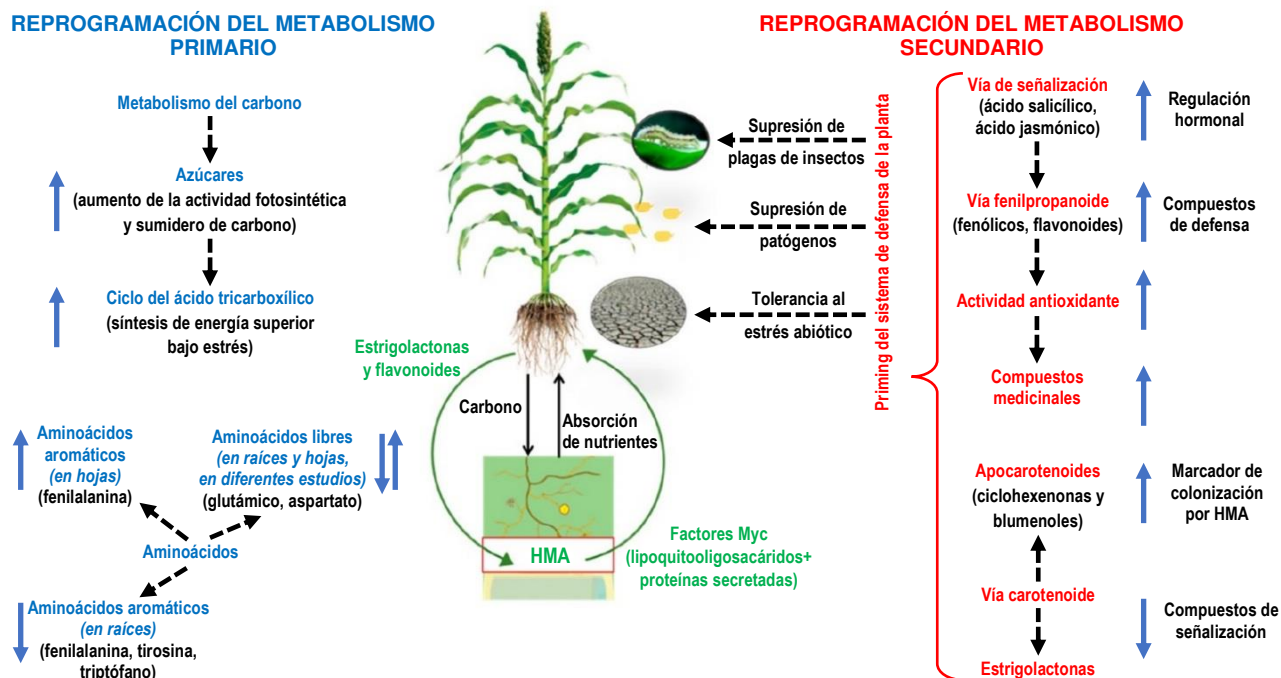


Fig. I.2.9. Representación esquemática de las vías potenciales a través de las cuales los HMAs reprograman el metaboloma de la planta (modificado de Kaur & Suseela 2020). La simbiosis *planta-HMA* reprograma los metabolitos primarios y secundarios en las plantas. La reprogramación de metabolitos secundarios autorregula la colonización de HMA en la planta al modular la producción de compuestos de señalización. La interacción de la planta con HMA prepara la defensa de la planta a través de cambios en las vías metabólicas secundarias, lo que aumenta la tolerancia de la planta al estrés biótico y abiótico.

Aparte de los productos químicos producidos exógenamente para reconocer socios y establecer una simbiosis funcional, esta asociación micorrízica arbuscular también da como resultado la reprogramación de las vías metabólicas primarias y secundarias de las plantas (Fig. I.2.9; Pozo *et al.* 2009; Jung *et al.* 2012; Song *et al.* 2013). El cambio en las vías metabólicas de las plantas podría estar potencialmente mediado por los HMAs, las plantas, el medio ambiente y

sus interacciones. El cambio en el metaboloma de la planta debido a la asociación simbiótica con HMAs puede variar con diferentes especies de plantas o con diferentes especies de HMAs (Kaur & Suseela 2020).

Metabolitos primarios

En la asociación planta-HMA, las plantas transfieren casi el 4-20% del carbono fijado fotosintéticamente al HMA (Gianinazzi *et al.* 2010) en forma de azúcares (Bago *et al.* 2000) y lípidos (Keymer *et al.* 2017). El drenaje de carbono de la planta por HMA conduce a una mayor actividad fotosintética (Kaschuk *et al.* 2009) y crea un sumidero de carbono en las raíces (Bago *et al.* 2000). Por lo tanto, el metabolismo del carbono a menudo es elevado en las plantas inoculadas con HMAs en comparación con las plantas de control no inoculadas. Además, estas variaciones suelen ser específicas de las cepas de HMAs y las especies de plantas (Korenblum & Aharoni 2019). Los cambios mediados por HMA en los metabolitos de la raíz también pueden afectar los metabolitos de los órganos aéreos, ya sea por señalización o transporte (Schweiger & Müller 2015; Wang *et al.* 2018). Estudios previos han revelado que las plantas asociadas con HMAs difieren considerablemente de las plantas no inoculadas en los metabolitos primarios como azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos (Feng *et al.* 2002; Whiteside *et al.* 2012; Luginbuehl *et al.* 2017; Rivero *et al.* 2015).

Azúcares

El azúcar forma un regulador importante en la asociación simbiótica planta-HMA (Keymer *et al.* 2017; Shachar-Hill *et al.* 1995), ya que se encuentra entre las principales fuentes de suministro de carbono de las plantas al HMA. Las estructuras de HMAs en las raíces asimilan fácilmente las hexosas como la glucosa y la fructosa (Pfeffer *et al.* 1999). Se observó una mayor concentración de las hexosas en las raíces al comienzo de la colonización de HMAs (26-29 días después de la germinación). Sin embargo, en la cosecha (40 días después de la germinación), las raíces sin micorrizas exhibieron azúcares más altos en comparación con las raíces micorrizadas (Schubert *et al.* 2004). Las plantas de maíz tenían una mayor concentración de azúcares en las hojas cuando se asociaban con HMAs (Sheng *et al.* 2010). Como las interacciones planta-HMA son altamente funcionales bajo una baja disponibilidad de nutrientes (Parniske 2008), se observa un mayor contenido de azúcar en las plantas micorrizadas bajo deficiencia de P (Tab. I.2.7). Por ejemplo, las plántulas de cebil (*Anadenanthera colubrina*) en asociación con una mezcla de especies de HMAs mostraron una mayor acumulación de carbohidratos solubles y proteínas en condiciones de deficiencia de fósforo. Sin embargo, esta respuesta no se observó en las plántulas alimentadas con P alto, donde hubo menos colonización por HMAs, lo que indica el potencial de HMAs para reprogramar el metabolismo del azúcar (Pedone-Bonfim *et al.* 2012). Las hexosas asimiladas por HMA pueden transformarse aún más en trehalosa y glucógeno en el micelio intrarradical de HMA (Bago *et al.* 2000). La trehalosa se considera un azúcar específico de hongos debido a su presencia solo en las plantas micorrizadas (Schliemann *et al.* 2008). La concentración de trehalosa aumentó con la colonización de micorrizas (Schubert *et al.* 1992), y su acumulación en las plantas micorrizadas puede proteger a las plantas contra el estrés abiótico (Ocón *et al.* 2007).

Lípidos

Los azúcares se pueden utilizar para la biosíntesis de lípidos (Keymer & Gutjahr 2018) y, curiosamente, la biosíntesis *de novo* de los lípidos fúngicos solo se detectó dentro de las raíces colonizadas (Pfeffer *et al.* 1999; Trépanier *et al.* 2005). Durante mucho tiempo se planteó la hipótesis de que las hexosas de carbohidratos son la fuente de carbono exclusiva transferida de las plantas a los HMAs y actúan como precursores de la biosíntesis de los lípidos fúngicos (Keymer & Gutjahr 2018). Debido a la falta de mutantes vegetales apropiados, no se pudo proporcionar evidencia experimental de la transferencia de lípidos de las plantas a los hongos en los estudios anteriores (Pfeffer *et al.* 1999; Trépanier *et al.* 2005). Este paradigma anterior fue socavado por el análisis de genomas y transcriptomas secuenciados recientemente de los aislados fúngicos de *Rhizophagus irregularis*, *Gigaspora margarita* y *Gigaspora rosea*, de los cuales los genes, que codifican las subunidades de la sintasa de ácido graso (FASI, por sus siglas en inglés) citosólico multidominio, típicamente requeridas para la síntesis de ácidos grasos *de novo* en hongos, están ausentes (Wewer *et al.* 2014; Ropars *et al.* 2016; Salvioli *et al.* 2016; Tang *et al.* 2016; Rich *et al.* 2017). Aun así, los genomas de HMAs poseen información para una maquinaria enzimática capaz de alargar y desaturar aún más los ácidos grasos ya sintetizados (Trépanier *et al.* 2005; Wewer *et al.* 2014; Tisserant *et al.* 2012). Además, contienen la vía completa para la síntesis de ácidos grasos mitocondriales (tipo II), que se encuentra en otros organismos que no participan en la síntesis de ácidos grasos *de novo* (Wada *et al.* 1997; Tehlivets *et al.* 2007). En conjunto, estos datos indican que los HMAs son probablemente auxótrofos para algunos ácidos grasos (Keymer & Gutjahr 2018).

Convenientemente, en el lado de la planta, se induce un número significativo de enzimas y genes de biosíntesis de lípidos en las células que contienen arbusculos (Gaude *et al.* 2012a, 2012b). Varios de estos genes solo están

presentes en los genomas de plantas capaces de formar la simbiosis MA (Bravo *et al.* 2016), lo que sugiere que las plantas han desarrollado una vía de biosíntesis de lípidos específica para la MA, que puede servir para producir lípidos para la nutrición fúngica. La genética directa e inversa en *Medicago truncatula* y *Lotus japonicus* identificó mutantes con mutaciones causales en los genes de biosíntesis de lípidos específicos de la micorriza arbuscular *DISORGANIZED ARBUSCULES (DIS)*, *FatM* y *REDUCED ARBUSCULAR MYCORRHIZA 2 (RAM2)* (Bravo *et al.* 2016; Wang *et al.* 2012; Keymer *et al.* 2017; Jiang *et al.* 2017; Bravo *et al.* 2017; Brands *et al.* 2018). La mutación de los tres genes de la planta da como resultado una ramificación de arbusculos deteriorada (Keymer & Gutjahr 2018), una colonización de la longitud de la raíz significativamente más baja y, para *Rhizophagus irregularis*, una reducción severa en el número de vesículas que contienen lípidos (Bravo *et al.* 2016; Wang *et al.* 2012; Keymer *et al.* 2017; Jiang *et al.* 2017; Bravo *et al.* 2017; Brands *et al.* 2018). Además, las raíces colonizadas revelan una escasez drástica de lípidos que contienen el ácido graso 16:0 (ácido palmítico) y el ácido graso 16:1v5 (ácido palmitvaccénico) específicos para la MA (Keymer *et al.* 2017; Bravo *et al.* 2017; Brands *et al.* 2018; Graham *et al.* 1995; Bentivenga & Morton 1996; Madan *et al.* 2002), lo que en conjunto sugiere que en las plantas-mutantes el HMA puede carecer de estos lípidos.

DIS codifica una b-ceto-acil ACP sintasa I (KASI, por sus siglas en inglés) responsable de la elongación de la cadena de ácidos grasos de C4 a C16 (Keymer *et al.* 2017; Wu & Xue 2010). *FatM* es una proteína similar a la acil-ACP tioesterasa que termina la síntesis de ácidos grasos y *RAM2* codifica una glicerol-3-fosfato aciltransferasa 6, que sintetiza b-monoacilglicerol (sn2-MAG) a través de la esterificación de ácidos grasos con la posición sn2 del glicerol. Curiosamente, *in vitro*, tanto *FatM* como *RAM2* muestran una preferencia por metabolizar ácidos grasos 16:0, que son los productos de *DIS* (Brands *et al.* 2018; Luginbuehl *et al.* 2017; Keymer & Gutjahr 2018). Por lo tanto, es probable que las tres enzimas actúen en la misma vía biosintética (Keymer & Gutjahr 2018). Esto está respaldado además por la acumulación reducida de 16:0 b-MAG, el producto de *RAM2*, en las raíces colonizadas de los tres mutantes y una acumulación de fosfolípidos que contienen ácidos grasos 16:0 inusuales en las raíces *ram2* colonizadas (Keymer *et al.* 2017; Bravo *et al.* 2017), lo que sugiere que los productos de *DIS* y *FatM* se desvían a otras vías en ausencia de la producción de b-MAG 16:0.

Un lípido candidato probable para ser exportado desde la célula vegetal al arbusculo es b-MAG 16:0. Este parece ser el producto más abundante de *RAM2*, que es la enzima que actúa más aguas abajo de la biosíntesis de lípidos específicos de AM conocida hasta la fecha y los perfiles de lípidos de los mutantes *dis*, *fatM* y *ram2* muestran una escasez masiva de 16:0 b-MAG (Keymer *et al.* 2017; Bravo *et al.* 2017; Brands *et al.* 2018). En las plantas, los b-MAG aparentemente no se utilizan para la síntesis de lípidos de almacenamiento, pero se ha informado que se exportan a las superficies de los órganos para formar polímeros (Li *et al.* 2007). Por lo tanto, representan un vehículo conveniente para retirar los AG del propio metabolismo de las plantas. Curiosamente, también se encontraron cantidades significativas de b-MAG en el micelio extrarradical de HMA *Rhizophagus irregularis* (Brands *et al.* 2018), lo que sugiere que también HMA puede usar b-MAG para transportar el ácido graso dentro de sus hifas. Un candidato razonable para bombear lípidos de la célula vegetal al espacio periarbuscular es el complejo transportador ABCG residente en la membrana periarbuscular expresado específicamente en MA, que consta de dos medio transportadores STR y STR2 (Zhang *et al.* 2010; Gutjahr *et al.* 2012). Actualmente se desconoce el mecanismo de absorción de los lípidos por el hongo en la MA (Keymer & Gutjahr 2018).

Ácidos orgánicos

Además de los azúcares, los HMAs también afectan el ciclo de ácido tricarbóxico (ATC) (Rivero *et al.* 2015). El ciclo de ATC y sus intermediarios que involucran ácido cítrico, ácido málico, ácido fumárico y ácido succínico son importantes para la respiración celular y la síntesis de adenosín trifosfato (ATP) (Fernie *et al.* 2004). Esta síntesis de energía ayuda a la planta en su desarrollo además de tolerar condiciones adversas de estrés (Li *et al.* 2017). Por ejemplo, durante las últimas etapas del desarrollo de las micorrizas, se observó una mayor acumulación de ácidos orgánicos en las hojas de los guisantes (Shtark *et al.* 2019). Sin embargo, se registró una disminución de los ácidos orgánicos del ciclo de ATC en las dicotiledóneas junto con los cambios en otros metabolitos en los órganos de las plantas que se encuentran sobre el suelo, ya que los HMAs afectan el catabolismo central de las plantas debido a la utilización del carbono. En contraste, se observó un aumento en los ácidos orgánicos en las monocotiledóneas (*Poa annua*) (Tab. 1.2.7; Schweiger *et al.* 2014). Algunos de los sustratos del ciclo de ATC, como el ácido aconítico y el ácido fumárico, disminuyeron en las raíces micorrícicas de *Medicago truncatula*, lo que implica una estimulación inducida por micorrizas del metabolismo mitocondrial y plastidial (Schliemann *et al.* 2008). Además, las plantas liberan ácidos orgánicos en el suelo para solubilizar la forma insoluble de P (Zhang *et al.* 1997; Jones *et al.* 2004). Por ejemplo, se observó una mayor concentración de ácido cítrico en la solución de suelo de *Allium cepa* colonizada con *Gigaspora margarita* en comparación con las plantas de control (Tawarayama *et al.* 2006). Las especies de HMAs también pueden variar su capacidad para liberar los ácidos orgánicos en el suelo (Klugh & Cumming 2007). Las hifas extrarradicales fúngicas

liberan ácidos orgánicos en el suelo, lo que ayuda a romper las formas complejas de los minerales y, por lo tanto, podría aumentar su absorción en las plantas (Giasson *et al.* 2008).

Aminoácidos

Los aminoácidos, los componentes básicos de las proteínas y las enzimas, también actúan como moléculas de señalización y regulan el estrés ambiental en las plantas (Hildebrandt *et al.* 2015). Los HMAs pueden tomar directamente los aminoácidos del suelo (Whiteside *et al.* 2012) y también pueden ser sintetizados por las esporas de HMAs usando N del suelo (Gachomo *et al.* 2009). La absorción de aminoácidos del suelo fue mayor en las plantas con MAs en comparación con las plantas sin micorrizas (Whiteside *et al.* 2012). Estudios previos informaron aumento, disminución o ausencia de variación del contenido de aminoácidos en las plantas debido a la colonización por HMAs (Tab. I.2.7; Fester *et al.* 2011; Souza *et al.* 2014). La colonización por HMAs disminuyó el contenido de fenilalanina, el precursor de los fenilpropanoides. Aminoácidos como triptófano, tirosina, fenilalanina, alanina y leucina disminuyeron, mientras que la abundancia de metabolitos secundarios derivados de aminoácidos aumentó en las raíces micorrícicas de tomate (Rivero *et al.* 2015). Al mismo tiempo, los aminoácidos como el ácido aspártico, la asparagina, el glutámico y el piroglutámico que están menos relacionados con la producción de compuestos secundarios aumentaron en las raíces MAs (Schliemann *et al.* 2008). Los aminoácidos como el ácido glutámico, la histidina y la cisteína se acumularon en las plantas de tomate asociadas con HMA (Rivero *et al.* 2018) [86]. Además, no hubo variación en el contenido de aminoácidos de las raíces micorrícicas y no micorrícicas de las plantas de tabaco (Maier *et al.* 2000).

Al igual que en las raíces, los aminoácidos fueron más altos en las hojas de diferentes especies de plantas inoculadas con HMA (Shtark *et al.* 2019; Shao *et al.* 2019) en comparación con las plantas no inoculadas. Sin embargo, se observó una reducción en los aminoácidos en hojas de sauce (Aliferis *et al.* 2015) y *Lotus japonicus* asociados con HMAs (Fester *et al.* 2011). Además de las raíces y las hojas, el contenido de aminoácidos en las frutas también aumentó con la micorrización. Por ejemplo, en las plantas de tomate, la inoculación con *Funneliformis mosseae* aumentó varios aminoácidos en las frutas, de los cuales las concentraciones de glutamina y asparagina fueron las más sensibles (Salvioli *et al.* 2012). Los aminoácidos aromáticos son importantes en las uvas, ya que son esenciales para el aroma de los vinos y estos aminoácidos aumentaron en las uvas cuando fueron colonizadas por especies de HMAs en comparación con las plantas no inoculadas (Torres *et al.* 2019) [91]. Los aminoácidos mostraron una acumulación variable en diferentes estudios, lo que podría estar en función de la especie vegetal o el genotipo del hongo, así como de las condiciones ambientales (Fig. I.2.9).

Efecto de HMA en metabolitos primarios bajo estrés biótico/abiótico

Las plantas sometidas a estrés abiótico aumentaron el contenido de azúcares particularmente en asociación con HMAs (Kaur & Suseela 2020). En condiciones de estrés hídrico, tanto los azúcares como los lípidos aumentaron en las plantas con HMAs, lo que fue consistente con el aumento de biomasa en las plantas (Bernardo *et al.* 2019). De manera similar, en condiciones de sequía, el maíz inoculado con HMA tuvo una reducción menor en el contenido de azúcar en comparación con las plantas no inoculadas (Subramanian *et al.* 1997). Aunque se observó una mayor abundancia de azúcares reductores en las hojas de las plantas de maíz con micorrizas sin estrés por salinidad, se observaron azúcares reductores comparativamente más altos en las plantas con micorrizas en comparación con las plantas sin micorrizas a diferentes niveles de salinidad (Sheng *et al.* 2010). El aumento de azúcares solubles por micorrizas hizo que las plantas de maíz resistieran el estrés salino (Zhang *et al.* 2002). Varios estudios han encontrado una acumulación similar de azúcares en plantas colonizadas por HMA bajo diferentes condiciones de estrés abiótico como sequía, salinidad, estrés por frío, metales pesados y deficiencias de nutrientes (Giasson *et al.* 2008; Wang *et al.* 2019; Tisarum *et al.* 2019; Zhang *et al.* 2019; Golubkina *et al.* 2019; Ramadan 2019; Chu *et al.* 2016; Hashem *et al.* 2016; Sanmartín *et al.* 2014; Goicoechea *et al.* 2014; Ding *et al.* 2016). La acumulación de azúcares podría variar con las especies de HMA. Por ejemplo, las plántulas de naranja trifoliada en condiciones de sequía acumularon concentraciones más altas de sacarosa, glucosa y fructosa en las hojas de las plantas inoculadas con *Paraglomus occultum* en comparación con *Funneliformis mosseae* (Wu *et al.* 2017). Además, bajo condiciones de estrés, podría haber una acumulación diferencial de azúcares en raíces y hojas (Tab. I.2.7). Por ejemplo, bajo estrés por temperatura, los azúcares solubles se acumularon en las raíces de las plantas con HMAs, pero el contenido de azúcar soluble en las hojas no varió entre las plantas micorrizadas y las no inoculadas (Zhu *et al.* 2010).

Se observó un aumento de ácidos orgánicos en *Puccinellia tenuiflora* inoculada con HMA, como parte del mecanismo de tolerancia frente al estrés alcalino (Yang *et al.* 2020). De manera similar, las monocotiledóneas como *Poa annua* (Schweiger *et al.* 2014) y el maíz asociados con HMAs tenían un mayor contenido de ácidos orgánicos bajo estrés salino (Sheng *et al.* 2010). Se observó una mayor concentración de ácido málico en los exudados de raíces de *Citrullus*

lanatus (sandía) colonizados con *Glomus mosseae*. Sin embargo, otros ácidos orgánicos aumentaron con la infección de *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* (ren et al. 2015).

En las condiciones de sequía, las plantas de naranjo trifoliado inoculadas con HMA tuvieron una menor acumulación de prolina que las plantas sin HMA, lo que indica que las plantas micorrizadas experimentaron menos estrés durante la sequía (Wu et al. 2017). En soja, bajo estrés por sequía, las raíces de las plantas con HMA acumularon un 14% más de prolina, mientras que los tallos acumularon un 39% menos de prolina en comparación con las plantas no inoculadas (Porcel & Ruiz-Lozano 2004). Curiosamente, otro estudio con maíz mostró una reducción de los aminoácidos en las hojas de plantas micorrizadas bajo diferentes niveles de salinidad (Sheng et al. 2010). Además, en condiciones de estrés alcalino, los aminoácidos que eliminan las especies reactivas de oxígeno (EROs), como la glutamina, también aumentaron en las plántulas de *Puccinellia tenuiflora* inoculadas con HMA (Yang et al. 2020). Más importante aún, en las plantas de cacao, la inoculación con HMA redujo la susceptibilidad a *Phytophthora megakarya* junto con un mayor contenido soluble de aminoácidos en las hojas (Tchameni et al. 2012).

Tab. I.2.7. Resumen de metabolitos primarios modulados por HMAs en diferentes estudios (Kaur & Suseela 2020).

Metabolitos primarios	Partes de plantas	Especies de HMAs	Especies de plantas	Condición ambiental	Aumenta / disminuye	Referencia
Azúcares						
Fructosa	Raíces	<i>Glomus versiforme</i>	<i>Poncirus trifoliata</i>	Bien regado	Aumenta	Wu et al. 2007
Glucosa	Raíces	<i>Glomus versiforme</i>	<i>Poncirus trifoliata</i>	Sequía	Aumenta	Wu et al. 2007
Kestosa	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Aumenta	Fester et al. 2011
Azúcares solubles	Raíz + tallo	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Zhang et al. 2002
Azúcares solubles	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Sheng et al. 2010
Sacarosa	Raíces+hojas	<i>Glomus versiforme</i>	<i>Poncirus trifoliata</i>	Sequía	Aumenta	Wu et al. 2007
Azúcares totales	Raíz	<i>Glomus intrarradices</i>	Maíz	Sequía	Aumenta	Subramanian et al. 1997
Azúcares totales	Hojas	<i>Glomus intrarradices</i>	Maíz	Sequía	Aumenta en la variedad sensible a sequía y disminuye en la var. resistente a la sequía	Subramanian et al. 1997
Trehalosa	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann et al. 2008
Alcoholes de azúcar						
Mio-inositol	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Aumenta	Fester et al. 2011
Pinitol	Raíces	<i>Funnelliformis mossae</i>	<i>Triticum durum</i>	Estrés hídrico	Disminuye	Bernardo et al. 2019
Xilitol	Raíces	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de, P alto	Aumenta	Saia et al. 2015
Xilitol	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Aumenta	Fester et al. 2011
Ácidos orgánicos						
Ácido 2-metil-málico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Ácido acético	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Sheng et al. 2010
Ácido cítrico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Ácido cítrico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Disminuye en dicotiledóneas y aumenta en monocotiledóneas	Schweiger et al. 2014
Ácido fórmico	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Disminución a la concentración de sal más alta	Sheng et al. 2010
Ácido fumárico	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Sheng et al. 2010
Ácido fumárico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Disminuye en dicotiledóneas y aumenta de monocotiledóneas	Schweiger et al. 2014
Ácido isocítrico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Parcialmente disminuye en dicotiledóneas y aumenta en monocotiledóneas	Schweiger et al. 2014
Ácido málico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Ácido málico	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Sheng et al. 2010
Ácido málico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Disminuye en dicotiledóneas y aumenta de monocotiledóneas	Schweiger et al. 2014
Ácido oxálico	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Aumenta	Sheng et al. 2010
Ácido succínico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Ácido succínico	Hojas	<i>Glomus mossae</i>	Maíz	Estrés salino	Disminución a la concentración de sal más alta	Sheng et al. 2010
Ácido succínico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Disminuye en dicotiledóneas y aumenta de monocotiledóneas	Schweiger et al. 2014
Aminoácidos						
Ácido 4-amino-butanoico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Alanina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger et al. 2014
Alanina	Raíz	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de, P alto	Disminuye	Saia et al. 2015
Asparagina	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011
Asparagina	Raíces	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de, P alto	Disminuye en la mezcla de HMAs	Saia et al. 2015
Asparagina	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann et al. 2008
Ácido aspártico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester et al. 2011

Tab. I.2.7. Cont.

Metabolitos primarios	Partes de plantas	Especies de HMAs	Especies de plantas	Condición ambiental	Aumenta / disminuye	Referencia
Ácido aspártico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Ácido aspártico	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i> y <i>Rhizophagus irregularis</i> (diferentes tratamientos)	<i>Solanum lycopersicum</i>	P mínimo	Disminuye	Rivero <i>et al.</i> 2015
Ácido aspártico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Ácido glutámico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester <i>et al.</i> 2011
Ácido glutámico	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Ácido glutámico	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i> y <i>Rhizophagus irregularis</i> (diferentes tratamientos)	<i>Solanum lycopersicum</i>	P mínimo	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2015
Ácido glutámico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Glutamina	Raíces	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de, P alto	Disminuye en la mezcla de HMAs	Saia <i>et al.</i> 2015
Glicina	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester <i>et al.</i> 2011
Homoserina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Isoleucina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Leucina/isoleucina	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i> y <i>Rhizophagus irregularis</i> (diferentes tratamientos)	<i>Solanum lycopersicum</i>	P mínimo	Disminuye	Rivero <i>et al.</i> 2015
Ornitina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Fenilalanina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Fenilalanina	Raíces	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de, P alto	Disminuye en la mezcla de HMAs	Saia <i>et al.</i> 2015
Fenilalanina	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i> y <i>Rhizophagus irregularis</i> (diferentes tratamientos)	<i>Solanum lycopersicum</i>	P mínimo	Disminuye	Rivero <i>et al.</i> 2015
Serina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Treonina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	**Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta (principalmente en dicotiledóneas)	Schweiger <i>et al.</i> 2014
Triptófano, tirosina	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i> y <i>Rhizophagus irregularis</i> (diferentes tratamientos)	<i>Solanum lycopersicum</i>	P mínimo	Disminuye	Rivero <i>et al.</i> 2015
Ácidos grasos						
Ácidos grasos y sus ésteres	Raíces	* Mezcla de HMAs inóculo natural de HMA	<i>Triticum durum</i>	Estrés de N, P alto	Disminuye en la mezcla de HMAs	Saia <i>et al.</i> 2015
Ácido octadecanoico	Hojas, flores	<i>Glomus mossae</i>	<i>Lotus japonicus</i>	-	Disminuye	Fester <i>et al.</i> 2011
Ácido oleico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Ácido palmítico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Ácido palmitovaccénico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Ácido vaccénico	Raíces	<i>Glomus intrarradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Proteínas	Hojas	<i>Gigaspora albida</i> + <i>Acaulospora longula</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	P mínimo	Aumenta	Pedone-Bonfim <i>et al.</i> 2012
Carbohidratos						
3-propilfosfoenol-piruvato	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i>	<i>Triticum durum</i>	Estrés hídrico	Aumenta	Bernardo <i>et al.</i> 2019
Carbohidratos	Hojas	<i>Gigaspora albida</i> + <i>Acaulospora longula</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	P mínimo	Aumenta	Pedone-Bonfim <i>et al.</i> 2012
Glucosa-1,6-bifosfato	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i>	<i>Triticum durum</i>	Estrés hídrico	Aumenta	Bernardo <i>et al.</i> 2019
Manosilfructosa-fosfato	Raíces	<i>Funneliformis mossae</i>	<i>Triticum durum</i>	Estrés hídrico	Aumenta	Bernardo <i>et al.</i> 2019

*Mezcla de HMAs = *Scutellospora calospora*, *Acaulospora laevis*, *Glomus aggregatum*, *Rhizophagus irregularis*, *Funneliformis mossae*, *Glomus fasciculatum*, *Glomus deserticola* y *Gigaspora margarita*. **Monocotiledóneas y dicotiledóneas = *Plantago lanceolata*, *Plantago major*, *Veronica chamaedrys*, *Medicago truncatula* (dicotiledóneas) y *Poa annua* (monocotiledóneas).

Metabolitos secundarios

Los metabolitos secundarios juegan un papel fundamental en la defensa de las plantas contra el estrés biótico y abiótico (Mazid *et al.* 2011). Al igual que con los metabolitos primarios, los HMAs también influye en diferentes metabolitos secundarios. En la simbiosis planta-HMA, los metabolitos secundarios median en las interacciones entre los dos socios desde la fase de reconocimiento hasta la colonización y además el establecimiento de HMA dentro de los tejidos de la raíz. Los metabolitos secundarios son liberados tanto por las plantas como por los HMAs en la etapa de asociación presimbótica, que actúan como moléculas de señalización en la interacción simbiótica planta-HMA (Zhi-lin *et al.* 2007). Luego, la planta hospedadora y los HMAs se involucran en un diálogo molecular coordinado que suprimiría la respuesta de defensa de la planta hospedadora (Zamioudis & Pieterse 2012) y luego prepararía a la hospedadora para una mejor tolerancia contra el estrés biótico y abiótico (Conrath *et al.* 2006). La protección de las plantas inducida por HMAs contra el estrés biótico y abiótico está mediada por la producción de variados metabolitos secundarios (Tab.

I.2.8). La capacidad de modular y suprimir el sistema de defensa de la planta puede variar con los genotipos de plantas y HMAs y su interacción con el medio ambiente. La inoculación con HMA puede mejorar la salud de las plantas al mejorar todo el sistema de defensa de la planta conocido como resistencia sistémica adquirida (RSA). Además, el HMA puede preparar a la planta para que reaccione más rápido al ataque de patógenos a través de la resistencia sistémica inducida (RSI) (Chen *et al.* 2018). Los HMAs también brindan la protección contra muchas plagas de insectos en las que se descubrió que la protección de plantas inducida por HMA es más efectiva contra los que se alimentan del floema o los insectos masticadores especializados en comparación con los herbívoros generalistas (Pineda *et al.* 2010). Además de su función en el sistema de defensa de las plantas, algunos de los metabolitos secundarios potenciados por HMA en productos agrícolas (Baslam *et al.* 2011) y plantas medicinales (Hosseinzadeh *et al.* 2019) aumentan la calidad de los productos. Los HMAs activan varias vías de metabolitos secundarios, como las vías de los carotenoides, los fenilpropanoides y los antioxidantes (Hill *et al.* 2018; Chen *et al.* 2013). Los compuestos producidos en estas vías son indicadores de diferentes funciones en la simbiosis planta-HMA, como la señalización, la absorción de nutrientes y la resistencia contra el estrés biótico y abiótico (Fig. I.2.9).

Vía de los carotenoides

Los carotenoides pertenecen a la subfamilia de los terpenoides con 40 átomos de carbono y 8 moléculas de isopreno en sus estructuras (Li *et al.* 2020). La vía de los carotenoides juega un papel importante en muchos procesos de las plantas, como la fotosíntesis, la fotoprotección, la síntesis y liberación de hormonas y la señalización (Shumskaya & Wurtzel 2013). Algunos de los compuestos derivados de la ruta de los carotenoides son reguladores clave de la simbiosis MA. Las **estrigolactonas**, las importantes moléculas de señalización que inician la simbiosis HMA, son hormonas vegetales que se sintetizan en la vía de los carotenoides (Al-Babili *et al.* 2015). En condiciones de baja disponibilidad de fósforo inorgánico las plantas liberan estrigolactonas en el suelo (Mayzlish-Gati *et al.* 2012), que los HMAs perciben como moléculas de señalización. Las estrigolactonas desencadenan múltiples respuestas en HMA, como la germinación de esporas, elongación de hifas y la formación de hifopodios (Akiyama *et al.* 2005; García-Garrido *et al.* 2009). Después de la colonización, el HMA, a su vez, afecta la ruta de los carotenoides al inducir la producción de otros apocarotenoides, como los derivados de la **micorradicina** y la **ciclohexenona**, que son importantes para establecer y mantener la simbiosis de la HMA (Schliemann *et al.* 2008; Fiorilli *et al.* 2019). Por ejemplo, se observó una acumulación de derivados de ciclohexenona en cebada con un aumento en el establecimiento de micorrizas (Peipp *et al.* 1997). Entre los derivados de la ciclohexenona, los más abundantes son los **triglicósidos** mono-, di- y ramificados de los blumenoles (Schliemann *et al.* 2006). Se descubrió que los **blumenoles** que se producen en las raíces se transportan más a los órganos de las plantas que se encuentran sobre el suelo y se consideran biomarcadores de los brotes para la colonización de HMA (Wang *et al.* 2018). Por lo tanto, el contenido de blumenoles podría variar con los órganos de la planta donde su contenido en las raíces puede no reflejar el de los brotes como se observa en la hierba cana (Hill *et al.* 2018). La acumulación de estos derivados de ciclohexenona se observó en diferentes especies de plantas con diferentes especies de HMA, pero su cantidad varió entre las especies de HMAs (Vierheilig *et al.* 2000).

Además, se observa que los apocarotenoides son muy abundantes en las raíces micorrizadas de la mayoría de las especies de plantas (Kaur & Suseela 2020). Estos apocarotenoides pueden participar en la síntesis de moléculas de señalización, la autorregulación de la colonización fúngica y la protección de las plantas contra patógenos y EROs (Strack & Fester 2006). La biosíntesis de carotenoides se activa en casi todas las plantas micorrizadas y, por lo tanto, se puede asumir como una característica general de las plantas micorrizadas (Fester *et al.* 2005). Además, la **blumenina**, un glucósido de ciclohexenona sesquiterpenoide, se acumuló en las raíces de plantas gramíneas con micorrizas, pero no se observó cuando las mismas plantas estuvieron expuestas a estrés abiótico, patógenos o endófitos. Por lo tanto, el metabolismo de los terpenoides puede ser específico de la asociación de HMA con la planta (Maier *et al.* 1997). Además, la liberación de **sesquiterpenos volátiles** tras el ataque de herbívoros se redujo en las plantas de *Plantago lanceolata* inoculadas con HMAs en comparación con las plantas no inoculadas, lo que refleja una regulación ascendente indirecta del sistema de defensa en la planta (Fontana *et al.* 2009). Estos hallazgos sugieren que la ruta de los carotenoides tiene una aplicabilidad diferente en la simbiosis HMA, como compuestos de señalización durante la etapa presimbótica; como marcadores de colonización por HMA tanto en raíces como en brotes después de la colonización; y como compuestos importantes que median en el priming indirecto del sistema de defensa (Kaur & Suseela 2020).

Vía fenilpropanoide

Los fenilpropanoides forman el mayor grupo de compuestos entre los metabolitos secundarios (Kaur & Suseela 2020). Se biosintetizan a partir del aminoácido aromático fenilalanina. Se dividen además en cinco grupos principales que incluyen flavonoides, monolignoles, ácidos fenólicos, estilbenos y cumarinas (Deng & Lu 2017). Desempeñan un

papel importante en la señalización, que es importante tanto para el desarrollo como para la defensa de las plantas (A Dixon 2002). La ruta de los fenilpropanoides sufre una reprogramación significativa debido a la asociación de HMA (Tab. 1.2.8). Los HMAs inducen un cambio tanto en la abundancia como en la composición de los diferentes metabolitos secundarios de las plantas para asegurar su colonización y establecimiento en las plantas (Kaur & Suseela 2020).

Los **flavonoides** son un grupo importante de compuestos en la ruta de los fenilpropanoides (Kaur & Suseela 2020). Los flavonoides aportan color, aroma y sabor a las plantas; inhibir la producción de EROs debido a estrés biótico o abiótico; y regular las asociaciones planta-simbiótica (Mierziak *et al.* 2014). En las interacciones planta-HMA, los flavonoides juegan un papel esencial en iniciar y restringir la colonización de HMA. La biosíntesis de flavonoides se reguló positivamente en las hojas de plantas micorrizadas (Schweiger & Müller 2015). Diferentes flavonoides pueden tener diferentes efectos sobre la colonización de diferentes especies de HMA (Scervino *et al.* 2005). Los flavonoides, la **formononetina** y la **ononina**, tienen un papel esencial en la autorregulación de la asociación simbiótica al limitar la colonización de HMA en la planta después de que alcanza un umbral (Catford *et al.* 2006). De manera similar, en las últimas etapas de la colonización fúngica, se observó la regulación positiva de algunos isoflavonoides como la **daidzeína**, la **ononina** y la **malonilonina** en las raíces micorrizas de *Medicago truncatula* (Schliemann *et al.* 2008). Un estudio comparativo realizado entre raíces colonizadas con éxito de *Medicago truncatula*, *Medicago sativa* y raíces *myc*⁻ (raíces colonizadas de forma incompleta) de *Medicago sativa* sugirió que el flavonoide **4',7-dihidroxi-flavona** aumentó en las raíces micorrizadas. Sin embargo, no aumentó en las raíces *myc*⁻, lo que sugiere su importante papel en el crecimiento de la estructura interna de HMA (Harrison 1993). De manera similar, los niveles de **medicarpina** se elevaron durante la colonización inicial y posteriormente se redujeron a niveles insignificantes en la etapa de desarrollo completo del HMA. Curiosamente, la disminución de medicarpina no se observó en raíces *myc*⁻, lo que indica que la disminución de medicarpina es fundamental para el establecimiento y la regulación de la colonización de HMA en *Medicago* (Harrison 1993). Más importante aún, el aumento de los niveles de algunos flavonoides en las raíces micorrizadas, como el **glucósido de malonil formononetina** (GMF), el **glucósido de malonil medicarpin** (GMM), la **diadzeína** y el **cumestrol**, enfatizan la capacidad mejorada de las plantas micorrizas para resistir el estrés (Harrison 1993). Junto con lo anterior, los flavonoides como la **quercetina**, que se sabe que tiene un papel importante como fitoquímico en las uvas, se estimulan en las plantas micorrizadas, y este aumento dependía en gran medida de las variedades de uva (Eftekhari *et al.* 2012). Aunque el aumento de P en el suelo afectó la acumulación de metabolitos primarios, las condiciones elevadas de P no afectaron la acumulación de flavonoides, taninos y fenoles (Pedone-Bonfim *et al.* 2012). De manera similar, en las hojas de *Medicago truncatula*, la abundancia de **flavonoides** y **antocianinas** aumentó en las plantas HMA incluso en ausencia de beneficios de absorción de P para la planta (Adolfsson *et al.* 2017). Estos resultados sugieren que los metabolitos secundarios en la ruta de los fenilpropanoides a menudo son reprogramados por la colonización de micorrizas, independientemente de los beneficios proporcionados por HMA, incluida la mayor absorción de nutrientes (Kaur & Suseela 2020).

Aparte de los flavonoides, otros ácidos fenólicos también actúan como compuestos de señalización en las interacciones planta-microorganismos (Mandal *et al.* 2010) y como compuestos antioxidantes que protegen a las plantas contra muchas condiciones de estrés. Una mayor abundancia de **ácidos fenólicos** también refleja una mejor calidad de los productos vegetales (Ghasemzadeh 2011). Se observó una mayor abundancia de compuestos fenólicos en las hojas y raíces del cacahuete inoculado con HMA (Devi *et al.* 2002). Además, los diferentes ácidos fenólicos varían en abundancia en la misma planta. Por ejemplo, los **ácidos cafeico** y **clorogénico** disminuyeron mientras que el **ácido ferúlico** aumentó en abundancia en las raíces micorrizadas del tomate (López-Ráez *et al.* 2010). Además, diferentes especies de HMAs aumentaron la tolerancia de la palmera datilera contra la enfermedad de bayoud al aumentar las actividades enzimáticas de las peroxidasas y polifenoloxidasas, que además están asociadas con el aumento de compuestos fenólicos en la pared celular (Jaiti *et al.* 2007). Por lo tanto, una mayor abundancia de ácidos fenólicos en las plantas micorrizadas representa el cebado del sistema de defensa de la planta, que protege aún más a la planta de los patógenos. Además, otros derivados del ácido fenólico mostraron concentración alterada en plantas micorrizadas. La acumulación de **amidas de hidroxycinamato** se observó en raíces de cebada (Devi *et al.* 2002) y raíces de achicoria junto con una mayor abundancia de **derivados de ácidos cafeicos** en plantas inoculadas con HMAs (Rozpadek *et al.* 2014). De manera similar, otros compuestos en la ruta de los fenilpropanoides, como las **cumarinas** y sus formas hidroxilo, tenían una mayor abundancia en las hojas de sauce cuando eran colonizadas por HMA (Aliferis *et al.* 2015). Estas cumarinas pueden actuar como compuestos antimicrobianos y antioxidantes. Una mayor abundancia de estos compuestos en las raíces también podría afectar la colonización de micorrizas debido a sus propiedades antimicrobianas, lo que explica la menor abundancia de cumarinas como la **escopoletina** y su **glucósido escopolina** en las raíces del cultivar de tabaco (Maier *et al.* 2000).

La mayoría de los compuestos en la ruta de los fenilpropanoides tienen propiedades antioxidantes, lo que protegerá a las plantas contra las EROs. No solo estos antioxidantes son beneficiosos para las plantas en condiciones de estrés, sino que también estos compuestos brindan propiedades medicinales a la planta (Krishnaiah *et al.* 2011). Se ha descubierto que los HMAs aumentan la acumulación de estos compuestos en las plantas (Da Silva & Maia 2018) [154]. Este aumento en la producción de antioxidantes podría deberse en parte a los beneficios indirectos proporcionados por los HMAs, incluida la absorción de nutrientes (principalmente P), y en parte a la interacción directa con la planta, en una serie de condiciones ambientales (Wu *et al.* 2006). En condiciones de menor disponibilidad de agua, las micorrizas aumentaron los compuestos antioxidantes en la lechuga (Baslam & Goicoechea 2011). Curiosamente, las plantas asociadas con HMA aumentaron la síntesis de antioxidantes como los **ácidos rosmarínico y cafeico** en la albahaca dulce en comparación con las plantas a las que se les suministró suficiente P. Por lo tanto, el aumento de antioxidantes en las plantas micorrizadas no se puede atribuir solo a los beneficios del P (Kaur & Suseela 2020). La colonización con HMA también aumentó el valor medicinal de la verdolaga al aumentar los ácidos grasos, los flavonoides y la actividad

Tab. I.2.8. Resumen de metabolitos secundarios modulados por HMAs en diferentes estudios (Kaur & Suseela 2020).

Metabolitos secundarios	Partes de plantas	Especies de HMAs	Especies de plantas	Condición ambiental	Aumenta / disminuye	Referencia
Vía carotenoide						
Blumenoles	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Senecio jacobea</i> (hierba cana)	-	Aumenta	Hill <i>et al.</i> 2018
Blumenoles	Tallo	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Nicotiana attenuada</i>	-	Aumenta	Wang <i>et al.</i> 2018
Carotenoides	Hojas	<i>Glomus intraradices</i> y <i>G. mossae</i>	Lechuga	-	Aumenta	Baslam & Goicoechea 2011
Conjugados de ciclohexenona	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	-	Aumenta	Peipp <i>et al.</i> 1997
Derivados de ciclohexenona con blumenina	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Hordeum vulgare</i> y <i>Triticum aestivum</i>	-	Aumenta	Fester <i>et al.</i> 1999
Derivados de ciclohexenona	Raíces	<i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus mossae</i> y <i>Gigaspora rosea</i>	<i>Hordeum vulgare</i> , <i>Triticum aestivum</i> y <i>Zea mays</i>	-	Aumenta	Vierheilig <i>et al.</i> 2000
	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	Tabaco y tomate	-	Aumenta	Maier <i>et al.</i> 2000
	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Allium porrum</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Triglicósidos mono-, di- y ramificados de blumenol	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2006
Micorradicina	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2006
Derivados sesquiterpenoides de ciclohexanona	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	61 miembros de poaceae	-	Aumenta	Maier <i>et al.</i> 1997
Vía fenilpropanoide						
Fenoles ligados	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Sin cambios	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Cafeoilshikimato	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpurea</i>	-	Aumenta	Aliferis <i>et al.</i> 2015
Alcohol de coniferilo	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funnelformis mossae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	-	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2015
Cumarato	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpurea</i>	-	Aumenta	Aliferis <i>et al.</i> 2015
Acetato de cumarilo	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpurea</i>	-	Aumenta	Aliferis <i>et al.</i> 2015
Alcohol cumarílico	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funnelformis mossae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	-	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2015
Daidzeína (isoflavonoide)	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Sin cambios	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Epicatequina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpurea</i>	-	Aumenta	Aliferis <i>et al.</i> 2015
Ácido ferúlico	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funnelformis mossae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	-	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2015
Flavonoides	Hojas	<i>Funnelformis mossae</i>	<i>Cucumis sativa</i> (pepino)	Estrés por frío	Aumenta	Chen <i>et al.</i> 2013
Flavonoides	Hojas	<i>Gigaspora albida</i> + <i>Acaulospora longula</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Concentración de P aumentada	Aumenta	Pedone-Bonfim <i>et al.</i> 2012
Hidroxicinamatos	Tallos	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Cichorium intybus</i>	Toxicidad de metales	Aumenta sin estrés, no hay diferencia bajo estrés	Rozpadek <i>et al.</i> 2014
Amidas de ácido hidroxicinámico	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	-	Aumenta	Devi & Reddy 2002
Amidas de ácido hidroxicinámico	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Hordeum vulgare</i> y <i>Triticum aestivum</i>	-	Aumenta	Fester <i>et al.</i> 1999
Lignanos: secoisolariciresinol, yatein	Raíz	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funnelformis mossae</i> y <i>Claroideoglonu etunicatum</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Estrés salino	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2018
Lignina	Hojas	<i>Funnelformis mossae</i>	<i>Cucumis sativa</i> (pepino)	Estrés por frío	Aumenta	Chen <i>et al.</i> 2013
Luteolin-7-O-glucósido	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpurea</i>	-	Aumenta	Aliferis <i>et al.</i> 2015
Malonilnonina (isoflavonoide)	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Monolignanos	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funnelformis mossae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	-	Aumenta	Rivero <i>et al.</i> 2015
Ononina (isoflavonoide)	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Aumenta	Schliemann <i>et al.</i> 2008
Ácidos fenólicos	Raíces + tallos	<i>Glomus mossae</i>	Cacahuete	-	Aumenta	Devi & Reddy 2002
Compuestos fenólicos: ácido cinámico, ácido p-cumárico, ácido cafeico, ácido ferúlico	Hojas	<i>Funnelformis mossae</i>	<i>Cucumis sativa</i> (pepino)	Estrés por frío	Aumenta	Chen <i>et al.</i> 2013

Tab. I.2.8. Cont.

Metabolitos secundarios	Partes de plantas	Especies de HMAs	Especies de plantas	Condición ambiental	Aumenta / disminuye	Referencia
Fenoles	Hojas	<i>Gigaspora albida</i> + <i>Acaulospora longula</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Concentración de P aumentada	Aumenta	Pedone-Bonfim et al. 2012
Pinostrobrina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpúrea</i>	-	Aumenta	Aliferis et al. 2015
Quercetina (flavonoide)	Tallos y hojas	Mezcla de <i>Glomus intraradices</i> , <i>G. fasciculatum</i> , y <i>G. mossae</i>	<i>Vitis vinifera</i>	-	Aumenta	Eftekhari et al. 2012
Rutina	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpúrea</i>	-	Aumenta	Aliferis et al. 2015
Escopoletina y su glucósido escopolina	Raíces	<i>Glomus intraradices</i>	Tabaco y tomate	-	Disminuye	Maier et al. 2000
Scopolin	Hojas	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Salix purpúrea</i>	-	Aumenta	Aliferis et al. 2015
Taninos	Hojas	<i>Gigaspora albida</i> + <i>Acaulospora longula</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Concentración de P aumentada	Aumenta	Pedone-Bonfim et al. 2012
Alcaloides						
Alcaloides de bencilisoquinolina	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i> + <i>Funneliformis mossae</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	-	Aumenta	Rivero et al. 2015
Alcaloides de pirrolizidina	Raíces	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Senecio jacobea</i>	-	Aumenta	Hill et al. 2018
Trigonellina (alcaloide de piridina)	Raíces	<i>Gigaspora rosada</i>	<i>Prosopis laevigata</i>	-	Aumenta	Rojas-Andrade et al. 2003
Fitoalexinas						
Rishitin	Raíces	<i>Glomus etunicatum</i>	Plántulas de patata	Patógeno <i>Rhizoctonia solani</i>	Aumenta	Yao et al. 2003
Solavetivona	Raíces	<i>Glomus etunicatum</i>	Plántulas de patata	Patógeno <i>Rhizoctonia solani</i>	Aumenta	Yao et al. 2003
Antioxidantes						
Compuestos bioactivos: picrocrocina, crocina II, quercitrina	azafrán	<i>Rhizophagus intraradices</i>	<i>Crocus sativus</i> (azafrán)	-	Aumenta	Caser et al. 2018
Ácidos cafeicos	Tallo	<i>Glomus caledonium</i> y <i>Glomus mossae</i>	Albahaca	-	Aumenta	Toussaint et al. 2007
Ácidos cafeicos	Tallo	<i>Glomus intraradices</i>	Albahaca	-	Igual que sin micorrizas	Toussaint et al. 2007
Ácido rosmarínico	Tallo	<i>Glomus caledonium</i> y <i>Glomus mossae</i>	Albahaca	-	Aumenta	Toussaint et al. 2007
Ácido rosmarínico	Tallo	<i>Glomus intraradices</i>	Albahaca	-	Igual que sin micorrizas	Toussaint et al. 2007
Defensa vegetal y hormonas						
Ácido abscísico	Hoja	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Medicago truncatula</i>	-	Igual que sin micorrizas	Adolfsson et al. 2017
Catapol	Hoja	<i>Rhizophagus irregularis</i>	** Monocotiledóneas y dicotiledóneas	-	Aumenta en <i>Plantago lanceolata</i> , ligeramente disminuye en <i>Veronica chamaedrys</i>	Schweiger et al. 2014
Glucosinolatos	Raíz	<i>Funneliformis mossae</i>	<i>Triticum aestivum</i> y <i>Triticum durum</i>	Estrés hídrico	Mayormente disminuye	Bernardo et al. 2019
Ácido jasmónico, jasmonato de metilo	Raíz	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mossae</i> y <i>Claroideogloму etunicatum</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Estrés salino	Aumenta	Rivero et al. 2018

**Monocotiledóneas y dicotiledóneas: *Plantago lanceolata*, *Plantago major*, *Veronica chamaedrys*, *Medicago truncatula* (dicotiledóneas) y *Poa annua* (monocotiledóneas).

antioxidante en las hojas de la planta en condiciones de sequía (Hosseinzadeh et al. 2019). Más importante aún, *Glomus mosseae* y *Glomus caledonium* aumentaron la abundancia de estos compuestos antioxidantes, mientras que *Glomus intraradices* no elevó la síntesis de estos compuestos (Harrison et al. 1993). Además, las especies de HMAs variaron en la mejora del contenido fenólico y la actividad antioxidante en los dos cultivares de alcachofa, donde *Claroideogloму claroideum* 22W3 y *Funneliformis mosseae* IMA1 aumentaron la actividad antioxidante en comparación con el control, mientras que otros aislados de *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus irregularis* y *Glomus* sp. no afectaron la actividad antioxidante (Mandal et al. 2010). Por lo tanto, diferentes especies de HMAs pueden desempeñar un papel distinto en el aumento de la producción de estos compuestos medicinales (Toussaint et al. 2007). Esto es aún más evidente a partir de uno de los estudios con plantas de maíz micorrizadas, donde las hojas de las plantas inoculadas con *Acaulospora longula* acumularon un mayor contenido de flavonoides en comparación con el control y las plantas inoculadas con *Claroideogloму etunicatum* y *Dentiscutata heterogama* (Avio et al. 2020; Da Silva et al. 2018). Las diferencias en la acumulación de fenoles y flavonoides en varias especies de plantas por diferentes especies de HMAs apuntan a una mayor especificidad en el resultado de la asociación simbiótica planta-HMA (Kaur & Suseela 2020). Sin embargo, los mecanismos que subyacen a la mayor especificidad en el resultado de esta asociación no están bien explorados.

Los productos químicos secundarios son componentes clave del exudado de la raíz que podrían afectar significativamente el crecimiento y la colonización de HMAs (Pei et al. 2020; Zhu et al. 2020; Vignale et al. 2018; Oldroyd 2013; Kountche et al. 2018). En particular, se ha informado que los flavonoides, como la quercetina y la quercitrina, estimulan la germinación de esporas de HMAs y/o el crecimiento de las hifas (Tsai & Phillips 1991; Poulin et al. 1993). Por ejemplo, un estudio sobre la alfalfa (*Medicago sativa*) mostró que la quercetina, que se libera naturalmente de las semillas de alfalfa, aumentó la germinación de esporas, el alargamiento de las hifas y la ramificación de las especies de HMAs *Glomus* spp *in vitro* (Tsai & Phillips 1991). Además, la aplicación de quercetina que se produce en los exudados de raíz de zanahoria (*Daucus carota*) estimuló el crecimiento de hifas de *Gigaspora margarita* (Poulin et al. 1993). Además, la aplicación de flavonas puede aumentar la tasa de colonización de HMAs (Sasse et al. 2018).

Flavonoides

La exudación de raíces, la quimioestimulación y la presencia de otras comunidades microbianas en la rizósfera pueden afectar la simbiosis micorrícica y su colonización (Shah & Smith 2020). Se ha demostrado que los flavonoides exudados por la raíz mejoran la simbiosis micorrícica al estimular la germinación de esporas fúngicas, el crecimiento de hifas y la colonización de raíces. Los flavonoides se consideran compuestos de señalización universal (Vierheilig *et al.* 1998). Aunque los flavonoides no son compuestos de señalización obligatorios para las plantas en la simbiosis de MA (Bécard *et al.* 1995; Shah & Smith 2020), sin embargo, si están presentes, su influencia estimula en gran medida el desarrollo de MA (Bécard *et al.* 1995) y el crecimiento de la planta según la concentración, la densidad de esporas y la etapa de crecimiento de la planta (Siqueira *et al.* 1991).

El flavonoide estimulante de MA, la formononetina, puede aumentar la materia seca de las plantas de patata, el desarrollo de los tubérculos y la eficiencia en el uso del P, especialmente a niveles bajos de P (Davies *et al.* 2005). Además, la formononetina aumentó la esporulación de HMA en el suelo más de 3 veces (Davies *et al.* 2005a). Sin embargo, la variación en la respuesta de diferentes cultivares a la aplicación de formononetina indicó que las respuestas de señalización de los simbiontes participantes pueden depender de las características genéticas (Davies *et al.* 2005b). Resultados similares sugirieron que la aplicación de la formononetina en las semillas de soja puede reducir la necesidad de fertilizantes de P en un 50 % (de Almeida Ribeiro *et al.* 2016). Un estudio similar se realizó sobre el crecimiento de las hifas y la colonización de raíces por HMAs en tomate afectados por flavonas y flavonoles (Scervino *et al.* 2007). Se observó una correlación entre el número de puntos de entrada y el porcentaje de colonización de raíces para los HMAs específicos probados (*Gigaspora rosea*, *G. margarita*, *Glomus mosseae* y *G. intraradices*). Las flavonas (crisina y luteolina) y los flavonoles (morina) mejoraron la colonización y el número de puntos de entrada, mientras que el kaempferol y la rutina no tuvieron efecto sobre el crecimiento presimbótico de HMAs y la posterior colonización de las raíces (Scervino *et al.* 2007). Los flavonoides (apigenina, hesperetina y naringenina) mejoraron la germinación de esporas, el crecimiento de hifas y la colonización de raíces de *G. margarita* (Nakabayashi *et al.* 2014). Además, se descubrió que los glucósidos de quercetina, exudados por la alfalfa, son efectivos para mejorar la simbiosis de MA al aumentar el crecimiento y la ramificación de hifas, y la germinación de esporas de *Glomus macrocarpum* y *G. etunicatum* (Tsai & Phillips 1991).

Además, se ha descubierto que los flavonoides solubilizan el fósforo al mejorar la colonización con HMAs de los sistemas de raíces y pueden ayudar en la disponibilidad de nutrientes y la mineralización de nitrógeno y otros nutrientes (Dakora & Phillips 2002).

Fitohormonas

Las fitohormonas, reguladores centrales del desarrollo y la inmunidad de las plantas, son fundamentales para orquestar las respuestas de las plantas al entorno fluctuante, pero también en la regulación de las simbiosis de micorrizas (Pozo *et al.* 2015). Los avances emocionantes en la regulación molecular de la señalización de fitohormonas están brindando información mecanicista sobre cómo las plantas coordinan sus respuestas a las señales ambientales y el funcionamiento de las micorrizas (Pozo *et al.* 2015). Das y Gutjahr (2019) realizaron la revisión de papel de las fitohormonas en el desarrollo de la micorriza arbuscular, cuyo resumen está en la tabla Tab. I.2.9.

Tab. I.2.9. Resumen de funciones y efectos primarios de las fitohormonas en el desarrollo de micorrizas arbusculares (Das & Gutjahr 2019)

Fitohormona	Efecto primario	Papel en el desarrollo de la micorriza arbuscular
Estrigolactona	Positivo	Promoción del crecimiento de hifas, ramificación y producción de factores Myc.
Ácido abscísico	Positivo	Promoción de la entrada de hongos, colonización intraradical y formación y mantenimiento de arbusculo. Depende de la concentración, ya que la alta concentración suprime los picos de calcio.
Auxina	Positivo	Promoción de la ramificación de arbusculo.
Brasinosteroides	Positivo	Promoción de la cantidad (nivel) de colonización.
Etileno	Negativo	Supresión general de la colonización con los casos de apresorio anormal. Sin embargo, la entrada exitosa conduce al desarrollo normal de hongos dentro de las raíces. Dependiendo de la concentración, las bajas concentraciones de alrededor de 0,05 ppm promueven el crecimiento y la colonización de hongos.
Giberelina	Negativo	Supresión general de la colonización principalmente por la entrada de hongos y la formación de arbusculo.
Ácido salicílico	Negativo	Retraso transitorio de la colonización. Ningún efecto en las etapas posteriores de la colonización.
Ácido jasmónico	Positivo / negativo / neutral	Se ha informado que AJ afecta positivamente la cantidad de colonización y formación de arbusculos o actúa negativamente sobre la colonización general. Además, la deficiencia de biosíntesis de AJ en el arroz no tuvo ningún efecto sobre la colonización. Efecto dependiente de la concentración ya que altas concentraciones de AJ suprimen la MA.
Citoquinina	Neutral	No se informó ningún efecto sobre el desarrollo de micorrizas arbusculares.

Necromasa de HMA y su efecto bioestimulante

Tanto las observaciones microscópicas como el rastreo isotópico de carbono sugieren colectivamente que probablemente más del 50% de las hifas de los HMAs (o al menos su carbono) tienen la rotación en menos de una semana (Bago *et al.* 1998; Atkinson & Watson 2000; Johnson *et al.* 2002; Staddon *et al.* 2003). El recambio de hifas podría ser incluso más rápido si se consideran los herbívoros que pastan y/o la alteración mecánica del suelo como la labranza (Klironomos & Ursic 1998; Kabir 2005; de Vries *et al.* 2009). El papel de la biomasa fúngica MA muerta (necromasa) en el suelo es mucho menos conocido, particularmente debido a las limitaciones metodológicas en su producción en ausencia de otros organismos (ya sean raíces o microorganismos). Sin embargo, su papel puede ser importante, dadas las extensas redes de hifas formadas por HMAs (Leake *et al.* 2004) y sus rápidos tiempos de rotación. Jansa *et al.* (2020) determinaron un efecto bioestimulante claro de la necromasa fúngica de *Rhizophagus irregularis* sobre el crecimiento de *Andropogon gerardii* que mejoró el crecimiento de raíces y tallos, cambió el contenido de P, N en plantas. El mecanismo de este efecto de momento es desconocido.

I.2.8. Captación de nutrientes por el HMA y conexión con otras plantas a través de la red micorrícica común

El micelio extrarradical (MER) micorrícico es la parte de la simbiosis más íntimamente conectada al suelo y más directamente involucrada en la absorción de nutrientes e influir en las propiedades del suelo (Leake *et al.* 2004). Esta red micorrícica proporciona vías para la transferencia recíproca de carbono (C) recibido de las raíces de la planta hospedadora y los nutrientes extraídos del suelo. También transfiere nutrientes y C entre plantas interconectadas por la misma red micorrícica (Simard *et al.* 2002). Los MERs son componentes complejos y dinámicos de la simbiosis, pero son muy sensibles a las perturbaciones y a las alteraciones en las propiedades del suelo (Kabir *et al.* 1998; Driai *et al.* 2015; McGonigle & Miller 2000; Kabir & Koide 2002). Si bien el MER se reconoce cada vez más como la principal interfaz de absorción de nutrientes del sistema planta-micorriza (Smith & Read 2008), sigue siendo la parte de la simbiosis la peor entendida y la más difícil de estudiar (Staddon *et al.* 2003). No obstante, recientemente se han logrado avances muy significativos en nuestra comprensión de la estructura y el funcionamiento de estas redes (Pepe *et al.* 2017; Pepe *et al.* 2018) y sus efectos potenciales en procesos importantes como los ciclos biogeoquímicos (Wang *et al.* 2019; Verbruggen *et al.* 2021), la agregación del suelo (Zou *et al.* 2015), la composición y el funcionamiento de las comunidades de plantas y microorganismos (Giovannini *et al.* 2020; Jiang, *et al.* 2021) y el funcionamiento de los agroecosistemas (Finlay 2008; Jeske *et al.* 2018).

Babikova *et al.* (2013) mostraron que el micelio micorrícico puede actuar como un conducto para la señalización entre plantas, actuando como un sistema de alerta temprana para el ataque de herbívoros. La herbivoría de insectos causa cambios sistémicos en la producción de volátiles de las plantas, particularmente salicilato de metilo, lo que hace que las plantas de frijol, Vicia faba, sean repelentes para los pulgones, pero atractivas para los enemigos de los pulgones como los parasitoides. Estos efectos también pueden ocurrir en plantas libres de áfidos, pero solo cuando están conectadas a plantas infestadas de áfidos a través de una red micorrícica común. Este sistema de mensajería subterráneo permite que las plantas vecinas invoquen las defensas de los herbívoros antes del ataque.

Aunque los HMAs y los hongos ECMs tienen claramente un papel importante en el ciclo del C terrestre, rara vez se han determinado las cantidades de C que les asignan las plantas. Solo unos pocos estudios han intentado específicamente medir los costos de C en MER (Leake *et al.* 2004). Las estimaciones (de estudios basados en macetas) de la asignación neta total de C de las plantas a la MA oscilan entre aproximadamente el 2% y el 20% del C fotosintetizado (Jakobsen & Rosendahl 1990; Pearson & Jakobsen 1993; Smith & Read 2008).

Staddon *et al.* (2003) han utilizado una técnica de trazadores de isótopos para estudiar el flujo de C a través del micelio micorrícico. Suministraron *Plantago lanceolata* durante 5 h durante el día con CO₂ derivado de combustible fósil que estaba libre de ¹⁴C y luego extrajeron y analizaron la concentración de ¹⁴C en micelios MAs extrarradicales durante un período de 1 mes. El agotamiento máximo de la concentración de ¹⁴C en el micelio de MA se produjo en un día aproximadamente después de la fijación de C; hasta el 16% del contenido de C del micelio fue reemplazado por nuevo asimilado del etiquetado de 5 h. Esto confirma la transferencia extremadamente rápida de los asimilados actuales de las plantas al micelio micorrícico. Durante un período posterior de 6 d, la concentración de ¹⁴C en el micelio mostró un aumento lineal con el tiempo después del retorno a la fijación de ¹⁴CO₂ atmosférico por las plantas. De 6 a 30 días, la concentración de ¹⁴C en MER cambió muy poco con el tiempo, pero permaneció agotada en aproximadamente un 2,5%.

La reserva de C de rotación rápida en el MER, revelada por la magnitud y la tasa de aumento de la concentración de ¹⁴C en los primeros 6 días después del agotamiento de ¹⁴C, se interpretó por Staddon *et al.* (2003) como la evidencia

de que la mayoría de las hifas tienen una vida útil de 5-6 días. Sin embargo, esto supone incorrectamente que el C asignado al micelio se utiliza exclusivamente en la producción de biomasa, mientras que es más probable que la reserva de C de rotación rápida sea la principal fuente del C utilizado en la respiración. Los estudios de Johnson *et al.* (2002a, 2002b) sugieren que la respiración del MMR de los HMAs puede representar más de dos tercios del C transferido a ellos desde las plantas en los primeros 3 días después del etiquetado de pulsos. Además, encontraron que la liberación de $^{13}\text{CO}_2$ de los compartimentos de hifas disminuyó rápidamente poco después del amanecer del día después del etiquetado y permaneció baja durante el día, pero volvió a aumentar por la noche. Esto sugiere que gran parte de la respiración de hifas es de C fijado en las pocas horas inmediatamente anteriores, excepto por la noche, cuando debe depender de los azúcares movilizados de las reservas de carbohidratos de las plantas almacenadas, como el almidón. La reserva de C a más largo plazo en las hifas, representada por el valor de agotamiento de ^{14}C al 2,5% encontrado por Staddon *et al.* (2003) de 6 a 30 días después del etiquetado, es probable que refleje más de cerca la producción de biomasa y la rotación de hifas.

Otro estudio que intentó calcular la longevidad y el tiempo de rotación de MER en pastizales concluyó que sólo un cuarto a un tercio de la red de hifas se renueva anualmente (Miller & Kling 2000). Estas estimaciones son claramente propensas a muchas fuentes de error y es difícil conciliar estas tasas de rotación calculadas con las observaciones de laboratorio sobre el MMR. Las observaciones de las redes de MA en los cultivos monoxénicos no perturbados han demostrado que las hifas con las paredes delgadas muy finas que forman ramas terminales tienen una vida útil funcional similar a la de los arbusculos: se desarrollan en 7 d, y a las 5 semanas las células están vacías y tienen tabiques que separan del micelio vivo (Bago 2000). Además de la senescencia natural en el campo, es probable que la perturbación de las redes de hifas, por diferentes animales del suelo (gusanos y colémbolos y otros fungívoros), por los cambios estacionales de temperatura y disponibilidad de agua, y por los hongos patógenos, garantice las tasas de rotación más altas de lo que normalmente se observa en el laboratorio (Leake *et al.* 2004).

El conocimiento de las reservas de C en el MER de los HMAs y la naturaleza de las sustancias transportadas desde el micelio intrarradical al extrarradical ha avanzado considerablemente. Bago *et al.* (2002) indican que los lípidos y el glucógeno son los principales compuestos de C transportados al micelio extrarradical, y sugieren que el N se transporta de regreso a las plantas en forma de aminoácidos, posiblemente asociado con polifosfatos. La incorporación del N mineral en los aminoácidos por el hongo y su transferencia a la planta devolvería algunos de los esqueletos de C originalmente suministrados por la planta.

Las medidas de longitud del MER normalmente se expresan por unidad de masa o volumen de suelo o por unidad de longitud de raíz inoculada con micorrizas (Leake *et al.* 2004). El último parámetro se ve afectado por la longitud de la raíz y por la proporción de micorriza dentro de esta raíz. Se ve fuertemente afectado por la naturaleza de las raíces de las plantas, cuán gruesas o finas sean, y es difícil relacionar valores obtenidos de diferentes especies o de estudios con tasas muy diferentes de colonización radical. Las plantas con la MA tienen tipos de raíces muy diferentes, y esto tiene grandes efectos sobre la longitud de las hifas por unidad de longitud de la raíz infectada. Por ejemplo, *Lolium perenne* dio 14 m de hifas MAs/g de suelo, pero solo 1 m de hifas/m de raíz infectada, ya que esta hierba tiene un extenso sistema de raíces fibrosas con niveles moderados a altos de colonización micorrícica (Tisdall y Oades 1979). En contraste, las raíces mucho más gruesas de *Trifolium repens* soportaron las longitudes de hifas en suelo de sólo 3 m/g, pero esto proporcionó 46 m de hifas/m de raíz infectada (Leake *et al.* 2004).

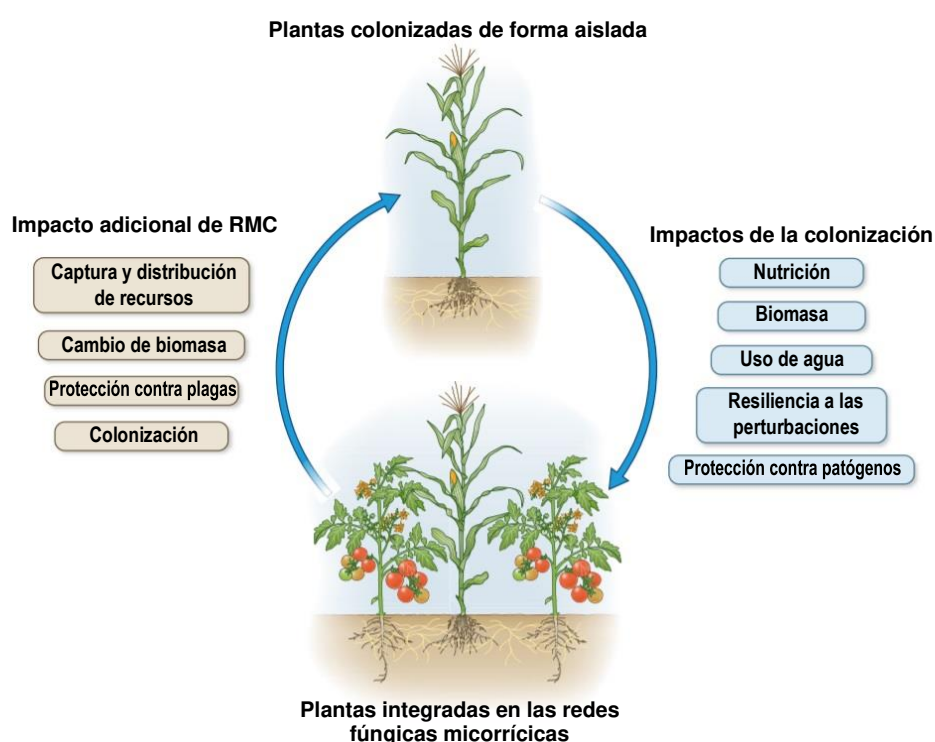
Las longitudes de MER de los HMAs son típicamente de uno a dos órdenes de magnitud más largas que las longitudes de las raíces colonizadas por micorrizas y típicamente varían de 3 a 30 m/g de suelo (Leake *et al.* 2004). Teniendo en cuenta que los estudios de longitudes de hifas se han llevado a cabo en una amplia gama de hongos y en diversas condiciones de laboratorio y de campo en una variedad de tipos de suelo, los valores reportados son notablemente similares. En los estudios de macetas (Leake *et al.* 2004), el rango de longitudes de hifas de MA (2–29 m/g de suelo, en compartimentos de raíces más hifas) son casi idénticas a las reportadas en los compartimentos de hifas solas libres de raíces (2–36 m/g de suelo) donde se podrían haber esperado densidades de hifas más bajas debido a las mayores distancias de las raíces. Esto plantea la interesante posibilidad de que las hifas MAs crezcan más intensamente en suelos sin raíces, posiblemente debido a la mayor disponibilidad de nutrientes fuera de las zonas de agotamiento de la rizosfera.

Las longitudes de hifas más altas registradas en las comunidades MAs se han informado en los bosques de *Acer saccharum* (Leake *et al.* 2004), pero en este caso los HMAs no se distinguieron de los saprotrofos, aunque es probable que el micelio micorrícico contribuya considerablemente a la biomasa total de hongos (Klironomos *et al.* 1993). Aparte de los estudios en bosques, las densidades más altas de longitudes de hifas MAs se han reportado en pastizales, donde hay una alteración mínima del suelo y una cubierta vegetal permanente. Aquí, variaron de 68 a 101 m/g de suelo en una pradera y de 45 a 74 m/g de suelo en un pastizal, con longitudes máximas en noviembre y mínimas en junio (Miller

et al. 1995). Estas longitudes de hifas micorrícicas son enormes: asumiendo una densidad similar del micelio MA en solo 10 cm superiores del perfil del suelo, habría suficiente longitud de micelio MA para extenderse por todo el ecuador de la Tierra en solo 4 m² de pradera.

Se sabe que el arado y la cultivación mecánica reducen la extensión de las redes miceliales de MAs (McGonigle & Miller 2000; Kabir et al. 1998a, 1998b) – en el campo las longitudes de hifas de MAs en los cultivos anuales suelen estar en el rango de 2 a 8 m/g de suelo y tienden a ser más bajas que en muchos de los estudios de macetas.

Las hifas de MAs absorbentes más finas en el suelo tienen típicamente 2 µm de diámetro, en comparación con los diámetros de los pelos radicales de 10-20 µm y los diámetros de las raíces finas de 100-500 µm (Leake et al. 2004). Read (1999) señaló que, asumiendo una masa seca igual por unidad de volumen de estas diferentes estructuras, en términos geométricos el costo de C por unidad de área de absorción de las hifas micorrícicas finas es aproximadamente 10 veces más eficiente que el de los pelos radicales y aproximadamente 100 veces más eficiente que el de las raíces. Debido a la enorme longitud de las hifas micorrícicas en el suelo, estas pueden proporcionar una superficie de absorción similar o incluso mucho mayor que la de las raíces. Si asumimos, en aras del argumento, que las hifas micorrícicas tienen un diámetro de 3 µm y que el diámetro medio de la raíz es de 500 µm, se necesitarían 170 m de hifas para proporcionar la misma superficie de absorción que 1 m de raíz sin pelos radicales.



Intervenciones para promover las RMCs	Servicios	Cultivos anuales	Cultivos perennes	Cultivo intercalado	Pradera	Paisajes de árboles	Brezales
Labranza reducida	Eficiencia de coste; huella de C reducida						
Fertilizante reducido	Eficiencia de coste; reducción de la contaminación y de la huella de carbono						
Plantas centinela	Supresión de plagas y enfermedades						
Plantas madre	Protección de la biodiversidad; inóculos						
'Super-propagadores'	Movimiento de nutrientes y agua						
Enmiendas del suelo	Aumento de la densidad de hifas						
Inóculos de micorrizas	Aumento de la colonización y densidad de hifas						
Manipulación de especies de plantas	Micorrizas beneficiosas; restauración; ganancia de biodiversidad						
Manipulación de genotipos de plantas	Comunidades beneficiosas de hongos micorrízicos						

Fig. 1.2.10. Impactos de la colonización micorrícica e integración de plantas en redes de miceliales comunes (modificado de Alaux et al. 2021). Las flechas indican un círculo virtuoso hipotético en el que la promoción de la colonización puede conducir a una mayor abundancia de RMC, lo que conduce a una colonización más eficaz de las plantas. El sombreado verde destaca aquellas intervenciones y servicios que tienen el mayor potencial para ser implementados en ecosistemas específicos.

Las longitudes típicas de las hifas MAs de entre 3 y 35 m/g de suelo (Leake et al. 2004) tienen un área de superficie externa de 0,3–2,9 cm²/g de suelo, si el diámetro medio de las hifas es de 2,6 µm (como encontraron Jakobsen y Rosendhal (1990)), o 0,4-4,5 cm²/g suelo, si el diámetro medio de las hifas es 4 µm (como lo encontraron Miller et al.

(1995)). Sin embargo, el área de la superficie externa puede variar aún más, debido a que los diámetros de las hifas MAs oscilaron entre 1,2 y 18 μm (media de 3,7 a 7,9 μm) en cinco especies de tres géneros (*Acaulospora*, *Glomus* y *Scutellospora*) (Dodd *et al.* 2000). En un suelo de pastizal típico con una densidad aparente cercana a 1 g/cm^3 , se podría esperar que el área de absorción de las hifas micorrícicas en los 10 cm superiores del perfil oscile entre 3 y 90 m^2/m^2 de césped (Leake *et al.* 2004).

Una característica fascinante del MER es su capacidad para interconectar numerosas plantas pertenecientes a la misma o diferente especie (Rhodes 2017; Simard 2018; Simard *et al.* 1997), formando las redes miceliales comunes (RMCs), a menudo denominadas 'wood-wide web' (Rhodes 2017).

Las posibles consecuencias funcionales de tales conexiones físicas subterráneas que unen plantas individuales desafían nuestro pensamiento sobre la captura de recursos y las interacciones multitróficas (Alaux *et al.* 2021) y, como resultado, han generado numerosos puntos de vista populares, a veces exagerados, que exaltan las virtudes de las RMA para los sistemas naturales y gestionados (Simard 2018). Tal entusiasmo por las RMCs no sorprende dadas sus capacidades funcionales. De hecho, se ha demostrado que las RMCs formados por HMAs facilitan el movimiento del agua (H_2O ; Egerton-Warburton *et al.* 2007) y cantidades significativas de P (Mikkelsen *et al.* 2008) como se demuestra mediante el uso de radioisótopos. Se ha demostrado que las RMCs formados por hongos ectomicorrícicos (ECM) facilitan la transferencia de carbono (C; Selosse *et al.* 2006; Rog *et al.* 2020), N (He *et al.* 2005) y H_2O (Simard *et al.* 2015). Además, la participación de las RMCs no se limita al intercambio de nutrientes, sino que también puede involucrar aleloquímicos (Barto *et al.* 2011) para los HMAs e información de defensa (Gilbert & Johnson 2017; Oelmüller 2019) para hongos ECM y HMAs, que puede afectar las interacciones multitróficas (Gilbert & Johnson 2015).

Por lo tanto, las RMCs pueden participar activamente en el efecto beneficioso bien documentado de los hongos micorrícicos en la nutrición de las plantas (Smith & Read 2008), así como mejorar la resistencia y tolerancia de las plantas a los estreses abióticos (p. ej. sequía; Plouznikoff *et al.* 2016) y bióticos (Whipps 2004). Por lo tanto, existe una creciente evidencia de los efectos multifuncionales de las RMCs en los ecosistemas que involucran diferentes tipos de hongos micorrícicos. Una literatura floreciente y una plétora de productos y organizaciones comerciales se han centrado en promover la colonización de hongos micorrícicos de las plantas de interés (es decir, especies hortícolas o de cultivo), especialmente aquellas que forman las micorizas arbusculares (Berruti *et al.* 2016; Chen *et al.* 2018). Sin embargo, de momento hay pocos intentos para gestionar explícitamente las RMCs para mejorar los servicios ecosistémicos valiosos y abordar los grandes desafíos de importancia mundial relacionados con la agricultura sostenible, la producción de combustible y fibra, el uso del agua y la conservación de la biodiversidad (Alaux *et al.* 2021).

Esta necesidad de gestión de las RMCs es particularmente importante porque muchos de los ecosistemas terrestres han sido manejados hasta cierto punto – se estima que el 51 % de la superficie terrestre se ha modificado para fines humanos (Hooke *et al.* 2012). Esta estimación incluye las áreas utilizadas para las tierras de cultivo (13%) y pastizales (23%), los bosques plantados (2,1%) y explotados (1,8%), así como la urbanización. Además, los seres humanos pueden influir indirectamente en los sistemas "naturales" no gestionados debido a las actividades antropogénicas (p. ej., búsqueda de alimento, caza, deposición de contaminantes). Por lo tanto, una amplia gama de usos específicos de la tierra se ven potencialmente afectados por la forma en que los humanos influyen en los hongos micorrícicos (Rillig *et al.* 2019) y las RMCs que estos hongos desarrollan. No obstante, los agroecosistemas, incluidos los cultivos y pastizales, y los bosques, la silvicultura productiva, la agrosilvicultura y la restauración y creación de bosques, son los principales sistemas de interés desde la perspectiva de las RMCs.

Alaux *et al.* (2021) en su artículo de revisión hacen una descripción general de la evidencia de la importancia potencial de las RMCs en los sistemas administrados y brindan la información sobre cómo las RMCs podrían administrarse de manera efectiva para maximizar las funciones y los resultados de estos sistemas con un costo de cultivo C reducido. De hecho, la agricultura convencional a menudo tiene un alto costo de C, especialmente por la fertilización excesiva o el manejo de plagas y la labranza (huella de C, Fig. I.2.10; Hillier *et al.* 2009). Las RMCs están intrínsecamente relacionados con la necesidad de las plantas de formar micorizas y producir MER (Rhodes 2017). Por lo tanto, esta síntesis inevitablemente considera la producción y densidad de hifas junto con el enfoque en el impacto adicional (ver Fig. I.2.10) obtenido a través de la consideración explícita de las RMCs en los ecosistemas gestionados. Alaux *et al.* (2021) ilustran una guía potencial para los administradores de tierras (Fig. I.2.10); en particular, destacan que se espera que los sistemas agrícolas con labranza ligera o sin labranza, los cultivos de cobertura y el uso simultáneo de diversos cultivos hagan el mejor uso de las RMCs.

Tasas de crecimiento del micelio micorrícico extrarradical

El crecimiento del micelio micorrícico extrarradical (MMER) es muy dinámico, y las longitudes pueden aumentar muy rápidamente cuando las plantas se establecen en un suelo desnudo. Por ejemplo, Thingstrup *et al.* (2000) han

demostrado que, durante un período de crecimiento de 32 días, la longitud de las hifas MAs en macetas de lino aumentó en los últimos 9 días de menos de 2 m/g de suelo a más de 10 m/g de suelo, y no hubo indicios de que había dejado de aumentar en el momento de la última medición. Con *Trifolium subterraneum* cultivado en macetas inoculadas con *Glomus fasciculatum* o *Gigaspora calospora*, la longitud de las hifas MAs aumentó rápidamente de 10 m/g de suelo a las 4 semanas, a 20 m/g de suelo a las 5 semanas y 25 m/g de suelo a las 7 semanas (Abbott y Robson 1985). Al mismo tiempo, la longitud de las hifas por unidad de longitud de la raíz colonizada también cambió notablemente, pero en este caso los valores máximos se alcanzaron a las 4 o 5 semanas, y los valores cayeron drásticamente en la semana 7, a medida que la longitud de la raíz infectada aumentó más rápidamente que la longitud de las hifas durante las últimas 2 semanas. En consecuencia, en la mayoría de los estudios en macetas, la duración del experimento tendrá un efecto crítico en las estimaciones de la longitud de las hifas, y cuando solo se tomen cosechas individuales, los valores informados pueden no ser representativos de las plantas adultas (Leake *et al.* 2004). De manera similar, con los cultivos de campo anuales, se esperan grandes variaciones estacionales en la longitud de las hifas MAs, que se han confirmado para el maíz (Kabir *et al.* 1998a), en el que las densidades máximas de hifas MAs aumentaron hasta la floración, pero disminuyeron a partir de entonces. Las tasas de extensión de las hifas MAs están en el rango de 0,3-3,3 mm/día según Jakobsen *et al.* (1992a).

Las redes de micorrizas subterráneas extienden el área de superficie absorbente (hasta 40 veces) creciendo en todas las direcciones (Giovannetti *et al.* 2001; Pepe *et al.* 2016), explorando eficientemente el suelo y aumentando para las plantas la absorción de fósforo, nitrógeno, azufre, micronutrientes inmóviles como cobre y zinc y otros cationes minerales derivados del suelo (Clark & Zeto 2000; Hodge *et al.* 2011; Smith *et al.* 2011; Marschner & Rengel 2012; Battini *et al.* 2017).

Se estima que la densidad del micelio extrarradical (MER) varía de 2,7 a 20,5 m/g de suelo (Giovannetti & Avio 2002; Giovannetti & Avio 2002), con una tasa de crecimiento media de 3,1-3,8 mm/día y un peso específico de 3,8 a 7,8 µg/m (Giovannetti *et al.* 2001; Mikkelsen *et al.* 2008; Giovannetti *et al.* 2015). Los MERs formados por miembros de la familia Glomeraceae (los HMAs más abundantes en suelos agrícolas) están altamente interconectados mediante fusiones (anastomosis) entre hifas en contacto, alcanzando el valor de 100-410 anastomosis por gramo de suelo (Giovannetti & Avio 2002; Giovannetti & Avio 2002; Voets *et al.* 2006). Tales rasgos estructurales son de importancia funcional para la absorción, translocación y flujo de nutrientes desde el suelo a las raíces del huésped, ya que se ha demostrado que la extensión de MER y la interconexión se correlacionan positivamente con las variables de respuesta del crecimiento de la planta-hospedadora y el contenido de P, lo que afecta el rendimiento simbiótico, el crecimiento de las plantas y su nutrición (Avio *et al.* 2006).

Los datos del estudio de Pepe *et al.* (2018) revelaron que la viabilidad y la funcionalidad de las hifas extrarradicales de *Funeliformis mosseae* y *Rhizophagus irregularis* se desacoplan de la vida útil de la planta hospedadora. De hecho, el MER que se propaga desde las raíces de plantas intactas y las plantas con tallos cortados mostró los niveles comparables de viabilidad, los rasgos estructurales similares y la capacidad para establecer las simbiosis micorrícicas con plantas nuevas, hasta 5 meses después de la eliminación de los brotes.

Interconexiones de redes de micorrizas

Entre las características claves de las redes miceliales micorrícicas que las distinguen funcionalmente de las raíces se encuentra su capacidad para formar vías únicas para el transporte de nutrientes y C que interconectan las plantas dentro del suelo (Simard *et al.* 2002).

La complejidad estructural de las vías de transporte interno dentro de las redes miceliales sólo se ha descubierto recientemente. Se han observado sistemas de vacuolas tubulares que permiten mantener el transporte bidireccional simultáneo en las hifas en hongos ECMs (Ashford y Allaway 2002) y HMAs (Uetake *et al.* 2002). En vista de su continuidad a largas distancias, el sistema de vacuolas tubulares en las hifas arteriales en gran parte aseptadas de los hongos MAs (Uetake *et al.* 2002) y en los micelios ECMs septados (Allaway y Ashford 2001) proporcionan el medio más probable de transporte rápido simultáneo en direcciones opuestas de C obtenido del hospedador y nutrientes adquiridos del suelo.

La extensión de la interconexión micelial entre plantas debe ser controlada por la especificidad de hospedador-hongo. A nivel de ecosistema, las plantas que comparten un tipo particular de micorrizas, por ejemplo, ECM o MA, forman gremios (Perry 1998) dentro de los cuales las plantas pueden unirse a redes miceliales comunes (RMCs). La baja diversidad global de HMAs, que puede sumar unos pocos cientos de especies en contraste con la alta diversidad de plantas (más de 308.000 especies de plantas vasculares; Christenhusz & Byng 2016), la mayoría de las cuales tienen este tipo de micorrizas, ha sugerido la baja especificidad de las plantas-hospedadoras. Sin embargo, los estudios moleculares han revelado conjuntos diversos de 20-30 especies de HMAs en comunidades vegetales establecidas (Vandenkoornhuyse *et al.* 2002; Husband *et al.* 2002) y han descubierto patrones hasta ahora ocultos de especificidad

del hospedador (Vandenkoornhuys *et al.* 2002). Junto con los resultados de los estudios sobre la especificidad en las interacciones hospedador-hongo que afectan el crecimiento de las plantas y la producción de esporas de HMAs (Bever 2002), la visión establecida de una especificidad de hospedador muy baja en la MA (Sanders 2002) está siendo ahora seriamente cuestionada (Sanders 2003). Parece probable que en diversas comunidades de plantas prácticamente todas las plantas compatibles con micorrizas se unan a redes miceliales comunes, pero que no todas las especies de plantas compartirán las mismas parejas fúngicas (especies o individuos del mismo genoma), de modo que ocurre una complejidad alta de interacciones superpuestas entre especies de plantas-hospedadoras y HMAs (Leake *et al.* 2004).

Captación de P y N por el micelio micorrícico

Las redes de hifas MAs poseen enzimas fosfatasas extracelulares unidas a la pared (Joner *et al.* 2000a), y sus diámetros estrechos y velocidades de extensión lineal rápida deberían permitirles colocar estas enzimas en los poros del suelo que son demasiado pequeños y demasiado lejos de la raíz para ser directamente accedidos por los pelos radicales. Sin embargo, no está claro hasta qué punto es el potencial de los HMAs para utilizar las fuentes de P orgánico en el campo (Joner *et al.* 2000a), aunque estudios recientes sugieren que puede ser significativo en algunos tipos de suelo (Feng *et al.* 2003).

Además de sus funciones en la nutrición de P, tanto los HMAs como especialmente los hongos ECMs juegan un papel importante en la absorción de N por las plantas (Leake *et al.* 2004). La evidencia de la participación del micelio MA en la absorción de N por las plantas también se ha visto reforzada por estudios de cultivos monoxénicos de HMAs que han demostrado la absorción de amonio, nitrato, glicina y glutamina. Hawkins *et al.* (2000) ha medido la absorción de aminoácidos marcados con ¹⁵N por las hifas MAs y el transporte de N a las raíces. Esto respalda la observación de que algunos HMAs aumentan la descomposición y la subsiguiente captura de N inorgánico de materiales orgánicos complejos como la hojarasca de plantas y proliferan sus hifas en parches de recursos orgánicos (Hodge *et al.* 2001).

En los estudios en macetas, particularmente en suelos relativamente secos donde el flujo de masa de nutrientes está restringido, se ha encontrado que las hifas de MA proporcionan una vía de absorción efectiva para el 7%–49% de la absorción de N de la planta a partir de fuentes de nitrato y amonio (Hawkins *et al.* 2000; Johansen *et al.* 1994). Si bien la contribución de la MA a la absorción de N de las plantas es inusualmente alta en estas condiciones extremas de estrés hídrico, se confirma el potencial de estos simbioses para ayudar a la nutrición con N de las plantas. Una vez que las hifas MAs absorben el N mineral, es más probable que sea transportado a través de las hifas a la planta en forma de aminoácidos (Bago *et al.* 2002). La incorporación de N mineral en forma de aminoácidos tiene altos costos metabólicos: en las plantas, se requieren 20 moles de ATP por cada mol de glutamato formado a partir de nitrato, y se requieren 5 moles de ATP por mol de glutamato formado a partir de amonio (Salsac *et al.* 1987). En consecuencia, la asimilación de N mineral tiene un alto costo de C para el micelio y, si se transporta como aminoácidos, una cantidad significativa de este C puede transferirse de regreso a la planta-hospedadora (Leake *et al.* 2004).

Movilización de nutrientes y meteorización mineral por redes de micorrizas

Las hifas de MA parecen ser capaces de adquirir P de una variedad de fuentes de P inorgánico, incluidos algunos fosfatos de calcio y aluminio que tienen una solubilidad extremadamente baja (Yao *et al.* 2001), pero no se sabe si los hongos están directamente involucrados en su solubilización. La absorción de fuentes insolubles de P por MA puede ser facilitada por bacterias solubilizadoras de P, y puede haber las interacciones mutualistas entre estos dos grupos de organismos (Villegas & Fortin 2001).

La alta afinidad de las hifas MAs y ECMs por iones de nutrientes específicos como P y K da como resultado el agotamiento de la reserva disponible de estos iones (Li *et al.* 1991; Paris *et al.* 1995), y esto, junto con la acidificación localizada causada por la respiración y la liberación de protones por las hifas, particularmente asociada con la absorción de amonio (Villegas & Fortin 2001), tenderá a incrementar la disolución pasiva de minerales que contienen estos iones.

Efecto protector del micelio micorrícico contra el ataque de patógenos de las raíces

Existe evidencia de que tanto los hongos MAs como los ECMs pueden reducir el ataque de patógenos de la raíz, y parte de este efecto puede deberse a interacciones entre el micelio externo y el micelio de patógenos (Leake *et al.* 2004). Los estudios de cultivo de órganos radicales han demostrado los efectos de los micelios MAs sobre la germinación de las esporas y el crecimiento de los patógenos de raíces, pero los efectos pueden ser positivos o negativos y son diferentes para diferentes patógenos (Fortin *et al.* 2002; Dowarah *et al.* 2021). En estudios de invernadero a menudo se han demostrado los efectos beneficiosos de las micorrizas arbusculares contra diferentes tipos de patógenos (por ejemplo, Abdel-Fattah & Shabana 2002; Pozo *et al.* 2002; Campo *et al.* 2020; Sanmartin *et al.* 2020; Singh *et al.* 2020; Tienebo *et al.* 2019; Deja-Sikora *et al.* 2020; Pham *et al.* 2020).

I.2.9. Impacto de HMAs sobre las raíces

La capacidad del sistema radical de la planta para absorber nutrientes inmóviles como el P depende del área de superficie de la raíz, que es consecuencia de su ramificación y longitud (Atkinson 2020). Diferentes especies muestran diferentes patrones de ramificación (Black *et al.* 1998). Las plantas con un sistema escasamente ramificado parecen más propensas ser dependientes de HMAs. La geometría del sistema radical no es el único factor importante que influye en el grado de dependencia de las micorrizas. La tasa de crecimiento y la plasticidad, la capacidad de responder a cambios localizados en el ambiente del suelo, ambos influyen en la capacidad de respuesta (Azcon-Aguilar & Bago 1994). Si bien para la mayoría de las especies de plantas la asociación de micorrizas es normal, su valor para el cultivo dependerá de las condiciones que experimente el cultivo (Atkinson 2020).

Se sabe desde hace mucho tiempo que los hongos ectomicorrícicos, que se asocian comúnmente con los sistemas radicales de las especies de árboles forestales, afectan la forma de las raíces y los sistemas radicales de los árboles (Atkinson *et al.* 2012; Balestrini & Kottke 2016). Durante mucho tiempo se supuso que los HMAs no tenían impacto en las raíces que infectan (Harley & Smith 1983; Hodge *et al.* 2009). Aunque los efectos de HMAs son menos dramáticos, ahora se sabe que la infección con HMAs influye en la ramificación del sistema de raíces principalmente al aumentar el número de órdenes de raíces producidas y, como resultado, la longevidad de las raíces individuales (Atkinson *et al.* 1994). Los sistemas de raíces micorrícicas tienden a ser más ramificados y con una mayor proporción de raíces de orden superior y diámetro pequeño, muchas de <0,1 mm de diámetro (Berta *et al.* 1990, 2002; Hooker *et al.* 1992; Atkinson 2006). La infección por HMAs puede alterar todas las características principales del sistema radical, incluido el tamaño, la estructura, la distribución espacial y la presencia temporal (Atkinson 2000).

Berta *et al.* (1995, 2002) informaron los resultados de una serie de estudios en los que se evaluó el efecto de la colonización con HMAs en la arquitectura de la raíz. Hay informes donde la colonización ha aumentado la ramificación: en *Allium porrum* (145%), *Vitis vinifera* (140-260%), *Plantago lanceolata* (145%) y en álamo (181-716%). También hay informes en los que la infección no ha tenido efecto o incluso ha producido una reducción (Atkinson 2020). El impacto de la infección por HMAs en la arquitectura de la raíz se muestra en la Tabla I.2.10.

Berta *et al.* (1993) encontraron que los sistemas radicales de las cebollas colonizadas por HMAs estaban más ramificados y contenían las raíces de mayor diámetro y menor longitud específica de raíz. Para la uva, Schellenbaum *et al.* (1991) obtuvieron resultados similares, pero con la magnitud de la diferencia entre las plantas de control y HMA aumentando con el orden de las raíces. Hooker *et al.* (1992) encontraron aumentos en la ramificación para cada orden de raíz, con efectos mayores para los laterales de orden superior.

Estos efectos parecen ser una consecuencia del efecto de la colonización sobre el desarrollo de los ápices de las raíces, con una disminución más rápida de la producción de ápices activos en las raíces primarias en las raíces colonizadas. La producción de un mayor número de raíces de orden superior tiene un efecto sobre la longevidad de las raíces y, por lo tanto, sobre la entrada de carbono al suelo donde está disponible para ser utilizado como recurso por otros organismos del suelo (Atkinson 2006).

Tab. I.2.10. El efecto de la colonización por HMAs en la ramificación de la raíz (% de control)

Especie de planta	Longitud de las raíces individuales			Nº de ramificaciones en raíces			Referencia
	Primarias	Secundarias	Terciarias	Primarias	Secundarias	Terciarias	
Cebolla	77	81			164		Berta <i>et al.</i> 1993
Álamo	92	200	219	98	181	717	Hooker <i>et al.</i> 1995
Vid	95	89	93	140	200	266	Schellenbaum <i>et al.</i> 1991

Dado que el patrón de ramificación es importante para acceder a los nutrientes del suelo y especialmente a aquellos con movilidad limitada como los fosfatos, los efectos de los HMAs en la morfología de las raíces son potencialmente importantes (Atkinson 2020). Los patrones de ramificación pueden influir en la exploración de un entorno de suelo heterogéneo. Berta *et al.* (2002) discutieron el valor relativo de determinados, como en las plantas leñosas, e indeterminados, como en las especies herbáceas, patrones de crecimiento y desarrollo de raíces. La explotación óptima del suelo puede ocurrir ya sea mediante la producción de un gran sistema radical que persiste (indeterminado) o un sistema dinámico de raíces que es en gran parte efímero (determinado) que permite así explotar una gran área de suelo en un tiempo más corto, y con el uso de menos recursos entonces sería el caso con un sistema indeterminado de una longitud total similar. Eissenstat *et al.* (2000) demostraron que las raíces no eran igualmente eficientes en todas las edades y que había costos considerables en relación con simplemente mantener una raíz en existencia. Atkinson *et al.* (2003) encontraron que la infección por HMA cambió la proporción de las raíces de *Trifolium repens*, que sobrevivieron durante un período de tiempo determinado; el 20 % de las raíces de control sobrevivieron

más de 42 días en comparación con el 37 % de las raíces colonizadas con HMA. La infección con HMAs cambia el carácter de los exudados producidos por las plantas y, como resultado, puede reducir la susceptibilidad de las plantas colonizadas con HMA a una infección posterior por patógenos como *Phytophthora* (Norman *et al.* 1996, 2000).

I.2.10. MA y las plantas no hospedadoras

A diferencia de las plantas que tienen asociaciones facultativas micorrícicas con hongos, hay algunas especies de plantas que no suelen formar ningún tipo bien reconocido de micorrizas, con las raíces que son muy resistentes a los hongos micorrícicos y normalmente permanecen sin colonizar, las denominadas plantas no micorrícicas (NM) (Tester *et al.* 1987; Brundrett 1991). En general, varios miembros de las familias Proteaceae, Chenopodiaceae y Brassicaceae, y algunos géneros de las familias de Fabaceae y Cactaceae, incluidos varios cultivos agrícolas y malezas importantes, se consideran plantas NMs (Tester *et al.* 1987; Lambers & Teste 2013; Albornoz *et al.* 2021). Se debe tener precaución al denominar plantas NMs porque no existe una línea clara entre las plantas micorrícicas y no micorrícicas, especialmente cuando los criterios utilizados para definir funcionalmente la colonización micorrícica evolucionaron con el tiempo (para obtener más detalles, consulte Cosme *et al.* 2018). Por ejemplo, aunque evidencias claras mostraron que la especie de planta modelo *Arabidopsis thaliana* puede ser colonizada por hongo *Piriformospora indica* (Peškan-Berghöfer *et al.* 2004; Shahollari *et al.* 2007; Mandyam *et al.* 2013; Keim *et al.* 2014), a partir de las comparaciones genómicas y el análisis de la estructura micorrícica, *A. thaliana* no es una planta micorrícica verdadera o típica (Cosme *et al.* 2018).

Mientras tanto, incluso las plantas micorrícicas, no pueden tener relaciones micorrícicas simbióticas con todos los hongos micorrícicos. Las plantas que no pueden ser colonizadas por un hongo micorrícico específico se consideran plantas no hospedadoras, p. ej. las plantas que no pueden establecer una simbiosis con un HMA pueden ser colonizadas por otros hongos MAs u hongos ECMs y luego estas plantas no son hospedadoras de un HMA específico (Veiga *et al.* 2013; Cosme *et al.* 2018; Fernández *et al.* 2019). Las plantas no micorrícicas que no pueden formar micorrizas son definitivamente las plantas no hospedadoras, por lo que las plantas no hospedadoras de aquí en adelante se refieren a plantas NM y plantas que no pudieron establecer una simbiosis micorrícica típica con un hongo micorrícico específico.

En la actualidad, la comprensión sobre la formación y función de las redes micorrícicas comunes (RMCs) se basa en dos puntos clave (Wang *et al.* 2021): 1) múltiples plantas hospedadoras están conectadas simultáneamente por hongos micorrícicos (Babikova *et al.* 2013; van der Heijden *et al.* 2015; Song *et al.* 2019; Alaux *et al.* 2020); 2) los hongos simbióticos utilizan carbono de los hospedadores y transportan elementos a lo largo de las redes de micorrizas (Robinson & Fitter 1999; Barto *et al.* 2012; Fellbaum *et al.* 2014). Estos postulados indican que las plantas no hospedadoras están excluidas de las RMCs (Wang *et al.* 2021).

Muchos estudios han demostrado que las hifas de HMAs pueden penetrar las raíces de plantas no hospedadoras (Ocampo 1986; Allen *et al.* 1989; Francis & Read 1994; Veiga *et al.* 2012, 2013; Fernandez *et al.* 2019). Por ejemplo, los hongos inicialmente invadieron raíces y formaron arbusculos y rulos, y luego el segmento de raíz invadido se volvió marrón mientras que el hongo desapareció de la raíz en dos días, cuando la planta no micorrícica *Salsola kali* fue inoculada con una mezcla de *Glomus* spp. y *Gigaspora margarita* (Allen *et al.* 1989). En contraste, en varios estudios se observaron las penetraciones de hifas de hongos en las raíces de plantas no micorrícicas sin arbusculos (Hirrel *et al.* 1978; Rinaudo *et al.* 2010; Veiga *et al.* 2013; Fernandez *et al.* 2019). Además, los estudios han demostrado que la colonización micorrícica de la raíz de una planta no micorrícica (*Arabidopsis thaliana*) por HMA requirió la presencia simultánea de plantas hospedadoras de HMA, lo que sugiere que las hifas de HMA por sí solas podrían no ser capaces de colonizar las raíces de una planta no hospedadora (Hirrel *et al.* 1978; Ocampo 1986; Veiga *et al.* 2012, 2013; Fernández *et al.* 2019). Solo unos pocos estudios sugirieron que una planta hospedadora no era necesaria (Allen *et al.* 1989; Rinaudo *et al.* 2010), lo que indica que la colonización de raíces no hospedadoras podría ser impulsada por la planta hospedadora (Wang *et al.* 2021).

El crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes de los no hospedadores afectados por el sistema tripartito. Se sabe desde hace mucho tiempo que las especies MAs tienen un efecto adverso mediado por las hifas sobre el crecimiento de vecinos NMs, especialmente para *Brassicaceae* (Lambers & Teste 2013). La ramificación de la raíz, el desarrollo de pelos radicales y la producción de biomasa aérea de los vecinos NMs se inhibieron cuando las hifas fúngicas estaban presentes mientras sus raíces estaban separadas por una barrera de malla de nailon (Ocampo 1986; Francis & Read 1994; Veiga *et al.* 2013). Similares efectos adversos de las especies NMs en sus vecinas micorrícicas podrían resultar de los aleloquímicos liberados a través de las raíces MAs, sin embargo, estos han sido negados (Vierheilig *et al.* 1996; Wurst *et al.* 2010; Lambers & Teste 2013). De manera similar, cuando el altramuz blanco NM (*Lupinus albus*, pertenece a Fabaceae) se cultivó con el trigo MA (*Triticum aestivum*) en condiciones de invernadero y de campo donde

el trigo formó micorriza, la biomasa y el rendimiento de grano del altramuz blanco se vieron afectados negativamente; pero cuando se cultivó el altramuz blanco en macetas sin hongos micorrícicos, no se observaron efectos adversos del trigo sobre el crecimiento del altramuz blanco (Gardner & Boundy 1983; Cu *et al.* 2005).

Cuando el repollo joven no hospedador cultivado con sorgo maduro colonizado con HMA, se detectó una disminución significativa en los rendimientos y las concentraciones de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg) (Ocampo 1986). Además, la absorción de N y P de tres especies de malezas no hospedadoras (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Sinapis arvensis*) disminuyó cuando se cultivaron con el girasol hospedador de HMA (Rinaudo *et al.* 2010). En resumen, la biomasa de los no hospedadores, más que su adquisición de nutrientes, siempre se vio afectada de manera adversa por la colonización de HMA soportada por el hospedador (Wang *et al.* 2021).

El crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes de los hospedadores afectados por el tripartito. Los estudios han demostrado que las especies no micorrícicas tuvieron varios impactos en el crecimiento y la adquisición de nutrientes de sus vecinas micorrícicas. Los efectos adversos de las especies de NM en sus vecinos micorrícicos o cultivos posteriores se han informado en las especies de *Brassicaceae* (Lambers & Teste 2013). La presencia de un repollo no hospedador no tuvo efectos sobre el crecimiento y la adquisición de nutrientes de su vecino micorrícico, el sorgo (Ocampo 1986). Por otro lado, el contenido de P en los tallos de girasol fue significativamente mayor (+ 48%) cuando se cultivó en los microcosmos micorrícicos con malezas en comparación de sin malezas (Rinaudo *et al.* 2010).

Las hifas micorrícicas también pueden modificar los exudados de la rizosfera (Wang & Lambers 2020) o la comunidad bacteriana asociada a las hifas (Zhang *et al.* 2018), lo que afecta la absorción de nutrientes por las plantas.

En conjunto, el crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes de los no hospedadores generalmente se ven afectados negativamente por las hifas micorrícicas sostenidas por el hospedador (Wang *et al.* 2021); y la colonización de hongos MAs y ECMs soportados por el hospedador podría modular diferencialmente el estado de nutrientes de las plantas no hospedadoras. Si bien el crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes de las plantas hospedadoras podrían verse afectados de diversas formas, según las especies de plantas y los hongos involucrados. Los mecanismos que subyacen a los efectos de la interacción tripartita sobre el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes permanecen en gran parte sin explorar; no se pueden excluir factores como la transferencia de nutrientes, la comunicación de señales, la proliferación de hifas micorrícicas, los exudados de la rizosfera o la modificación del microbioma del suelo (Fig. I.2.11).

Diálogo molecular entre hongos micorrícicos y plantas no hospedadoras. La etapa inicial de interacción entre *Arabidopsis* no hospedadora y HMA soportado por hospedador mostró algunos procesos que generalmente se observaron durante las etapas presimbióticas de interacciones hospedador-HMA; pero en una etapa de interacción posterior, el HMA activó las defensas de las plantas y el hongo fue reconocido como un invasor no deseado (Fernandez *et al.* 2019). Estos resultados sugieren que la colonización de raíces de plantas no hospedadoras por HMA soportado por el hospedador puede transferir compuestos señal de las plantas hospedadoras y/o HMAs a plantas no hospedadoras para activar las respuestas de defensa de las plantas. En consecuencia, estas costosas respuestas de defensa de las plantas podrían conducir a compensaciones entre el crecimiento y la defensa y dar como resultado la inhibición del crecimiento de las plantas no hospedadoras (Stringlis *et al.* 2018).

Una de las principales ventajas de las RMCs es comunicar la presencia de plagas y enfermedades entre individuos de plantas conectados por las redes de micorrizas (Song *et al.* 2019). De hecho, *Arabidopsis* colonizada por *Rhizophagus* mostró una disminución significativa en la enfermedad inducida por el hongo necrotrófico foliar *Botrytis cinerea* (Fernández *et al.* 2019).

Hasta la fecha, aunque ninguna evidencia directa mostró que el desafío de las plantas hospedadoras pudiera desencadenar RSI de plantas no hospedadoras en el tripartito, es posible que las señales de percepción de plagas y enfermedades se puedan transferir de un hospedador a otro no hospedador para combatir estas plagas y enfermedades en no hospedadores. Por lo tanto, el hospedador, los hongos micorrícicos y el sistema tripartito con no hospedador (ver Fernández *et al.* 2019; Taschen *et al.* 2019) podrían usarse para monitorear la transmisión de las señales de advertencia desde las plantas infectadas a las no infectadas (Babikova *et al.* 2013; Alaux *et al.* 2020).

Los datos experimentales han demostrado directamente que los hongos micorrícicos soportados por el hospedador podrían penetrar o colonizar las raíces de las plantas no hospedadoras, sin formar estructuras micorrícicas típicas (Wang *et al.* 2021). La colonización de las raíces de plantas no hospedadoras por hongos micorrícicos difiere de la de hongos patógenos o endofíticos, ya que el reconocimiento temprano similar de HMAs-hospedador puede iniciarse normalmente, pero las respuestas de defensa de la planta podrían desencadenarse en una etapa tardía. Además, es más probable que las plantas no hospedadoras se vean afectadas negativamente por hongos micorrícicos soportados

por el hospedador y el crecimiento de los hospedadores también se vea afectado de diversas formas; las compensaciones entre crecimiento y defensa por sí solas no podrían explicar este fenómeno de manera suficiente. Los hongos MAs y ECMs muestran algunos impactos diferentes en el crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes en el sistema tripartito. Estos hallazgos dan como resultado una conclusión prometedora de que las plantas no micorrícicas o no hospedadoras también están involucradas en las RMCs (Fig. I.2.11)

Actualmente, el cultivo intercalado está atrayendo la atención debido a su capacidad para producir altos rendimientos con insumos más bajos y para suprimir plagas y enfermedades (Li *et al.* 2020; Tang *et al.* 2021). Dado que un cereal y una leguminosa es, con mucho, la combinación de cultivos intercalados más común en todo el mundo (Martin-Guay *et al.* 2018; Li *et al.* 2020), los efectos de las micorrizas en el cultivo intercalado con una especie micorrícica (por ejemplo, cereal o leguminosa) y una especie de planta no micorrícica (por ejemplo, canola) merece atención. Comprender la interacción entre las plantas micorrícicas y las no hospedadoras también beneficiará al sistema mixto agroforestal y respaldará importantes impulsores para el establecimiento de comunidades vegetales en condiciones naturales (Wang *et al.* 2021).

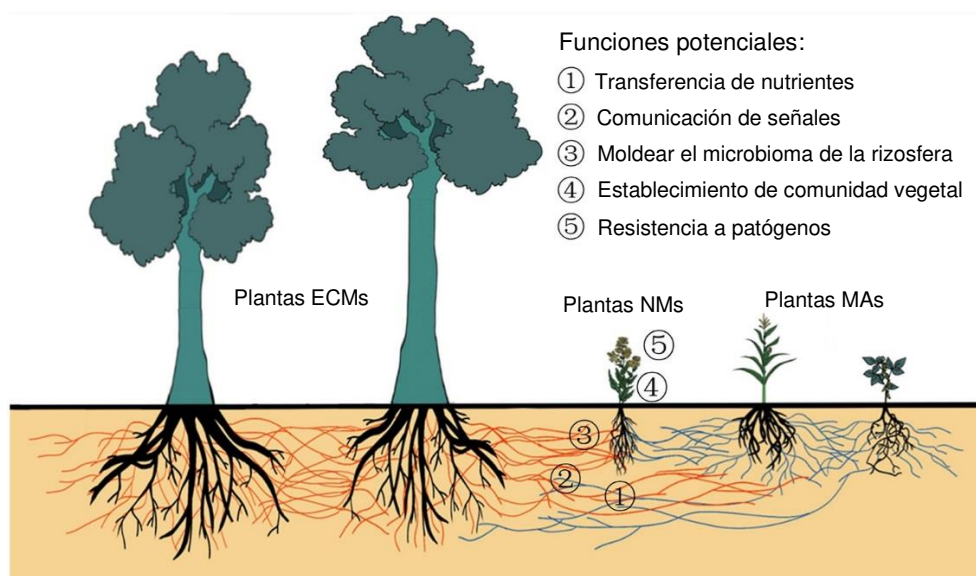


Fig. I.2.11. Un diagrama conceptual que muestra los posibles vínculos o redes de micorrizas comunes entre las plantas micorrícicas arbusculares (MAs), ectomicorrícicas (ECMs) y/o no micorrícicas (NMs) (Wang *et al.* 2021) (imagen dibujada por Wenjun Xu, Kunming Institute of Botany, Kunming, China), así como las posibles funciones de este tipo de redes. Los árboles ectomicorrícicos (ECMs) o las plantas micorrícicas arbusculares (MAs) están conectados por hifas ECMs (líneas rojas) o hifas MAs (líneas azules), respectivamente (nota: algunos árboles pueden tener las simbiosis ECMs y MAs duales); y las hifas MAs y ECMs soportadas por las plantas hospedadoras pueden penetrar las raíces de plantas no micorrícicas (NM) y/o sus especies de plantas no hospedadoras. Por lo tanto, todas las plantas podrían conectarse bajo tierra a través de los hongos MAs y/o ECMs.

I.2.11. Diversidad genética de HMAs

La diversidad de especies es un factor importante que afecta la biodiversidad y la productividad de los ecosistemas (van der Heijden *et al.* 1998). Los métodos de base molecular en los estudios de HMAs han permitido la identificación directa de las especies de HMAs en raíces de plantas o en suelos, y revelaron que la diversidad real de HMAs en los ecosistemas podría ser mayor de lo esperado (Husband *et al.* 2002; Gollotte *et al.* 2004; Kivlin *et al.* 2011). Además, el polimorfismo de ADN dentro de los aislados de HMAs por diferente origen geográfico, incluso dentro de una sola espora, se identificó mediante el uso de técnicas moleculares (Sanders *et al.* 1995; Clapp *et al.* 2001; Börstler *et al.* 2008). Estos hallazgos provocaron una discusión sobre la causa de la variación genética en la HMA y su papel en los ecosistemas (Lee *et al.* 2013).

La diversidad genética dentro de las especies o entre los aislados se originó a partir de la estructura genética de los HMAs (Lee *et al.* 2013). Cientos o miles de núcleos existen juntos dentro de una sola espora o hifa de HMA, lo que significa que la estructura genética de la HMA es "multigenómica" (Kuhn *et al.* 2001). Sanders *et al.* (1995) identificaron polimorfismos intraespecíficos en la región del ADNr dentro de una sola espora. Ha habido un debate sobre las características genéticas de los núcleos en una espora o hifa. Sin embargo, la evidencia apoya que cada núcleo dentro de una sola espora no era genéticamente idéntico y que la variación genética se hereda en un núcleo individual y no es compartida por núcleos (Kuhn *et al.* 2001; Hijri & Sanders 2005).

A pesar del reconocimiento de la importancia de la diversidad genética de los HMAs, se sabe poco sobre su papel en los ecosistemas (Lee *et al.* 2013). La evidencia experimental, que indica que los aislados de HMAs genéticamente diferentes podrían diferir en su capacidad de supervivencia o funcionalidad en sus plantas hospedadoras (Colard *et al.* 2011), muestra que la variación genética aumenta la diversidad de las comunidades de los HMAs más de lo esperado. Aunque los roles de la variación genética en las comunidades de HMAs y los ecosistemas aún no se comprenden claramente, la variación genética ofrece la posibilidad de una diversidad funcional de los HMAs en los ecosistemas (Lee *et al.* 2013; Pandey & Garg 2017). Está claro que aislados de HMAs genéticamente diferentes, incluso de la misma especie, tienen efectos diferentes en sus plantas hospedadoras (Munkvold *et al.* 2004; Koch *et al.* 2006). Se deben realizar más estudios sobre la variación genética dentro o entre las especies de HMAs para comprender mejor las funciones de la diversidad funcional de los HMAs en los ecosistemas.

I.3. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FUNCIONALIDAD DE LA SIMBIOSIS MICORRÍCICA ARBUSCULAR

I.3.1. Condiciones ambientales

La funcionalidad de las micorrizas arbusculares depende de cuatro factores principales: genotipo de HMAs, genotipo de las plantas hospedadoras, factores abióticos y factores bióticos (Berger & Gutjahr 2021).

La capacidad de respuesta a la MA está determinada por el genotipo fúngico y, de hecho, depende de la combinación de genotipo vegetal y fúngico (Berger & Gutjahr 2021). Esto fue ejemplificado por 15 líneas diversas de sorgo inoculadas por separado con cuatro HMA de las especies *Rhizophagus irregularis*, *Glomus versiforme*, *Claroideoglomus claroideum*, *Gigaspora gigantea* y una mezcla de dos HMAs (*G. versiforme* y *C. claroideum*). Las líneas de sorgo mostraron una variedad de respuestas de crecimiento a los HMAs, y algunos genotipos respondieron mejor que otros a un hongo, mientras que esta relación se invirtió con otro hongo (Watts-Williams *et al.* 2019). Curiosamente, la posición filogenética de los hongos no parece predecir la respuesta de crecimiento de las plantas, como se muestra en un gran estudio que compara el efecto de 56 aislamientos de HMAs pertenecientes a seis familias y 17 géneros en tres hospedadores diferentes (Koch *et al.* 2017). La mayor parte de la variación en la respuesta del crecimiento de las plantas se encontró en la asociación con especies de HMAs de la misma familia o aislados de la misma especie (Koch *et al.* 2017), lo que sugiere una evolución dinámica de los repertorios de genes de los hongos, por ejemplo, efectores codificantes, transportadores de nutrientes o vías biosintéticas para las moléculas de señalización en las líneas (accesiones) de HMA estrechamente relacionadas (Lanfranco *et al.* 2018), que pueden determinar el resultado de la interacción con la planta hospedadora al influir en el grado de compatibilidad funcional entre los simbioses.

Estrés abiótico

Muchos estudios han demostrado que el estrés abiótico tiene un efecto negativo general sobre la colonización de micorrizas. El estrés de salinidad-alkalinidad inhibe significativamente las cantidades de puntos de entrada en las raíces y las vesículas dentro de las raíces (Ye *et al.* 2019). La frecuencia de micorrizas (F%) y la intensidad (M%) disminuyen significativamente con el aumento de la salinidad (Krishnamoorthy *et al.* 2014). Se encontró que la sequía, las bajas temperaturas y los metales pesados reducen la colonización de las MAs (Chen *et al.* 2013; He *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2019). El suelo ácido disminuyó F% en 4.39% y M% en 20.30% en experimentos con macetas (Liu *et al.* 2020), lo que está de acuerdo con resultados previos en cultivo axénico (Wang *et al.* 2017). Se demostró que la abundancia de las vesículas a un pH de 4,5 es aproximadamente la mitad que a un pH de 6,5 (Feng *et al.* 2020). Aun así, Wang *et al.* (2017) indicaron que las hifas extrarradicales (HE) de *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 en simbiosis con el tomate eran más tolerantes al pH bajo. Sin embargo, varios estudios mostraron que la colonización por los HMAs no se vio afectada o fue promovida por el estrés abiótico (Nakatani *et al.* 2011; Li *et al.* 2016; Mo *et al.* 2016). Se necesitan más análisis porque los resultados variarán según el momento de la observación.

Se ha informado una disminución dramática en la abundancia de los arbusculos bajo una variedad de presiones abióticas, como la contaminación por metales pesados (Zhang *et al.* 2019), el estrés salino (Krishnamoorthy *et al.* 2014; Ye *et al.* 2019), la toxicidad del aluminio (Göransson *et al.* 2008) y pH bajo (Zhu *et al.* 2007). Vale la pena señalar que la disminución en la abundancia de arbusculos es mucho mayor que en la abundancia de otras estructuras fúngicas. Por ejemplo, la abundancia de arbusculos disminuyó en un 93 % en comparación con el 20% de la intensidad de las micorrizas cuando la simbiosis se expuso a un pH bajo (Liu *et al.* 2020). Los autores clasificaron el desarrollo de arbusculos en cinco etapas y demostraron que menos arbusculos juveniles podían desarrollarse completamente y alcanzar el estado maduro, mientras que más arbusculos maduros se volvieron senescentes y colapsaron en respuesta a las condiciones de suelo ácidas o de pH bajo (Feng *et al.* 2020; Liu *et al.* 2020). Es curioso que los arbusculos detuvieron el desarrollo, pero no colapsaron en un mutante *str/str2* de *Medicago truncatula*, en el que la transferencia de los lípidos de las plantas hospedadoras a los HMAs se inhibió en gran medida (Zhang *et al.* 2010). Este comportamiento diferente de los arbusculos puede explicarse por la presencia o ausencia de presiones abióticas. En el experimento con mutantes *str* sin estrés, solo se inhibe la transferencia de lípidos a los HMAs; sin embargo, el pH bajo (estrés abiótico) no solo puede inhibir la transferencia de los lípidos a los HMAs, sino que también promueve la esporulación (Wang *et al.* 2017), que requiere una gran cantidad de lípidos neutros como sustancias de almacenamiento y podría provocar el colapso de los arbusculos senescentes para liberar los lípidos.

La esporulación determina la densidad de esporas en el suelo; sin embargo, la esporulación por los HMAs se ha investigado menos que la colonización hasta ahora. Krishnamoorthy *et al.* (2014) encontraron que la densidad de

esporas de *Glomus*, *Paraglomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* exhibió una correlación significativamente negativa con la salinidad del suelo. Yang *et al.* (2015) informaron una tendencia general de que la densidad de esporas de los HMAs era mayor en los suelos contaminados con metales pesados que en los suelos no contaminados. Además, se demostró que la temperatura elevada disminuye la densidad y el diámetro de las esporas (Zhang *et al.* 2016). Curiosamente, un período de estrés por sequía antes de la cosecha se practica con frecuencia para promover la esporulación en los sistemas de propagación de los HMAs (Selvakumar *et al.* 2018).

Diferentes especies de HMAs

En el campo, múltiples HMAs de diferentes especies, pueden co-colonizar las raíces, siendo detectables múltiples especies de HMAs en solo un fragmento de raíz de 1 cm de largo (van Tuinen *et al.* 1988). Por tanto, las raíces de campo pueden considerarse como un mosaico de las diversas funcionalidades de los diferentes HMAs (Jansa 2008); como alternativa, sólo una parte de la unidad de infección por HMA que coloniza la raíz puede contribuir temporalmente a las funciones particulares en respuesta a las condiciones ambientales específicas (Compant *et al.* 2010). Sin embargo, la dinámica de la funcionalidad de los respectivos HMAs en las raíces de campo ha sido poco estudiada. Los factores abióticos y bióticos pueden influir en la composición de los HMAs, al menos durante un período prolongado (Xu *et al.* 2017), pero los efectos a corto plazo de dichos factores ambientales también pueden influir en los diversos HMAs activos (funcionales), así como en la funcionalidad de las micorrizas como una totalidad en las condiciones de campo. Por ejemplo, no todas las unidades de infección que contienen los arbuscúlos en las raíces cultivadas en los suelos de campo son metabólicamente activas (Fig. I.3.1) (Kobae *et al.* 2017; Kobae 2019). Se necesitarán más estudios para comprender la dinámica funcional de las micorrizas de campo considerando la dinámica de colonización basada en unidades de infección (Kobar 2019).

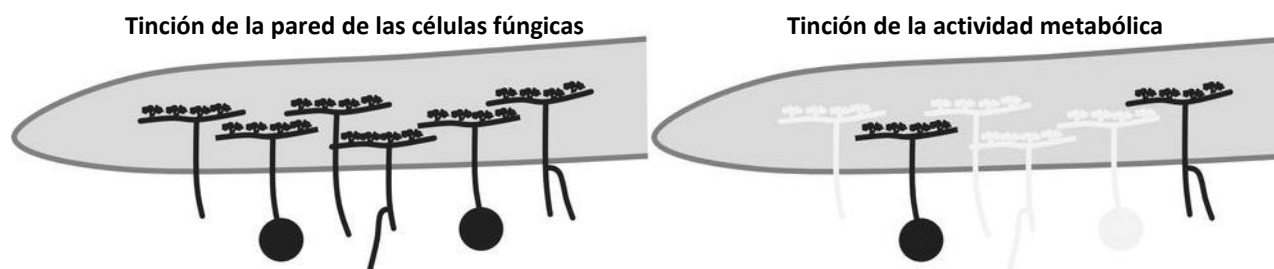


Fig. I.3.1. (Imagen modificada de Kobae 2019) No todas las unidades de infección reveladas con tinción de la pared celular fúngica son metabólicamente activas. Las raíces colonizadas con HMAs nativos en suelos de campo se sometieron a tinción de la pared celular (quitina) y tinción vital para detectar la presencia de HMA y HMA metabólicamente activo, respectivamente (Kobae *et al.* 2017). La tinción vital, que visualiza histoquímicamente la actividad de la succinato deshidrogenasa (SDH), una enzima del ciclo del ácido tricarbóxico en los HMAs, que utiliza la reducción de tetrazolio azul nitro (NBT) en formazán insoluble, detecta la colonización metabólicamente activa (MacDonald & Lewis 1978). El número de unidades de infección detectadas por tinción vital fue menor que el determinado por tinción de la pared celular. En este análisis, se utilizó arroz (*Oryza sativa* L.) como planta hospedadora porque (i) se conoce bien la morfología del desarrollo de las unidades de infección (Kobae & Hata 2010; Kobae & Fujiwara 2014); (ii) las unidades de infección activa rara vez se fusionan en las raíces (Kobae & Fujiwara 2014), probablemente debido al pequeño número de capas de células corticales (Fiorilli *et al.* 2015; Gutjahr *et al.* 2015); y (iii) la tinción vital es conveniente para detectar una sola unidad de infección (Kobae & Hata 2010; Kobae *et al.* 2014).

Para mejor entendimiento de la simbiosis MA Noë y Kiers (2018) utilizan los conceptos de mercados, empresas y cooperativas de micorrizas en similitud con el mundo humano. El mutualismo entre las plantas y los HMAs muestra varias características del mercado, incluida la elección de socios y los ajustes a la oferta y la demanda. Los intercambios de nutrientes a través de arbuscúlos formados comunmente reducen los costos comerciales de la misma manera que la formación de empresas reduce los "costos de transacción" en los mercados humanos. Las plantas pueden discriminar entre arbuscúlos individuales, que están asociados con subconjuntos de los muchos núcleos que se encuentran en un solo hongo (Noë & Kiers 2018). Los subconjuntos de núcleos polimórficos que actúan al unísono son como "cooperativas", instituciones a medio camino entre comerciantes y empresas que actúan de forma independiente, que ayudan a los comerciantes a coordinar sus estrategias comerciales y reducir la competencia entre ellos.

Comerciar con múltiples socios tiene dos ventajas principales. En primer lugar, induce a una competencia superior y, en segundo lugar, es una forma de cobertura de apuestas. Hay opciones alternativas si un socio deja de comerciar o se pierde debido a patógenos, herbívoros u otras causas. La cobertura de apuestas puede explicar parcialmente por qué las plantas que invierten más en el comercio de micorrizas no reciben constantemente más a

cambio (Walder *et al.* 2012) y por qué los hongos se conectan a plantas de diferentes especies, edades y estados de nutrientes, incluidos hospedantes de baja calidad (Knecht *et al.* 2016). La pregunta no es solo cómo seleccionar los socios más rentables, sino también cómo llegar al número óptimo de socios, a la combinación correcta de diferentes tipos de socios comerciales y a la inversión adecuada en cada uno de ellos. Un modelo reciente predice una "discriminación proporcional lineal": cada comerciante asigna recursos a sus socios en proporción a la cantidad relativa de beneficios que recibe de ellos (Wyatt *et al.* 2014), pero se necesita trabajo experimental para probar estas suposiciones (Noë & Kiers 2018).

Factores bióticos

Se puede predecir que también factores bióticos como patógenos microbianos, plagas de insectos o comunidades microbianas de la rizosfera o filosfera influyen en la capacidad de respuesta a la MA (Berger & Gutjahr 2021), aunque esto hasta ahora apenas se ha estudiado. Especialmente las bacterias solubilizadoras de nutrientes, que pueden tener efectos sinérgicos con los HMAs (Piccini & Azcon 1987), pueden desempeñar un papel importante. Además, se informó que algunas cepas de las bacterias rizobios pueden estimular la colonización de raíces por HMAs para un cultivar de trigo (*Energo*), pero no para otro (*Numeric*) (Bartoli *et al.* 2020), lo que sugiere factores genéticos vegetales que influyen en el efecto promotor de los rizobios. Algunas comunidades de bacterias del suelo pueden suprimir los HMAs y el desarrollo de su micelio extrarradical (Svenningsen *et al.* 2018; Cruz-Paredes *et al.* 2019). Será interesante investigar si existen aislamientos de hongos resistentes a estas comunidades bacterianas perjudiciales (Berger & Gutjahr 2021), si se trata de un efecto directo sobre el hongo o si algunas bacterias actúan a través de la planta, por ejemplo, reduciendo la respuesta de las plantas a las señales simbióticas de los hongos, la exudación de señales simbióticas de las plantas o estimulando la exudación radical de metabolitos secundarios tóxicos para el hongo (Nadal & Paszkowski 2013).

Disponibilidad de fósforo en suelo

La presencia de HMAs en las plantas puede estar limitada en los sistemas de producción hortícola con alto aporte de fósforo. Se ha encontrado que la aplicación a largo plazo de fertilizantes fosfatados tiene un impacto negativo significativo en la diversidad y actividad de las comunidades de HMAs (Cheng *et al.* 2013). La aplicación de P a los suelos durante varios años tiene un impacto relativamente bajo en los HMAs, mientras que los períodos más largos durante varias décadas pueden resultar en las comunidades de hongos significativamente alteradas, tanto en la abundancia como en la diversidad de la población (Beauregard *et al.* 2013; Cheng *et al.* 2013). Parece probable que los sistemas agrícolas modernos que dependen de aportes continuos de P para mantener la productividad de los cultivos (Simpson *et al.* 2011), puedan tener efectos negativos a largo plazo en la composición de las comunidades de HMAs.

1.3.2. Tipos de propágulos de HMAs y su eficacia a la hora de colonizar una raíz hospedadora

La colonización de raíces por los HMAs puede surgir de tres fuentes principales de inóculo en el suelo: **esporas**, **fragmentos de raíces infectadas** e **hifas**, denominados colectivamente propágulos (Smith & Read 2008). Las esporas grandes con paredes gruesas resistentes y numerosos núcleos son estructuras de supervivencia a largo plazo con cierta capacidad de dispersión por el viento y el agua (Koske & Gemma 1990; Friese & Allen 1991; Gemma & Koske 1992) y también por animales. Las **esporas** y los **esporocarpos** pueden sobrevivir al paso a través de las entrañas de varios invertebrados, aves y mamíferos diferentes y pueden dispersarse localmente a través de movimientos de animales, aunque la transmisión real no se ha demostrado directamente en todos los casos (McIlveen & Cole 1976; Daniels & Hetrick 1984; Reddell & Spain 1991; McGee & Baczocho 1994; Reddell *et al.* 1997a). La distribución de esporas y fragmentos de raíces en el suelo se ve alterada por las actividades de excavación de animales grandes y pequeños y se han documentado cambios en el desarrollo de micorrizas asociados con los montículos de hormigas y ardillas (Koide & Mooney 1987; Allen & McMahon 1988; Friese & Allen 1993).

Durante muchos años se asumió que las **esporas** eran los propágulos más importantes, posiblemente los únicos (Smith & Read 2008). Usando técnicas de tamizado húmedo se describieron las esporas de muchas especies de HMAs, y se aprendió mucho sobre su distribución y frecuencia en el suelo y su papel en la colonización de raíces. El ensamblaje de esporas en un sitio puede estar compuesto por alrededor de 20-50 especies en algunos casos (Bever *et al.* 2001; Fitter 2005), abarcando diferentes edades y diferentes estados de latencia o quiescencia (Tommerup 1983). Se sabe

poco sobre el momento de la germinación y la infectividad de comunidades tan complejas en el suelo, pero la germinación de algunas especies puede ser escasa o producirse de forma bastante lenta y variable, lo que proporciona un depósito de inóculo que persiste durante muchos años pero que no siempre es importante en las primeras de la colonización de sistemas de raíces (McGee 1989; Braunberger *et al.* 1994; Merryweather & Fitter 1998a).

Los HMAs muestran diferentes capacidades para colonizar las raíces a partir de diferentes fuentes de inóculo. Klironomos y Hart (2002) probaron la capacidad de tres tipos de inóculo (**esporas, fragmentos de raíces frescas con hifas adheridas y fragmentos de hifas**) de ocho HMAs para colonizar raíces de *Allium porrum*. Mostraron que *Glomus* y *Acaulospora* spp. colonizan las raíces a partir de las tres fuentes de inóculo, pero *Scutellospora* y *Gigaspora* parecen depender completamente de las esporas. Sin embargo, esta investigación no probó el potencial de las hifas aún adheridas a las plantas vivas para iniciar la colonización.

En muchos hábitats, las **redes de hifas** persistentes en el suelo (Fig. 1.2.1; Fig. 1.2.2; Tab. 1.2.2), junto con los **fragmentos de raíces** (Fig. 1.2.2), son los principales medios por los cuales las plantas se colonizan incluso cuando también hay importantes poblaciones de esporas (Hepper 1981; Smith & Smith 1981; Tommerup & Abbott 1981; Birch 1986; Jasper *et al.* 1992; Merryweather & Fitter 1998c). En consecuencia, a medida que una plántula crece en una comunidad establecida, se vincula a una compleja red subterránea de micelio de diferentes especies de hongos y de raíces que crecen a partir de plantas de diferentes especies y edades. Incluso en ambientes altamente estacionales, donde las plantas pueden faltar durante parte del año, hay evidencia de que las redes miceliales persisten en suelos secos o congelados y juegan un papel importante en la colonización de nuevas generaciones de plantas (Smith & Read 2008). Desde la perspectiva de los hongos, la supervivencia y la propagación de las redes miceliales para colonizar nuevas plantas es un proceso crucial de la búsqueda (del barrido) de alimentación que proporciona las fuentes continuas de carbono orgánico (Olsson *et al.* 2002). La interrupción de la red por perturbación puede resultar en una infeciosidad muy reducida del suelo y menores tasas de absorción de nutrientes tanto por los cultivos agrícolas como por las especies de plantas nativas (Birch 1986; McGonigle & Fitter 1988a; Jasper *et al.* 1989, 1991, 1992; Evans & Miller 1990; Miller & Jastrow 1992b; Miller & Lodge 1997; Merryweather & Fitter 1998c; McGonigle & Miller 2000).

Los propágulos de los HMAs existen como **esporas, hifas vivas, vesículas aisladas, segmentos de raíces micorrícicas o suelo colonizado** (Diop *et al.* 1994a). Los **segmentos de raíces** y las **esporas aisladas** de cultivos en maceta abierta (Gilmore 1968) de plantas inoculadas con HMAs han sido la fuente habitual de inóculo de MA con fines de investigación (Ferguson & Woodhead 1982). Sin embargo, este tipo de inóculo ocupa un gran espacio en la producción y es propenso a la contaminación incluso con un buen cuidado fitosanitario (Ames & Linderman 1978). La producción de propágulos en condiciones asépticas es el método más prometedor para obtener el inóculo libre de patógenos de alta calidad que se requiere para los fines de investigación (Rodrigues & Rodrigues 2013), pero también para la agricultura industrial.

El estudio de Barceló *et al.* (2020) demostró una evidencia directa de una relación entre la abundancia de HMAs en el suelo y las raíces a nivel del ecosistema, lo que sugiere que los fotosintatos de la planta hospedadora se distribuyen proporcionalmente entre el micelio intrarradical y extrarradical.

1.3.3. Interacciones de la micorriza arbuscular con microorganismos del suelo – micorrizosfera

Dentro de la comunidad microbiana del suelo los HMAs son bien conocidos por su capacidad para mejorar la absorción de nutrientes de las plantas, mejorar el crecimiento de las plantas e influir en el funcionamiento del ecosistema (Smith & Read 2008). Hasta el 50% de la biomasa microbiana del suelo consiste en HMAs (Olsson *et al.* 1999). La colonización de los HMAs afecta la estructura y diversidad de las comunidades microbianas de la rizosfera dando paso a la denominada micorrizosfera (Barea *et al.* 2013b; Azcón-Aguilar & Barea 2015). La inoculación con micorrizas mejora el establecimiento de las bacterias tanto inoculadas como autóctonas, que a su vez potencian la colonización por MA (Toljander *et al.* 2007).

Varias investigaciones multimodales mostraron la ocurrencia de diversos ensamblajes de las comunidades bacterianas que viven en la micorrizosfera estrictamente asociadas con las esporas de HMAs, el micelio extrarradical y las raíces micorrizadas (Turrini *et al.* 2018). El uso del microscopio electrónico de transmisión permitió la detección de las endobacterias no cultivables dentro de las esporas de algunas especies de HMAs (Mosse 1970; Bianciotto *et al.* 1996) y de las bacterias de vida libre incrustadas en las capas de la pared de las esporas o en los micronichos formados por las

hifas peridiales entretejadas alrededor de las esporas en los esporocarpos (Ames *et al.* 1989; Filippi *et al.* 1998). Los estudios moleculares confirmaron la aparición de los endosimbiontes no cultivables y relacionados con Mollicutes (Desirò *et al.* 2014) o las bacterias estrictamente asociadas con las esporas de diferentes taxones de HMAs, afiliadas a *Cellvibrio*, *Chondromyces*, *Flexibacter*, *Lysobacter* y *Pseudomonas* (Roesti *et al.* 2005), Proteobacterias y Actinobacterias (Long *et al.* 2008) y Actinomycetales, Bacillales, Rhizobiales, Pseudomonadales, Burkholderiales, incluidos *Arthrobacter*, *Streptomyces*, *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Herbaspirillum*, *Massilia*, *Rhizobium* y *Sinorhizobium* (Agnolucci *et al.* 2015).

En general, los estudios ultraestructurales y moleculares revelaron la complejidad y diversidad de las comunidades bacterianas que viven asociadas con los HMAs, lo que sugiere sus roles funcionales importantes como las bacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PCPs) y las bacterias ayudantes de micorrizas (BAMs), capaces de promover la actividad y el desarrollo de los HMAs (Turrini *et al.* 2018). Sin embargo, para verificar tal hipótesis y desentrañar las interacciones fisiológicas entre los HMAs y las bacterias asociadas que posiblemente conduzcan a efectos sinérgicos positivos en la nutrición y la salud de las plantas, es crucial aislar las bacterias en cultivo puro. Utilizando los enfoques dependientes del cultivo, muchos autores obtuvieron una serie de las cepas bacterianas de la esporosfera de *Glomus versiforme* y *Glomus clarum* (Mayo *et al.* 1986; Xavier & Germida 2003), *Gigaspora margarita* (Cruz *et al.* 2008), *Glomus mosseae* y *Glomus intraradices* (sin. *Rhizophagus intraradices*) (Bharadwaj *et al.* 2008b; Battini *et al.* 2016b), la mayoría de las cuales se estudiaron más a fondo para las actividades de PCPs, con el objetivo de su posible utilización, ya sea como cepas individuales o como consorcios, como agentes de biocontrol, biofertilizantes y biopotenciadores (Rouphael *et al.* 2015).

Ya en 1959 se estudiaron las bacterias del suelo por su capacidad para afectar la germinación de las esporas de HMAs y el crecimiento de las hifas (Mosse 1959). Los trabajos posteriores confirmaron su papel funcional en la promoción de la actividad micorrícica (Azcón 1989) y propusieron el término “ayudantes de micorrizas” para dichas bacterias (Frey-Klett *et al.* 2007). Muchas actinobacterias aisladas del suelo, en particular las especies pertenecientes a los géneros *Streptomyces* y *Corynebacterium*, así como especies de *Pseudomonas* aumentaron la germinación de esporas de *Glomus versiforme*, *G. mosseae* y *G. margarita* (Mayo *et al.* 1986; Tylka *et al.* 1991; Carpenter-Boggs *et al.* 1995), mientras que *Klebsiella pneumoniae* y *Trichoderma* sp. mejoraron el crecimiento de germinaciones en *Glomus deserticola* y *G. mosseae* (Will & Sylvia 1990; Calvet *et al.* 1992). Las bacterias aisladas de la micorrizosfera, ya sea de las raíces micorrizadas o de las esporas e hifas de HMAs, pudieron mejorar la germinación de las esporas, el crecimiento germinativo y la colonización de las raíces de HMAs (Mayo *et al.* 1986; Xavier & Germida 2003; Giovannetti *et al.* 2010). Una de las posibles explicaciones mecanicistas del fenómeno se basa en la capacidad de varias bacterias para descomponer biopolímeros insolubles como la quitina y el quitosano, los dos constituyentes principales de las paredes de las esporas de HMAs, impulsando así la germinación (Turrini *et al.* 2018). Tal hipótesis está respaldada por el frecuente aislamiento de bacterias quitinolíticas de las esporas de *Glomus macrocarpum*, *G. mosseae* y *Rhizophagus intraradices* (Ames *et al.* 1989; Filippi *et al.* 1998; Battini *et al.* 2016b). Las bacterias de la micorrizosfera y la esporósfera pueden actuar como los “ayudantes de micorrizas” también mejorando el crecimiento del micelio extrarradical (MER), la fina red absorbente de las hifas que se extiende alrededor de las raíces (Turrini *et al.* 2018). Los estudios *in vitro* mostraron que la longitud del MER de *Glomus intraradices* y *Rhizophagus irregularis* aumentó con *Paenibacillus rhizosphaerae*, *Rhizobium etli* y varias cepas de *Azospirillum* y *Pseudomonas* (Bidondo *et al.* 2011; Ordoñez *et al.* 2016). Respectivamente, las investigaciones *in vivo* confirmaron un gran crecimiento del MER, impulsado por *Pseudomonas fluorescens*, *Burkholderia cepacia*, *Sinorhizobium meliloti* y *Streptomyces* spp. en *Glomus caledonium*, *G. intraradices* y *Rhizophagus irregularis* (Ravnskov & Jakobsen 1999; Battini *et al.* 2017). Además, se aislaron varias bacterias productoras del ácido indol acético de las esporas de *G. mosseae* y *R. irregularis*, incluidas varias especies de actinobacterias, *Paenibacillus favisporus*, *S. meliloti* y *Fictibacillus barbaricus* (Bidondo *et al.* 2011; Battini *et al.* 2017).

Más allá de la actividad de “ayudante de micorrizas”, la microbiota asociada a los HMAs es fundamental para el mantenimiento de la salud de las plantas, ya que puede proteger a las plantas de las enfermedades transmitidas por el suelo y el estrés abiótico (Turrini *et al.* 2018). De hecho, algunas cepas fueron capaces de inhibir el crecimiento de patógenos fúngicos ya sea produciendo los antibióticos (Li *et al.* 2007; Bharadwaj *et al.* 2008a) o compitiendo por la nutrición de hierro al secretar los sideróforos, los compuestos quelantes de hierro de alta afinidad capaces de unirse al Fe³⁺ soluble (Whipps 2001; Battini *et al.* 2016b). Curiosamente, las cepas bacterianas *Massilia* sp. RK4 y *Pseudomonas koreensis* S2CB35 asociadas a HMAs mejoran la tolerancia del maíz a la salinidad (Krishnamoorthy *et al.* 2016; Selvakumar *et al.* 2018).

Cabral *et al.* (2019) observaron los cambios en la microbiota de la hifosfera influenciados por el ataque del hongo fitopatógeno *Botrytis fabae* sobre las plantas de haba (*Vicia faba*), además de la capacidad de HMA a informar a las plantas vecinas sobre el ataque del fitopatógeno. Varios estudios han informado sobre los efectos supresivos y

sinérgicos en la comunidad microbiana de la hifosfera de HMAs (Welc *et al.* 2010; Battini *et al.* 2016), con efectos diferenciales en bacterias Gram-negativas y Gram-positivas (Battini *et al.* 2016; Lasudee *et al.* 2018). Además, el estudio de Mansfeld-Giese *et al.* (2002) informó que se observó un aumento en la densidad de especies Gram-positivas específicas asociadas con el micelio de *Rhizopogon irregularis* (anteriormente *Glomus intraradices*).

Otro papel esencial que desempeña la microbiota asociada a los HMAs está representado por la solubilización de P, un nutriente mineral clave que está escasamente disponible para las plantas en la mayoría de los suelos agrícolas, como resultado de su inmovilización y precipitación con otros minerales del suelo: el hierro y el aluminio en suelos ácidos y el calcio en suelos alcalinos (Turrini *et al.* 2018). Las bacterias movilizadoras de P se aislaron de las esporas de HMAs *G. mosseae* y *R. intraradices*, y se atribuyeron a las especies *Streptomyces* y *Leifsonia* (Mohandas *et al.* 2013) y *Streptomyces* spp., *Bacillus pumilus*, *Lisinobacillus fusiformis* y *S. meliloti* (Battini *et al.* 2016b). Dichas bacterias representan una estrategia sostenible para la movilización de la reserva de P del suelo y la facilitación de la absorción de P por las plantas micorrícicas (Battini *et al.* 2017).

Además, la adquisición de N, un nutriente vegetal importante, puede estar mediada por las bacterias asociadas a HMAs, como diferentes especies de los fijadores de N de *Rhizobium* y *Sinorhizobium*, aisladas de las esporas de HMAs (Bharadwaj *et al.* 2008a; Agnolucci *et al.* 2015; Battini *et al.* 2016b). Por otra parte, las evidencias sugirieron que las bacterias aisladas de las esporas de HMAs pueden mejorar la concentración del compuesto promotor de la salud, el ácido rosmarínico, en las plantas de albahaca, al modular la expresión de los genes involucrados en su biosíntesis (Battini *et al.* 2016a).

La simbiosis MA no se produce de forma aislada - el crecimiento de HERs aumenta el flujo de carbono hacia el suelo e influye en su distribución espacial a medida que las HERs penetran en los microporos del suelo inaccesibles para las raíces (Johnson *et al.* 2002; Finlay 2008; Kaiser *et al.* 2015). En el proceso, las HERs interactúan con las comunidades microbianas del suelo (Emmett *et al.* 2021) – las imágenes NanoSIM y el rastreo de ¹³C han proporcionado las evidencias directas de que las HERs trasladan rápidamente el carbono de las plantas a los microorganismos del suelo en el proceso de adquisición de nutrientes minerales (Kaiser *et al.* 2015; Nuccio *et al.* 2013; Wang *et al.* 2016). Las asociaciones entre las bacterias del suelo y las HERs son, por tanto, un vínculo fundamental en la ecología y la función de la simbiosis MA en los ecosistemas naturales y gestionados (Emmett *et al.* 2021).

La importancia potencial de las comunidades microbianas asociadas a las HERs puede apreciarse a la luz de los conocimientos adquiridos a partir de los genomas de varios HMAs, que en gran medida carecen de genes que codifican fitasas y fosfatasa secretadas (Tisserant *et al.* 2013; Sun *et al.* 2019), así como genes necesarios para la degradación de la lignina y carbohidratos complejos que se encuentran en las paredes celulares de las plantas (Tisserant *et al.* 2013; Sun *et al.* 2019; Lin *et al.* 2014; Kobayashi *et al.* 2018; Morin *et al.* 2019; Venice *et al.* 2020). Esta falta de capacidades enzimáticas predice una dependencia de las comunidades microbianas del suelo para la liberación de nutrientes minerales esenciales a partir de formas orgánicas complejas. La influencia de las HERs micorrícicas en el ciclo de nutrientes y, hasta cierto punto, en las comunidades microbianas se ha evaluado utilizando mesocosmos compartimentados o núcleos de malla que excluyen las raíces. Estos estudios documentaron mayores tasas de descomposición y mineralización del nitrógeno del suelo y de los residuos orgánicos en la hifosfera, la zona del suelo influenciada por las HERs (Nuccio *et al.* 2013; Hodge 2001; Herman *et al.* 2012). Mientras tanto, los cambios en la composición de la comunidad bacteriana se revelaron utilizando los análisis de ácidos grasos fosfolípidos y los microarrays de rRNA 16S (Herman *et al.* 2012; Nuccio *et al.* 2013). El fitato es una forma dominante de fósforo orgánico en muchos suelos (Schachtman *et al.* 1998) [20] y los núcleos de malla enriquecidos en fitato mostraron un aumento de las actividades de fosfatasa y fitasa alrededor de las HERs, y un enriquecimiento de las bacterias productoras de fosfatasa alcalina asociadas con las HERs (Tarafdar & Marschner 1994; Wang *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2018). Los diversos efectos positivos de las bacterias individuales se conocen desde hace mucho tiempo (Mosse 1962; Frey-Klett *et al.* 2007), pero las comunidades microbianas asociadas a HMAs apenas están comenzando a describirse (Agnolucci *et al.* 2015; Iffis *et al.* 2016; Zhang *et al.* 2018; Emmett *et al.* 2021) y sus funciones aún no están completamente determinadas. Es importante destacar que las interacciones de los HMAs con las comunidades microbianas del suelo no se limitan a respuestas facilitadoras o mutualistas, ya que la biota del suelo parece inhibir diferencialmente la colonización y la actividad de los HMAs en algunos suelos, mientras que en los mismos suelos pasteurizados con vapor no se observó tal inhibición (Svenningsen *et al.* 2018; Cruz-Paredes *et al.* 2019). *Acidobacteria*, *Acidothermus*, *Xanthomonadaceae*, *Archaeorhizomyces* sp., *Mortierella humilis* y algunas *Mycena* spp. fueron significativamente más abundantes en suelos supresores de HMAs (Cruz-Paredes *et al.* 2019) y, por lo tanto, pueden ser antagonistas directos de los HMAs. Esto implica que el funcionamiento de los HMAs en los ecosistemas naturales está fuertemente modulado por microorganismos específicos del suelo (Cruz-Paredes *et al.* 2019).

Emmett *et al.* (2021) observaron a través de experimentos y suelos un enriquecimiento constante de miembros bacterianos de *Betaproteobacteriales*, *Myxococcales*, *Fibrobacterales*, *Cytophagales*, *Chloroflexales* y *Cellvibrionales* en las muestras de HERs, mientras que una variación entre muestras de diferentes suelos se observó principalmente en los rangos taxonómicos más bajos. La comunidad microbiana asociada a las HERs se conservó entre dos especies de hongos ensayadas, *Glomus versiforme* y *Rhizophagus irregularis*, aunque *R. irregularis* ejerció una selección más fuerte y mostró un mayor enriquecimiento para los taxones en *Alphaproteobacteria* y *Gammaproteobacteria*. Una comunidad distinta se estableció dentro de los 14 días posteriores al acceso de las hifas al suelo. La identificación de una comunidad conservada asociada a HERs es consistente con el concepto de un microbioma de HMA y puede ayudar a la caracterización de interacciones facilitadoras y antagonistas que influyen en la simbiosis planta-hongos (Emmett *et al.* 2021).

Hestrin *et al.* (2019) mostraron que las sinergias entre el HMA *Rhizophagus irregularis* y las comunidades microbianas del suelo tienen un efecto altamente no aditivo sobre la adquisición de nitrógeno por la especie herbácea *Brachypodium distachyon*. Estas sinergias microbianas multipartitas dan como resultado una duplicación del nitrógeno que las plantas micorrizadas adquieren de la materia orgánica y un aumento de diez veces en la adquisición de nitrógeno en comparación con las plantas no micorrizadas que crecen en ausencia de comunidades microbianas del suelo. Esta relación multipartita previamente no cuantificada puede contribuir a más de 70 Tg de nitrógeno vegetal asimilado anualmente, desempeñando así un papel fundamental en el ciclo de nutrientes global y la función del ecosistema (Hestrin *et al.* 2019).

Se sabe que algunas bacterias de la rizosfera facilitan la formación de micorrizas y el término "*bacterias ayudantes de micorrizas*" (BAMs; sinónimos – "*bacterias auxiliares de micorrizas*", "*bacterias facilitadoras de la micorrización*"; en inglés - "*mycorrhiza-helper-bacteria*", MHB) se acuñó para referirse a estas bacterias (Frey-Klett *et al.* 2007). Las BAMs producen los compuestos o crean las condiciones que aumentan la tasa de germinación de las esporas y/o estimulan el micelio de los HMAs en la rizosfera. Se ha sugerido que la producción de hormonas vegetales por los microorganismos del suelo puede mediar estos procesos (Pivato *et al.* 2009; Larsen *et al.* 2009).

La colonización de raíces por HMAs cambia muchos aspectos de la fisiología de las plantas, incluida la composición de nutrientes minerales de los tejidos de las plantas, el equilibrio hormonal de las plantas y los patrones de asignación de C (Azcón-Aguilar & Barea 2015). Estos cambios alteran la composición química de los exudados radicales y, en consecuencia, afectan tanto cuantitativa como cualitativamente a las poblaciones microbianas de la rizosfera. Por lo tanto, la rizosfera da como resultado un nuevo entorno, la micorrizosfera (Barea *et al.* 2013a). También se propusieron terminologías alternativas, como micosfera o hifosfera, en referencia al ambiente creado por la presencia del micelio MA fuera de la rizosfera, ya que el hongo suministra fuentes de C e introduce un nuevo ambiente físico para las poblaciones microbianas del suelo (Azcón-Aguilar & Barea 2015). Sin embargo, de manera genérica, el término micorrizosfera se suele utilizar para referirse a la rizosfera de una planta micorrícica (Finlay 2008).

Interacciones de micorrizosfera para mejorar la adquisición de P de la planta

Desde los experimentos pioneros de Azcón *et al.* (1976) varios estudios han demostrado que las interacciones de la micorrizosfera que involucran microorganismos movilizadores de P son relevantes para el ciclo del P y su absorción por la planta (Barea *et al.* 2002; Zaidi & Khan 2007; Zhang *et al.* 2014). Las bases de estas interacciones se basan en tres hechos clave (Barea *et al.* 2005):

- (i) El micelio externo de los HMAs actúa como un puente entre las raíces y los microhábitats del suelo circundante que dan acceso al Pi desde la solución del suelo más allá de la zona de agotamiento del Pi que rodea las raíces.
- (ii) Las actividades impulsadas por los microorganismos pueden liberar iones de Pi de las fuentes de P escasamente disponibles, pero estos iones pueden estar sujetos a las reacciones adicionales en el suelo, por ejemplo, mediante la refijación en los componentes del suelo o la inmovilización en la biomasa microbiana.
- (iii) Si el Pi disponible por los microorganismos que movilizan P en los microhábitats de suelo discretos puede ser absorbido de manera más eficiente por un micelio MA, entonces la interacción microbiana resultante actuaría sinérgicamente para mejorar el suministro de P a la planta hospedadora.

La simbiosis tripartita en leguminosas

La coexistencia de las bacterias endofíticas y los hongos que habitan el sistema radical de las plantas leguminosas fue descrita por primera vez por Janse (1896). Asai (1944) fue el primero en sugerir que la nodulación de las raíces por bacterias rizobianas dependía de la colonización con las micorrizas. A partir de estos estudios pioneros, se describió el alto nivel micotrófico de las plantas leguminosas y el efecto de los HMAs en la mejora de la nodulación y la fijación de

N₂ en diferentes situaciones (consultar Azcón & Barea 2010 para referencias). En realidad, los rizobios, los HMAs y las leguminosas hospedadoras interactúan tanto a nivel de colonización como en el funcionamiento simbiótico. Curiosamente, la nodulación de leguminosas y la micorrización arbuscular (e incluso algunas interacciones entre plantas y parásitos) comparten algunas similitudes en los modelos de reconocimiento y señalización, como lo demuestra el uso de tecnologías "ómicas" (Parniske 2008; Genre & Bonfante 2010; Jayaraman *et al.* 2012).

Azcón y Barea (2010) revisaron numerosos estudios sobre las bases fisiológicas y bioquímicas de las interacciones entre los HMAs, los rizobios y las leguminosas, y concluyeron que la razón principal del efecto beneficioso de los HMAs sobre la formación y el funcionamiento de los nódulos es el suministro de P para satisfacer su alta demanda en los procesos involucrados en la fijación de N₂, lo que lleva a una mayor tasa de fijación de nitrógeno. Claramente, las interacciones de la micorrizosfera en las plantas leguminosas tienen un significado relevante en el ciclo del N y P en la biosfera para beneficiar la agricultura sostenible y para mejorar la productividad de los ecosistemas naturales donde las leguminosas son componentes clave de las comunidades vegetales (Courty *et al.* 2015).

Micorrizosfera y consorcios microbianos

El manejo de las interacciones de la micorrizosfera (adaptación de la micorrizosfera), que implica la coinoculación con los HMAs seleccionados y otros microorganismos beneficiosos, se reconoce como una herramienta biotecnológica viable para mejorar el crecimiento y la salud de las plantas y la calidad del suelo (Barea *et al.* 2013a).

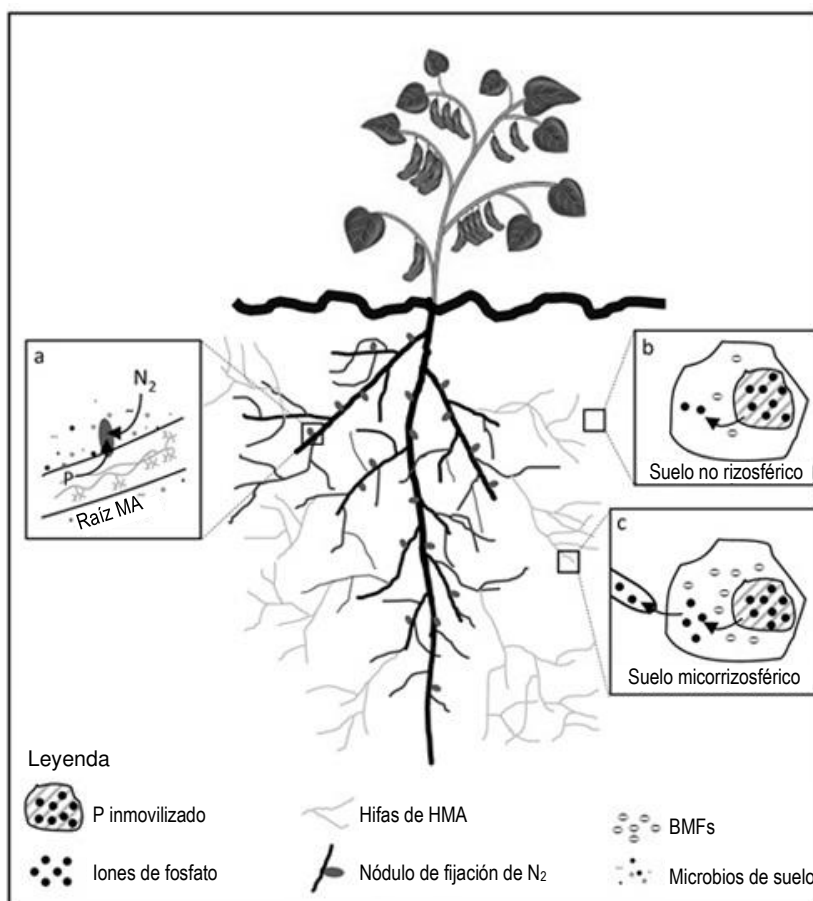


Fig. I.3.2. Interacciones en la micorrizosfera (Azcón-Aguilar & Barea 2015) que involucran los HMAs, las bacterias movilizadoras de fosfato (BMFs) y los rizobios para beneficiar la nutrición de las plantas: (a) los HMAs proporcionan P para el proceso de fijación de N₂ de alta demanda energética; (b) el acceso limitado de plantas al Pi movilizado por BMFs en suelo no rizosférico; (c) la captación por los HMAs y el transporte del Pi movilizado por BMFs en la micorrizosfera.

La mayoría de los estudios de adaptación de la micorrizosfera en relación con la adquisición de N y/o P por la planta hospedadora MA común involucran rizobios nodulantes fijadoras de N₂ y/o bacterias movilizadoras de fosfato (Barea *et al.* 2005; Azcón & Barea 2010). La Figura I.3.2 ilustra estas interacciones. Además, los estudios de coinoculación con los HMAs y las bacterias *Azospirillum* spp. también se han informado (Barea *et al.* 2005, 2013a). Estas bacterias parecen actuar principalmente cambiando la morfología, geometría y fisiología del sistema radical a través de la producción de hormonas vegetales, lo que resulta en una mayor capacidad de las raíces para capturar N de la solución del suelo (Dobbelaere *et al.* 2001; Hartman & Bashan 2009; Gutiérrez-Mañero & Ramos-Solano 2010). Algunos estudios mostraron que *Azospirillum* mejora la colonización MA y la respuesta de la planta y que, a la inversa, los HMAs

favorecieron el establecimiento de *Azospirillum*. Una mejora de la biomasa y la acumulación de N en plantas doblemente inoculadas suelen encontrarse (Vázquez *et al.* 2000; Russo *et al.* 2005; Miyauchi *et al.* 2008).

La colonización de las raíces de maíz por HMA *Rhizophagus irregularis* produjo grandes respuestas de crecimiento de plantas, mientras que siete cepas bacterianas aisladas de las esporas de HMAs facilitaron aún más el crecimiento de las raíces y la absorción de P al promover el desarrollo de micelio extraradical de HMA (Battini *et al.* 2017). Entre las cepas probadas, *Streptomyces* sp. W94 produjo los mayores aumentos en la captación y translocación de ³³P, mientras que *Streptomyces* sp. W77 mejoró altamente la absorción específica de ³³P por longitud de hifa (Battini *et al.* 2017), otras bacterias (*Lysinibacillus fusiformis*, *Sinorhizobium meliloti*, *Bacillus* sp., *Streptomyces* spp.) también mostraron mejor absorción de P en las plantas micorrizadas en comparación con no micorrizadas. La relación positiva entre la absorción de P mediada por HMA y el contenido de P en la parte aérea fue influenciada significativamente por los inoculantes bacterianos, y tales resultados enfatizan la importancia potencial de manejar tanto los HMAs como su microbiota para mejorar la adquisición de P por los cultivos (Battini *et al.* 2017).

El desarrollo y desempeño de HMA puede estar mediado por un tercer componente de la simbiosis, representado por las comunidades bacterianas muy diversas que viven asociadas con esporas y micelio de HMA (microbiota micorrizosférica) (Roesti *et al.* 2005; Long *et al.* 2008; Naumann *et al.* 2010; Desito *et al.* 2014; Agnolucci *et al.* 2015). Estas bacterias beneficiosas mostraron funciones clave de promoción del crecimiento de las plantas que abarcan la fijación de nitrógeno, la solubilización de P, la producción de ácido indol acético (IAA), sideróforos y antibióticos, que proporcionan nutrientes fundamentales y factores de crecimiento (Rouphael *et al.* 2015; Barea *et al.* 2002; Xavier & Germida 2003; Bharadwaj *et al.* 2008a, 2008b; Cruz & Ishii 2011). Recientemente, un enfoque dependiente del cultivo permitió el aislamiento en cultivo puro de 374 cepas bacterianas estrictamente asociadas con esporas de *Rhizophagus irregularis* (anteriormente *Glomus intraradices*) y la selección de cepas de *Sinorhizobium meliloti*, *Streptomyces* spp., *Arthrobacter phenanthrenivorans*, *Nocardiodes albus*, *Bacillus* sp. grupo *pumilus*, *Fictibacillus barbaricus* y *Lysinibacillus fusiformis* que muestran varias actividades de promoción del crecimiento de las plantas, incluida la mineralización de P a partir de fitato. y solubilización de P mineral (Battini *et al.* 2016).

Wamberg *et al.* (2003) mostraron el aumento de las poblaciones bacterianas en el suelo con la aplicación de HMA *Rhizophagus irregularis* (2-3 veces más en comparación con control) y afecto la comunidad bacteriana de la rizosfera (según los análisis de ADN) reduciendo las poblaciones de protozoos en algunas etapas fenológicas de las plantas de guisante (*Pisum sativum*).

Desde una consideración ambiental o de la comunidad del suelo, las asociaciones de hongos y plantas en las simbiosis micorrícicas se pueden ver en un gradiente de asociación creciente de la comunidad de la planta y el suelo (Tab. I.3.1; Panwar *et al.* 2008).

Tab. I.3.1. Comparación de propiedades de suelos no rizosféricos, rizosféricos y micorrizosféricos (modificado de Panwar *et al.* 2008).

No rizosfera	Rizosfera	Micorrizosfera
–Todas las tasas del ciclo biogeoquímico están limitadas por la disponibilidad de materia orgánica (humus)	–Ciclo biogeoquímico máximo (<i>pero muy relacionado con las micorrizas debido a que más 90% de las especies de las plantas son micorrícicas, aproximadamente 80% - MAs</i>)	–Todos los ciclos biogeoquímicos están respaldados y controlados tanto por los aportes de las plantas como por el contenido de humus del suelo
–Los nutrientes pueden ser lixiviados al tejido radical o a las aguas subterráneas –Los nutrientes pueden incorporarse directamente en la biomasa	–Nutrientes mineralizados directamente disponibles para la biomasa vegetal, así como para la síntesis de la biomasa microbiana	–Nutrientes incorporados en la biomasa fúngica y transportados al tejido vegetal
–Biomasa microbiana limitada por recursos de carbono y energía	–La síntesis de biomasa microbiana está controlada por la productividad de la planta y la tasa de producción de exudados de raíces	–Biomasa controlada por productividad vegetal y transferencia de fotosintatos al hongo micorrícico
–Nótese que la actividad metabólica del suelo fuera de la rizosfera no se ve afectada directamente por las interacciones de la rizosfera		–Los hongos micorrícicos pueden entrar en suelos no rizosféricos y catalizar procesos biogeoquímicos

Exudados y cooperación con otros microorganismos

En todos los tipos de micorrizas los hongos producen grandes cantidades de micelio en el suelo. La densidad de longitud de las hifas asociada con una raíz MA puede variar considerablemente, desde tan solo <1 a 223 m/g (Jakobsen *et al.* 1992; Miller *et al.* 1995; Smith *et al.* 2004; Bingham & Biondini 2009); la mayoría de los valores reportados están en el rango desde 2 hasta 40 m/g (Tab. I.3.2). La propagación del micelio resulta en la deposición de cantidades considerables de C orgánico más allá de la zona de la rizosfera (influencia de raíces, ver Tab. I.3.2) y, por lo tanto, influye en las actividades de los organismos del suelo no simbióticos con las plantas. Las hifas de hongos de MA pueden crecer en el suelo al menos 15 cm desde una raíz (Jansa *et al.* 2003).

Las hifas también juegan un papel muy importante en la estabilización de la estructura del suelo, al enredar las partículas del suelo y estabilizar los agregados del suelo, particularmente en el rango de tamaño de 20–250 μm de diámetro (Tisdall & Oades 1982), también temporalmente estables en los rangos superiores a 250 μm hasta al menos 4 mm (Tisdall & Oades 1982, Cavagnaro *et al.* 2006, Augé *et al.* 2004). Los efectos de las hifas de MA en la estabilidad estructural del suelo pueden persistir incluso en ausencia de plantas en crecimiento, y las plantas no micorrícicas (NM) pueden obtener beneficios en el 'suelo micorrícico' que apoyó a las plantas de MA en un ciclo de crecimiento anterior, pero se sabe muy poco sobre los mecanismos subyacentes a este efecto (Augé *et al.* 2001, 2004). La estabilidad estructural del suelo bien desarrollada es vital para el mantenimiento de la porosidad del suelo y, por lo tanto, los poros llenos de agua desde los cuales las plantas y sus simbiontes de MA acceden a los nutrientes y al agua (Oades 1984). En ambientes áridos y a medida que el suelo se seca, estos factores jugarán un papel cada vez más importante en la supervivencia de las plantas.

En contraste con los efectos sobre la estabilidad estructural del suelo, la importancia de la capacidad de las hifas de MA unidas a las plantas vivas para acceder a poros de diámetros pequeños que son inaccesibles para las raíces no ha recibido mucha atención. Los diámetros promedio de hifas de HMAs están en el rango de 2-20 μm y, por lo tanto, uno o dos órdenes de magnitud más estrechos que las raíces (Tab. I.3.2). Esta diferencia de tamaño tiene implicaciones importantes para el acceso a los poros llenos de agua, ya que las hifas podrán penetrar una proporción mucho más alta de poros con diámetros estrechos que las raíces. Además, las hifas parecen tener la capacidad de ajustar el diámetro de las hifas, dependiendo del tamaño de poro del suelo (Drew *et al.* 2003), y en consecuencia las plantas con MA pueden obtener nutrientes a través de la vía de absorción de nutrientes de poros cada vez más estrechos y tortuosos que, a medida que el suelo se seca o se compacta, mantendrán una proporción creciente de la solución del suelo. Por lo tanto, las plantas con MA pueden acceder potencialmente a nutrientes de suelos más secos o compactados (es decir, poros más pequeños) que los equivalentes las planas NM (Nadian *et al.* 1998; Tobar *et al.* 1994). Por lo tanto, el funcionamiento la vía de absorción de nutrientes por MA persistirá a potenciales de agua del suelo más bajos (más negativos) que la absorción directa a través de la epidermis y los pelos radicales. Por lo tanto, los roles de las simbiosis MAs en las relaciones agua-planta son potencialmente muy complejas e involucran interacciones de hifas con la estructura del suelo, así como influencias más directas en las plantas simbióticas.

Tab. I.3.2. Dimensiones estimadas de raíces e hifas que crecen en el suelo (Friese & Allen 1991; Drew *et al.* 2003, Smith & Read 2008, Cap.2)

Parametro	Raíces	Hifas
Diámetro	>300 μm^a	2-20 μm
Densidad de longitud en el suelo	<0,10 m/g	2-40 m/g
Influencia (alcance) fuera de la raíz ^a	0,3 cm	25,0 cm
Distancia entre raíces o entre hifas	2,0 cm	0,13 cm

^aSin incluir los pelos radicales, que tienen un diámetro de aproximadamente 10 μm

Interacciones entre los hongos *Trichoderma* y HMAs

Los hongos saprotróficos del género *Trichoderma* son colonizadores de plantas avirulentos y oportunistas, que pueden actuar como parásitos y antagonistas (es decir, a través de la competencia por nutrientes y espacio, producción de antibiosis) de muchos patógenos de plantas (Harman *et al.* 2004). Estos hongos explotan con éxito una multitud de sustratos, respaldados por su gran arsenal de enzimas hidrolíticas de polisacáridos y oligosacáridos (Druzhinina *et al.* 2012). En particular, las quitinasas y las glucanasas permiten que las especies de *Trichoderma* actúen como micotrofos que antagonizan, parasitan y matan a otros hongos. Esta característica ha convertido al género *Trichoderma* en la primera opción para el control biológico de patógenos fúngicos (Harman *et al.* 2004), y las cepas de control biológico más comunes pertenecen a *T. harzianum*, *T. asperellum/asperelloides*, *T. hamatum*, *T. viride* y *T. atroviride* (Druzhinina *et al.* 2012). Además, la interacción directa con las células de la raíz puede desencadenar resistencia sistémica inducida por la planta, otro mecanismo de control de enfermedades (Harman *et al.* 2004). La evidencia indica que la asociación de las especies de *Trichoderma* con las raíces de las plantas puede variar desde la simbiosis (Lorito & Woo, 2015) hasta el endofitismo y la patogenicidad facultativa (Druzhinina *et al.* 2012), e involucra la explotación de carbohidratos derivados de plantas por parte del hongo (Vargas *et al.* 2009). En conjunto, las cepas de *Trichoderma* se utilizan cada vez más como biofertilizantes por su capacidad para estimular el crecimiento de las plantas (Harman 2011) y las defensas (Palmieri *et al.* 2012). Se ha demostrado que promueven el crecimiento de las plantas a través de una mayor absorción de nutrientes y las protegen contra el estrés biótico y abiótico (Harman *et al.* 2004; Vinale *et al.* 2007; Avis *et al.* 2008).

La combinación HMAs-*Trichoderma* spp. ha sido reportado en varios estudios, pero con resultados contrastantes (Szczałba *et al.* 2019). Varios estudios han demostrado un efecto positivo de la inoculación dual sobre el rendimiento de la planta en presencia y ausencia de patógenos vegetales (Datnoff *et al.* 1995; Siddiqui & Mahmood 1996; Chandanie *et al.* 2009), mientras que otros reportaron una reducción en el peso seco de los tallos y raíces de las plantas (McAllister *et al.* 1994a, 1994b; Martínez *et al.* 2004). Una hipótesis que podría explicar esto último es la acción antagónica de *Trichoderma* spp. vía micoparasitismo en el micelio de HMA (Lee & Koske 1994; Rousseau *et al.* 1996; De Jaeger *et al.* 2010, 2011).

Como lo demuestra la disminución de la viabilidad y la actividad metabólica de la MA en presencia del saprófito, el parasitismo sobre los HMAs resultó en una rápida degradación del contenido citoplasmático extrarradical (Rousseau *et al.* 1996; De Jaeger *et al.* 2010), lo que indica que *T. harzianum* se alimentaba del HMA según lo informado por Benhamou & Chet (1997). De Jaeger *et al.* (2010) demostraron que *Trichoderma harzianum* fue capaz de parasitar el micelio extrarradical de un HMA *Glomus* sp, pero también las hifas que se desarrollan dentro de las raíces, afectando así su viabilidad. Este comportamiento podría haber llevado a la adquisición por parte de *T. harzianum* del P presente en el citoplasma del HMA, lo que lleva a una disminución del P que llega a la planta hospedadora.

El estudio de De Jaeger *et al.* (2011) sobre la relación entre *T. harzianum* y el HMA *Glomus* sp. en plántulas de patata reveló que el HMA aumentó la absorción de fósforo; sin embargo, la planta hospedadora recibió menos fósforo como resultado de la interrupción de la continuidad de las hifas fúngicas MAs externas e internas debido al micoparasitismo de *T. harzianum*. Esto destaca la importancia de la naturaleza de la relación y el resultado de la interacción entre diferentes microorganismos beneficiosos para las plantas y cómo esta compleja red de interacciones podría afectar directa o indirectamente la salud y el crecimiento de las plantas (Alfiky & Weisskopf 2021). Dada la importancia de las redes miceliales de micorrizas para el establecimiento, la diversidad, la nutrición y la productividad de las comunidades vegetales (van der Heijden *et al.* 2008), su alteración por parte de los microorganismos del suelo puede tener una amplia gama de efectos adicionales que deben investigarse. En el caso de que las hifas MAs extrarradicales estén parasitadas cerca de la superficie de la raíz, interrumpiendo la continuidad de las hifas con el micelio intrarradical, los niveles relativamente bajos de depredación de las hifas podrían tener efectos drásticos en la función de las micorrizas. Como sugieren Fitter & Sanders (1992) y Gange (2000), la estructura intrarradical de HMA aún recibiría compuestos de carbono de la planta hospedadora, pero se evitaría la transacción recíproca, es decir, el transporte de nutrientes a las raíces. En esta situación, la relación entre los HMAs y su planta hospedadora se volvería parasitaria en lugar de mutualista (Johnson *et al.* 1997), una condición que causa la reducción del crecimiento y rendimiento de la planta (Klironomos 2003; Lenzemo *et al.* 2004). Los datos de De Jaeger *et al.* (2011) confirman el estudio anterior realizado por Rousseau *et al.* (1996) en condiciones de cultivo *in vitro* y están en contradicción con el informe de Green *et al.* (1999). Estos autores notaron que el crecimiento y la absorción de P por el micelio extrarradical de un HMA no se vieron afectados por *T. harzianum*, mientras que este último parecía verse afectado por el simbiote obligado. Las condiciones ambientales nutricionales y microbianas, así como las cepas de *Trichoderma* sp. y de los HMAs utilizados pueden explicar los disímiles resultados obtenidos.

Usando imágenes *in vivo* de líneas marcadas con proteína fluorescente verde Lace *et al.* (2015) investigaron las interacciones celulares que ocurren entre *Trichoderma atroviride* PK11, *Medicago truncatula* y dos especies de HMAs *Gigaspora* en condiciones de cultivo *in vitro*. *Trichoderma atroviride* no activó respuestas similares a las simbióticas en las células de la planta, como los picos del calcio nuclear o las agregaciones citoplásmicas en los sitios de contacto con las hifas. Además, *T. atroviride* parasitó las hifas de *G. gigantea* y *G. margarita* a través de la ruptura y degradación localizadas de la pared. *Trichoderma atroviride* colonizó amplias áreas de la epidermis de la raíz, en asociación con muerte celular localizada. La infección de ambos simbioses también se observó cuando se aplicó *T. atroviride* a una simbiosis MA preestablecida. Los autores del estudio concluyeron que, aunque se sabe que esta triple interacción mejora el crecimiento de las plantas en entornos agrícolas, el cultivo *in vitro* de una cepa de control biológico de *Trichoderma* demuestra un comportamiento particularmente micoparásito y agresivo en la colonización de la planta (Lace *et al.* 2015).

La capacidad de *T. harzianum* para influir en la función y viabilidad de la MA también puede afectar indirectamente el rendimiento de la planta al interferir con la relación fuente-sumidero entre el HMA y su planta hospedadora (Alfiky & Weisskopf 2021). De manera similar, se reveló que la coinoculación de *T. harzianum* y HMA resultó en el priming (preacondicionamiento) atenuado de la resistencia sistémica inducida por la planta en comparación con plantas inoculadas solo con *T. harzianum* (Martínez-Medina *et al.* 2011).

Sin embargo, otros informes indicaron una relación compatible entre *Trichoderma* spp. y HMAs que promueven el crecimiento de las plantas y la adquisición de nutrientes (Metwally & Al-Amri 2020; Szczałba *et al.* 2019; Yadav *et al.* 2015). La aplicación combinada de HMA con *T. viride* mejoró la absorción de P y aumentó el contenido de P en las raíces

y brotes de *Helianthus annuus* en comparación con una sola aplicación de cualquiera de los microorganismos beneficiosos (Yadav *et al.* 2015). La aplicación combinada de ambos simbiontes mejoró varios parámetros de crecimiento, como la altura de la planta, la biomasa de los brotes, la longitud de la raíz, el área foliar y el contenido de aceite. Se informaron hallazgos similares durante la inoculación combinada de diferentes HMAs y *T. viride* en cebolla (*Allium cepa*) (Metwally & Al-Amri 2020). Además, *T. harzianum* T34 facilitó la colonización exitosa de HMA en plantas no hospedantes como *Arabidopsis thaliana* y *Brassica napus* (colza) y mejoró su productividad durante aplicaciones combinadas (Poveda *et al.* 2019). La germinación de las esporas de HMA no fue afectada por *Trichoderma harzianum* o *T. pseudokoningii* (Fracchia *et al.* 1998).

Chandanie *et al.* (2009) investigaron la interacción entre *Funnelformis mosseae*, *Penicillium simplicissimum* y *Trichoderma harzianum* con respecto a la colonización de la rizosfera del pepino, el crecimiento de las plantas y la supresión del patógeno *Rhizoctonia solani*. La inoculación con *Penicillium simplicissimum* y *T. harzianum* provocó un aumento en el peso seco de los brotes y raíces. Sin embargo, la coinoculación de *F. mosseae* con *T. harzianum* mejoró sinérgicamente el crecimiento del pepino. La protección contra *R. solani* fue más efectiva mediante la inoculación combinada de *P. simplicissimum* y *T. harzianum* con *F. mosseae*, en comparación con la inoculación única de los hongos mencionados. Colla *et al.* (2015a, 2015b) evaluaron el efecto de la interacción de *Rhizophagus irregularis* y *Trichoderma atroviride* en los parámetros de crecimiento y rendimiento de lechuga, melón, pimiento, tomate y calabacín en las condiciones de invernadero y campo abierto. En general, la mayoría de los parámetros de las plantas investigadas relacionados con la nutrición, el rendimiento y la calidad de las plantas mejoraron mediante la inoculación con la combinación de *R. irregularis* y *T. atroviride*, seguida de una inoculación separada de estos hongos. *Trichoderma harzianum* y HMA aumentaron el rendimiento total y comercializable de tomate, el porcentaje de frutos extragrandes y el contenido de licopeno, pero no afectaron la actividad antioxidante, los flavonoides totales y el contenido de vitamina C en los frutos de tomate de invernadero (Nzanza *et al.* 2012). Las combinaciones de *R. irregularis*, *F. mosseae*, *Glomus claroideum* y *Glomus constrictum* con *T. harzianum* inhibieron el marchitamiento por *Fusarium* en las plantas de melón con mayor eficacia que los inoculantes aplicados por separado (Martínez-Medina *et al.* 2009). Además, los mejores resultados se obtuvieron con la combinación de *T. harzianum* y *R. irregularis*. La selección de las especies de HMA apropiadas fue crucial para el éxito de la inoculación combinada. La inoculación conjunta de las plantas de guandú (*Cajanus cajan*) con HMAs (*Funnelformis mosseae*, *Glomus cerebriforme*, *Rhizophagus irregularis*) y tres especies de *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. virens*, *T. viride*) permitió en general resistir mejor el ataque del patógeno *Fusarium udum* (Dehariya *et al.* 2015) con efectos variables sobre el crecimiento de las plantas y absorción de P dependiendo de la combinación entre HMAs y las especies de *Trichoderma*.

Los mecanismos detrás de las interacciones HMA-*Trichoderma*-planta son poco reconocidos. La inoculación con *Trichoderma* puede aumentar la biodiversidad bacteriana y la actividad enzimática (fosfatasa, quitinasa, etc.) en la rizosfera de plantas colonizadas por HMA (Vázquez *et al.* 2000). La coinoculación de *Trichoderma harzianum* y HMA en plantas de melón afecta el cambio sistémico del perfil hormonal del hospedador, es decir, las vías dependientes de AS y AJ que reprime HMA y estimula *T. harzianum* en el hospedador (Martínez-Medina *et al.* 2011). También se observaron cambios en el perfil enzimático de las plantas hospedadoras debido a la aplicación integrada de HMA y *Trichoderma* en plantas de tabaco. Se relacionaron con la actividad de polifenol oxidasa, fenilalanina amoniaco liasa y peroxidasa, enzimas asociadas a la resistencia sistémica de las plantas (Yuan *et al.* 2016). Umadevi *et al.* (2017) demostraron una mayor colonización de raíces por HMA mediante la inoculación de *Trichoderma* en pimienta negra. HMA y los microorganismos nativos fueron reclutados selectivamente por pimienta negra en la rizósfera influenciada por *Trichoderma*, donde *Trichoderma* inmovilizó los nutrientes. Una comprensión de las interacciones HMA-*Trichoderma*-planta como parte de los procesos del ecosistema es esencial para obtener el máximo beneficio para el crecimiento y la salud de las plantas en el contexto de la sostenibilidad del sistema suelo-planta (Szczałba *et al.* 2019).

Claramente, se necesita más investigación para explorar la naturaleza y la señalización molecular entre *Trichoderma* y HMA en la regulación del crecimiento de las plantas y las vías de defensa (Alfiky & Weisskopf 2021).

I.3.4. Interacciones de la micorriza arbuscular con otros seres vivos – dispersión (diseminación) de HMAs

La dispersión es un proceso fundamental que influye tanto en los patrones biogeográficos a gran escala como en el ensamblaje de la comunidad local (Chaudhary *et al.* 2020). La dispersión de los HMAs generalmente se produce por propagación de una raíz viva a otra a través de propágulos de micorrizas, incluidos micelios y esporas, que pueden ser transportados por agentes bióticos y abióticos (Bagyaraj 2014). La dispersión de esporas y otros propágulos a grandes distancias depende del viento y el agua, que probablemente sean importantes agentes de dispersión, especialmente en ambientes áridos. La dispersión animal de esporas de HMAs está bien documentada en muchos casos y puede ocurrir a través de la ingestión de esporas (Bagyaraj & Ravindra 1997). Por lo tanto, la diseminación de HMAs se puede dividir en dos grupos:

1. Diseminación activa (crecimiento de micelio a través del suelo)
2. Diseminación pasiva, donde los HMAs son movidos por el viento, el agua y los vectores animales.

Diseminación activa de HMAs

Los HMAs pueden diseminarse de diversas formas. La dispersión activa ocurre a medida que el micelio crece a través del suelo, aunque es efectiva en un rango limitado (Bagyaraj 2014). El micelio infeccioso se puede dispersar en una de las tres formas generales: (a) partes de plantas infectadas, (b) fragmentos de micelio y (c) extensión de micelio entre plantas.

Los dos primeros podrían estar mediados por factores animales o abióticos. El tercero requiere solo un medio adecuado y una distancia de planta a planta lo suficientemente corta. Powell (1979) determinó que un hongo micorrízico eficiente avanzaría 65 m en 150 años o 0,43 m por año en condiciones de invernadero. Powell (1979) demostró que las especies de HMAs diferían en su tasa de propagación. Se ha demostrado que las especies de plantas y la densidad de raíces pueden influir significativamente en la tasa de propagación de HMA (Warner & Mosse 1982). En trébol, la tasa de propagación de *Glomus fasciculatum* fue de 1 cm por semana, mientras que en festuca *G. fasciculatum* se propagó a una tasa de solo 0,7 cm por semana, y se concluyó que la densidad de raíces y las especies de plantas influyen significativamente en la tasa de diseminación de HMA.

Los experimentos anteriores se realizaron en suelo fumigado en un invernadero, ya que es difícil proyectar la tasa de crecimiento del micelio y la propagación del HMA a través del suelo de campo. Mosse *et al.* (1982) demostraron que *Glomus caledonicum* podía propagarse de 7 a 13 cm desde un punto de inoculación después de 13 semanas. No se observó correlación entre la dosis y el tamaño de la planta, pero la dosis de dispersión fue mayor en las parcelas no esterilizadas que en las que recibieron tratamientos con formalina. Se han informado tasas más altas de propagación de hongos (1,5–3,4 m por año) para ciertos hongos patógenos de plantas transmitidos por el suelo en suelos no estériles (Wallace 1978), aunque factores como la fertilidad del suelo, las fluctuaciones estacionales en la humedad, la temperatura y la actividad microbiana influyen en la tasa de propagación de los HMAs.

Harinikumar y Bagyaraj (1995) estudiaron la propagación activa de las hifas MAs de la planta micorrizada de *Leucaena* a través de un compartimento de suelo sin raíces y para colonizar luego las plantas no inoculadas. Muestras de tomadas desde diferentes distancias a intervalos periódicos mostraron que las hifas de la planta micorrizada viajaron a través del suelo (por zona sin raíces) a una distancia de 300 mm en 180 días. La presencia de colonización por HMA en el sistema radical de plantas sin inoculación inicial después de 180 días fue una evidencia de propagación activa de los HMAs. Se dedujo que las hifas MAs pueden propagarse activamente a través del suelo en ausencia de raíces a razón de 1,66 mm por día. Los experimentos de Powell (1979) revelaron que las hifas fúngicas MAs se propagan a una velocidad de 5,6 mm por día en presencia de contacto de raíz a raíz.

Se ha debatido si los HMAs crecen de manera dirigida, es decir, hacia un estímulo de la raíz o al azar en el suelo. Lo más probable es que el crecimiento dirigido haga un uso óptimo de los suministros de energía en la espora y aumente el número de las hifas colonizadoras que llegan al hospedador (Wallace 1978). Powell (1976) demostró que las hifas de las esporas de *Acaulospora laevis* frecuentemente crecían hacia las raíces. Koske (1981) demostró la atracción quimiotáctica de las hifas de *Gigaspora margarita* hacia las raíces de hospedador *in vitro*. Dado que las hifas atravesarían el aire para llegar a las raíces huésped suspendidas sobre las esporas en germinación, el atrayente probablemente sea una sustancia volátil (Bagyaraj 2014). No se ha estudiado si tales sustancias quimiotácticas se producen en condiciones de campo y pueden dirigir el crecimiento del micelio en el campo.

Diseminación pasiva de HMAs

¿Qué vectores facilitan la dispersión de HMAs?

Al igual que sus hospedadores vegetales, los HMAs son esencialmente sésiles y requieren vectores externos (ya sea abióticos o bióticos) para dispersarse. El proceso de dispersión involucra tres pasos principales: liberación de propágulos, transporte y deposición final (ver Fig. 1.3.4), cada uno de los cuales involucra potencialmente múltiples factores abióticos y bióticos (Bueno & Moora 2019). El paso de liberación del propágulo representa una transición importante desde el subsuelo, donde viven y esporulan los HMAs, al aire libre, donde operan la mayoría de los vectores de dispersión potenciales; sin embargo, sigue siendo un proceso poco conocido. La mayoría de los estudios sobre la dispersión de los HMAs se han centrado en los vectores bióticos, ya que algunos animales pueden obtener propágulos fúngicos directamente del suelo. Además, se sabe que los propágulos de HMAs sobreviven y retienen la capacidad de colonizar raíces después de pasar por los sistemas digestivos de los animales, ya sea como esporas (Mangan & Adler 2002) o como hifas (intra- o extrarradicales; Fracchia *et al.* 2011). Hay informes de dispersión a corta distancia de HMAs por animales, incluyendo invertebrados (Harinikumar & Bagyaraj 1994), aves (Nielsen *et al.* 2016), roedores (Mangan & Adler 2002) y grandes ungulados (Lekberg *et al.* 2011). Existen evidencias indirectas que sugieren un papel potencial de los **animales migratorios** (Lekberg *et al.* 2011; Nielsen *et al.* 2016) y los **humanos** (Rosendahl *et al.* 2009) en la dispersión biótica a **larga distancia**. El viento y el agua pueden ser agentes de dispersión más importantes que los animales (Bagyaraj 2014).

La mayoría de los HMAs son cosmopolitas y las mismas especies se pueden encontrar en varios continentes e islas oceánicas remotas (Davison *et al.* 2015, 2018; Savary *et al.* 2018). Un patrón de distribución tan amplio sugiere una estrategia de dispersión de larga distancia altamente efectiva, pero los mecanismos de dispersión de los HMAs siguen siendo poco conocidos (Smith & Read 2008; Davison *et al.* 2015). De hecho, la dispersión a larga distancia de los HMAs puede ser difícil porque tienen esporas hipogeas relativamente grandes (0,01-1 mm) con una capacidad de dispersión limitada en comparación con otros grupos de hongos (García de León *et al.* 2016). Además, los HMAs son simbioses obligados y, por lo tanto, la colonización exitosa depende de la llegada coordinada de esporas de hongos y plantas hospedadoras adecuadas a nuevas ubicaciones. Tradicionalmente, se supone que **la dispersión microbiana es en gran medida estocástica** (Allen *et al.* 1989; Peay & Bruns 2014; Evans *et al.* 2017), aunque las esporas de HMAs, las hifas o los fragmentos de raíces colonizados pueden ser transportados por varios vectores (Smith & Read 2008).

Existe evidencia empírica de la dispersión de propágulos de HMAs por el **viento** (Warner *et al.* 1987; Egan *et al.* 2014), ingeridos por invertebrados o adheridos a ellos (McIlveen & Cole 1976; Warner *et al.* 1987; Gange 1993; Harinikumar & Bagyaraj 1994), e ingeridos por roedores (Janos *et al.* 1995; Mangan & Adler 2002; Vernes & Dunn 2009) y grandes mamíferos (Lekberg *et al.* 2011). Sin embargo, seguimos ignorando en gran medida los mecanismos por los cuales los HMAs viajan largas distancias. Curiosamente, tener estructuras especializadas para la dispersión de semillas es significativamente más frecuente en plantas con las micorrizas obligadas que en plantas sin micorrizas (Correia *et al.* 2018). Por lo tanto, la dispersión conjunta (es decir, la codispersión) de plantas y hongos simbióticos podría ser potencialmente ventajosa para ambos grupos.

Animales y dispersión de HMAs

El papel más importante de los animales en la dispersión de hongos micorrícicos probablemente lo desempeñen los comedores de hongos (que se alimentan de micelios y esporas) y los animales que comparten el medio ambiente con los hongos (Vašutová *et al.* 2019). Aunque se ha observado que la *microfauna* del suelo (protistas y nematodos) come las esporas (Ekelund & Rønn 1994; Geisen *et al.* 2018) y tejidos de hongos micorrícicos (Riffle 1975; Giannakis & Sanders 1989), es probable que su capacidad para dispersar hongos sea muy limitada, tanto por su diminuto tamaño como por ingestión de estas estructuras para digerirlas.

Mesofauna del suelo. Los **colémbolos** posiblemente pueden afectar la dispersión de micorrizas. Se considera que los colémbolos son principalmente fungívoros y ocasionalmente pueden consumir los HMAs (Rabatin & Stinner 1988; Klironomos *et al.* 1999; Gange 2000). Como indican Maaß *et al.* (2015), la ectozoocoria es probablemente el medio de dispersión de esporas más importante proporcionado por este grupo, pero hay pocos datos (Lilleskov & Bruns 2005; Anslan *et al.* 2016). Klironomos y Moutoglis (1999) demostraron que *Folsomia candida* puede ayudar en el transporte de HMAs desde las plantas ya colonizadas a las vecinas no colonizadas, disminuyendo así el efecto de la distancia sobre la capacidad de colonización. También se sabe que algunos colémbolos se mueven verticalmente en el suelo (Krab *et al.* 2010), por lo que potencialmente podrían llevar los propágulos de hongos a las raíces.

Los colémbolos, dependiendo de su densidad, pueden mejorar o disminuir el desarrollo de micorrizas (número de esporas) y el crecimiento del maíz (*Zea mays* L.) o festuca roja (*Festuca rubra* L.) (Bakonyi *et al.* 2002). Se registró una

disminución significativa en el número de esporas, en comparación con el tratamiento sin colémbola, y varió de 0,2 a 1,6 individuos/g de suelo en ambos experimentos. La mayor colonización de HMAs se encontró con una densidad de suelo de 0,2 y 0,4 colémbolos/g en los tratamientos de maíz y festuca roja, respectivamente (Bakonyi *et al.* 2002).

Los **enquitréidos** (Enchytraeidae) son una familia de anélidos y probablemente también pueden dispersar los HMAs (Vašutová *et al.* 2019).

Se sabe que una amplia variedad de animales tiene esporas de HMAs en sus tractos intestinales o heces. Los animales que ingieren partes de plantas resistentes a la digestión pueden pasarlas a través de sus heces e inocular el suelo. Allen y Allen (1980) encontraron micelios de HMAs en las heces de la **liebre** de California (*Lepus californicus*). Ya en 1922, se observaron esporas de micorrizas en el tracto digestivo de los **milpiés** (Thaxter 1992), y en **grillos** y **saltamontes** (Hansen & Uckert 1970). Las esporas de HMAs se encontraron en los tractos digestivos de **cochinillas** (*Oniscus* sp.) y **grillos** (*Gryllus* sp.) (Rabatin & Stinner 1985).

Los **lombrices** pueden servir como vectores de propagación para HMAs (esporas y trozos de raíces) a cortas distancias (Reddell & Spain 1991). Las lombrices de tierra pueden mejorar la abundancia de HMAs al dispersar las esporas (Paudel *et al.* 2016). Las lombrices de tierra pueden afectar el funcionamiento de los HMAs al mejorar la disponibilidad de N y alterar las formas en las que se produce el N (Li *et al.* 2013; Cao *et al.* 2016; He *et al.* 2018).

Los excrementos de **lombrices** pueden dar lugar a una colonización típica de MA, y los propágulos de HMAs pueden sobrevivir en excrementos de lombrices almacenados por un período de 11 meses (Harinikumar & Bagyaraj 1994). Harinikumar *et al.* (1994) encontraron que *Lumbricus terrestris* (una especie anécica, es decir, la que se mueve verticalmente desde la superficie hacia las capas más profundas del suelo) puede contribuir en gran medida a la diseminación de los HMAs, al igual que el endogeo *Aporrectodea trapezoides* (Redell & Spain 1991).

La principal contribución de algunos de estos vectores puede ser que el suelo que contiene esporas y las propias esporas sean llevadas a la superficie del suelo, favoreciendo así una mayor dispersión por el **viento**, si eso ocurre (McIveen & Cole 1976). Los suelos que contienen esporas también pueden ser sacados a la superficie por la actividad de las **avispas**, los **petirrojos** o los **gorriones**, en cuyos nidos se han encontrado esporas de HMAs (Bagyaraj 2014). Las esporas de los nidos de **golondrinas** también pudieron iniciar la colonización MA típica. Se encontraron esporas de HMAs en las colonias de **termitas** (Harinikumar & Bagyaraj 1994). Su número era mayor en el termitario vivo fresco en comparación con el termitario seco viejo. El suelo del montículo de termitas contenía 7,32 esporas/g en comparación con 7,6 esporas/g en el suelo de control adyacente. Las esporas de HMAs en el termitario no eran viables y la pérdida de viabilidad se atribuyó a la probable presencia de sustancias químicas inhibitorias presentes en la saliva de las termitas (Delinge *et al.* 1981).

Los **isópodos terrestres** (Oniscidea) son crustáceos reguladores clave del sistema de debilitamiento y reciclaje de nutrientes. Principalmente, las formas ecomorfológicas endógeas, superficiales y que habitan en la hojarasca se alimentan del suelo, los hongos, la hojarasca y su microbiota y contribuyen a la dispersión de propágulos microbianos (Brereton 1957; Hassall *et al.* 1987). Rabatin y Stinner (1985) encontraron las esporas de HMAs en el intestino de varias **cochinillas de humedad** atrapadas en las trampas. Debido a que su eficiencia digestiva es más bien baja (Hornung 1981), las esporas dejan su tracto digestivo intacto, actúan como viajeros pasivos dentro de los gránulos fecales, inoculando así nuevas superficies. Por ejemplo, más de la mitad de las esporas de HMAs en el intestino de las cochinillas de humedad parecen ser viables (Rabatin & Stinner 1988). Se encontró que el contenido intestinal de *Porcellio scaber* contenía 5-20% de hongos dependiendo de la temporada, mientras que el de los juveniles alcanzó el 33% (Soma & Saito 1983). La mayoría de estas especies están activas en los niveles superiores del horizonte del suelo en un perfil de profundidad de 5 a 15 cm (Rudy *et al.* 2018) (Fig. I.3.3). Sin embargo, algunas especies pueden moverse hasta 80 m por día en forma horizontal (den Boer 1961) y hasta 50 cm en forma vertical (Rendoš *et al.* 2016), por lo que posiblemente podrían ser transportadores de propágulos muy efectivos. En los ecosistemas áridos, las especies excavadoras activas, como *Hemilepistus*, pueden cavar 60-90 cm de profundidad en el suelo, lo que provoca una alta rotación y mezcla del suelo (Shachak 1980).

Harinikumar y Bagyaraj (1994) probaron la infectividad y la viabilidad de los propágulos fúngicos MAs en los gránulos fecales de **milpiés**. Los propágulos MAs fueron viables en sedimento fecal solo durante 4 días. El pH ácido bajo (4,5-5,0) del sedimento fecal probablemente no fue favorable para la actividad HMA. De las 42 muestras analizadas, 22 muestras fueron positivas para la colonización MA. Las enzimas digestivas presentes en el tracto alimentario quizás inactivaron las esporas de HMAs (Bagyaraj 2014).

Los nidos de **avispas** (*Sceliphron madraspatnum*) tuvieron 310 propágulos infectivos/g mientras que los de *S. spinoli* y *Eumenes conica* tuvieron 190 y 92 propágulos infectivos/g, respectivamente. Se sabe que *Rhynchium* sp. secreta una sustancia gomosa de su cuerpo que se usa en la construcción de nidos, y se descubrió que esta sustancia gomosa inhibía los HMAs (Spradbery 1973). Harinikumar y Bagyaraj (1994) observaron que las esporas de HMAs en nidos de

hormigas recolectadas cerca de las plantas albergaban más propágulos micorrícicos. Se ha estimado que las hormigas sacan el suelo a la superficie anualmente a razón de 0,11 kg/m² de tierra seca (Baxter & Hole 1966).

Se observaron las esporas viables de HMAs en las heces de diez especies de **coleópteros** de los géneros *Blackbolbus* y *Bolborhachium* (Houston & Bogher 2010). De manera similar, se encontraron las esporas de HMAs en los sistemas intestinales de los **escarabajos** Carabidae y Scarabaeidae (Rabatin & Stinner 1988).

Los roedores también son vectores de esporas de HMAs y esporocarpos, especialmente en ecosistemas tropicales y en el hemisferio sur (Trappe & Maser 1976; Rothwell & Holt 1978; Warner *et al.* 1987; Allen & MacMahon 1988; McGee & Baczocha 1994; Reddell *et al.* 1997; Mangan & Adler 2002; Fracchia *et al.* 2011). La adaptación a la dispersión por roedores puede aumentar la probabilidad de que las esporas se depositen sobre o cerca de las raíces de la planta hospedadora susceptible (Trappe & Maser 1976).

Fogel & Trappe (1978) observaron una relación entre el tamaño de los mamíferos y el tamaño de los esporocarpos ingeridos; no sorprende que los esporocarpos, generalmente más pequeños (1 a 10 mm de diámetro) que los formados por Ascomycetes y Basidiomycetes, sean ingeridos por mamíferos más pequeños, como los **ratones saltadores, ratones, ratas, leminos, campañoles y pikas (conejos de rocas)**. A pesar del gran tamaño de las esporas, estas pasan a través del sistema digestivo de los roedores y siguen siendo viables (Trappe & Maser 1976). Estas esporas defecadas son capaces de iniciar infecciones fúngicas MAs típicas (Rothwell & Holt 1978). Los autores consideraron que el único método de dispersión conocido para las esporas de los HMAs es la micofagia.

Cualquier movimiento masivo de suelo por parte de un animal podría mover las esporas (Bagyaraj 2014). Los gránulos fecales de gusanos, milpiés, saltamontes, grillos y los nidos de barro de las avispas podrían ser ejemplos de este fenómeno. Los gusanos, milpiés y hormigas probablemente, se limitan al **movimiento vertical** desde el subsuelo a la superficie (Fig. I.3.3). El movimiento de esporas a lo largo de una mayor distancia lateral por aves, grillos, saltamontes y avispas de barro tiene un mayor potencial. La importancia de los animales de excavación y madriguera no es ingerir hongos sino traer tierra a la superficie (Hetrick 1984). Se informa que el **ratón saltador** (*Zapus hudsonicus*) consume esporocarpos y puede espolvorearse con esporas que se adhieren a sus cuerpos. Este modo de dispersión, raramente observado, en última instancia puede tener importancia. No hay requisito de esporas resistentes a la digestión en este caso. Además, las esporas pueden depositarse en un área amplia en lugar de en paquetes fecales discretos. Los propágulos de HMAs traídos a la superficie del suelo por una variedad de vectores pueden ser diseminados por agentes abióticos como el viento, el agua, etc.

Ponder (1980) reportó la presencia de las esporas de HMAs en excrementos de **saltamontes y conejos**. Si bien estos animales pueden ingerir pedazos ocasionales de tierra, se alimentan principalmente de hojas. La presencia de esporas de HMAs en sus tractos digestivos o heces, por lo tanto, implica que las esporas estaban presentes en las hojas antes de alimentarse, probablemente como resultado de la dispersión por el viento. La presencia de esporas de HMAs viables en los excrementos de los conejos ciertamente implica que las esporas pueden sobrevivir a la diseminación por el viento (Ponder 1980). El transporte de HMAs por **marsupiales** fue informado por Vernes *et al.* (2015).

El **elefante** (*Loxodonta africana*) y el **bisonte** (*Bison bison*) son las especies más grandes, que tenían HMAs viables en sus heces (Paugy *et al.* 2004; Lekberg *et al.* 2011). Se ha demostrado que el bisonte es un importante vector de dispersión de HMAs en el Parque Nacional de Yellowstone (Lekberg *et al.* 2011). Aparte de estos, el **alce** (*Cervus elaphus*) ha sido reportado como un vector importante de la dispersión de HMAs, con sus actividades posiblemente ayudando en la recolonización del área volcánica formada después de la erupción del Monte St. Helens (Allen 1987).

En virtud de su distribución mundial, abundancia y alta movilidad, las aves son importantes frugívoros y bien conocidos dispersores de semillas de una gran variedad de plantas carnosas y de frutos secos (Whelan *et al.* 1998; Heleno *et al.* 2011). Además, las aves son importantes dispersores de una gran variedad de bacterias (Comstedt *et al.* 2006; Elfving *et al.* 2010), virus (Reed *et al.* 2003) y hongos (Cafarchia *et al.* 2006; Belisle *et al.* 2012; da Silva *et al.* 2016; Suthers 2016). Por lo tanto, las aves también podrían ser importantes vectores de dispersión de los HMAs debido a su excepcional potencial de dispersión a larga distancia (McIlveen & Cole 1976). Muchas aves forestales son frugívoras voraces en todo el mundo (Kissling *et al.* 2009; Garcia *et al.* 2010; Heleno *et al.* 2013; Jordano 2014), y podrían dispersar las esporas de HMAs internamente después de la ingestión, o externamente si las esporas se adhieren a sus plumas y pies mientras se alimentan en el suelo.

Correia *et al.* (2019) demostraron que **las aves** pueden **codispersar** eficazmente las semillas viables y esporas de HMAs, potencialmente a largas distancias, lo que proporciona un mecanismo fundamental para comprender la distribución cosmopolita de los HMAs.

Las comunidades de HMAs que colonizaron la isla artificial Peberholm entre Dinamarca y Suecia parecían ser un subconjunto de la isla vecina mucho más antigua, lo que apunta a un alto potencial de colonización de ciertos HMAs de sucesión temprana, probablemente asistidos por aves migratorias como los **gansos** (Nielsen *et al.* 2016). McIlveen y

Cole (1976) reportaron la presencia de esporas de HMAs y su exitosa colonización de plantas a partir del material de los nidos de **petirrojos** y **golondrinas**. Recientemente, Correia *et al.* (2018) mostró el transporte conjunto de semillas de *Rubus* y HMAs por **petirrojos** y **currucas**.

De manera similar a la dispersión de semillas (Hämäläinen *et al.* 2017), las esporas de los hongos micorrícicos también se pueden dispersar a través de redes alimentarias que incluyen fungívoros y sus depredadores; sin embargo, este tema ha sido muy poco estudiado (Luoma *et al.* 2003; Trappe & Claridge 2005; Zambonelli *et al.* 2017). Aunque accidentalmente, las **aves rapaces** pueden mover los HMAs muchos kilómetros cuando se captura un ratón, un campañol o una ardilla fungívoros (Vašutová *et al.* 2019). Lo mismo puede ser cierto para muchas especies de otros carnívoros, como zorros, martas, pero la evidencia de esto es escasa (Trappe & Claridge 2005; Zambonelli *et al.* 2017).

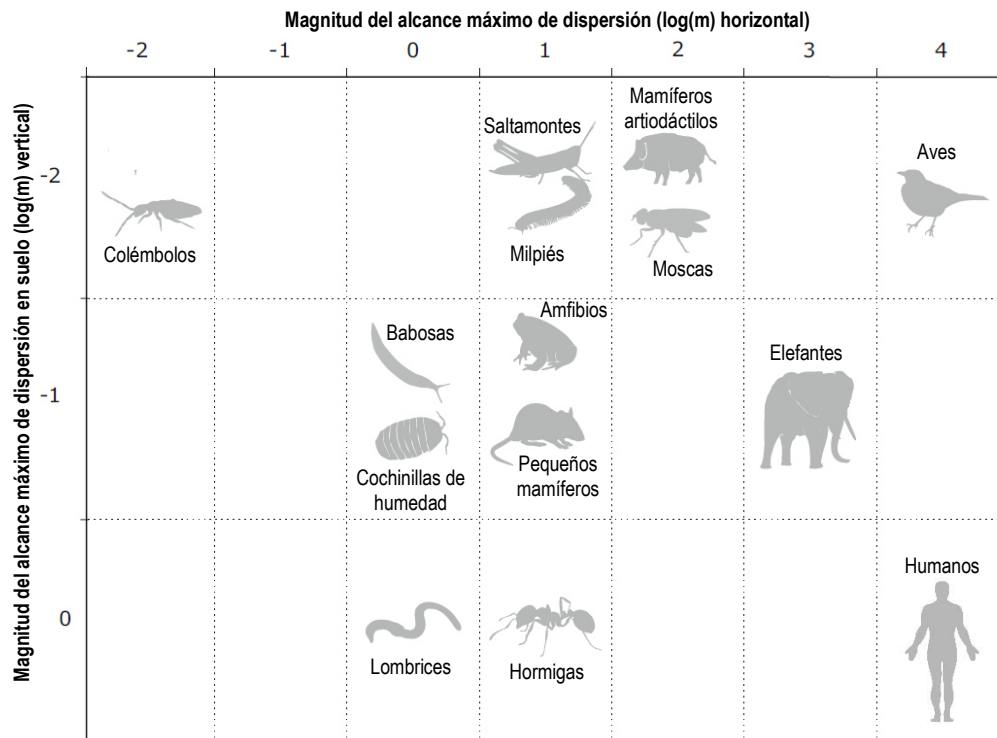


Fig. I.3.3. Rangos máximos de dispersión para el movimiento de grupos de animales para los cuales existe evidencia de transporte exitoso de HMAs (modificado de Vašutová *et al.* 2019). Los grupos de animales se clasifican por la magnitud de las unidades de longitud en las que se mueven (es decir, rango de hábitat). Los escarabajos no se incluyen en la figura debido a la gran diversidad de condiciones de hábitat y morfologías de los coleópteros. Los humanos son un caso específico debido a que su capacidad de mover los propágulos HMAs tanto horizontalmente como verticalmente es la mayor entre todas especies de los animales (vector antropogénico).

Agua y dispersión de HMAs

El agua ha recibido poca atención como vector de dispersión de propágulos de HMAs (Bueno & Moora 2019). Sin embargo, la evidencia indirecta, como la aparición de las especies de plantas micorrícicas (*Sporobolus virginicus* y *Jacquemontia sandwicensis*) en las comunidades costeras de sucesión temprana de las islas hawaianas (Koske & Gemma 1990), sugiere que el **agua de mar** podría ser un vector de **codispersión** a larga distancia. Estas plantas pueden desprender sus rizomas que contienen HMAs y dispersar a través de las **corrientes oceánicas**.

Además, Harner *et al.* (2011) encontraron que los propágulos de HMAs son relativamente abundantes en sedimentos de ríos recientemente desarrollados. Por lo tanto, las vías navegables interiores podrían servir como canales de dispersión de larga distancia, transportando propágulos de HMAs como estructuras flotantes libres o adheridos a otras superficies. Cuando hay plantas hospedadoras MAs sumergidas, estas pueden servir como "peldaños" para los HMAs entre las comunidades de plantas hospedadoras altamente diversas en los ecosistemas terrestres (Moora *et al.* 2016). Sin embargo, se necesita más investigación para desentrañar la importancia relativa de estos y otros vectores de dispersión de HMAs y las circunstancias en las que operan.

El flujo superficial de agua que causaría un flujo masivo de suelo también podría mover las esporas. El flujo de lluvia como la erosión de la capa superficial es ideal para el movimiento de esporas en o cerca de la superficie del suelo. El estudio de Powell se ocupó de la infectividad de las micorrizas en suelos erosionados en los que la densidad de esporas disminuyó con el aumento de la erosión del suelo, especialmente en ambientes abiertos como desiertos y tundras con escasa vegetación (Powell 1980).

Dispersión (diseminación) aérea de HMAs

Aunque la dispersión aérea no es particularmente eficiente para algunos taxones de HMAs (Nielsen *et al.* 2016), aún podría ser un vector importante para ciertos taxones y especialmente en ambientes áridos y relativamente abiertos donde ocurren eventos de viento fuerte (por ejemplo, tormentas de polvo) (Bueno & Moora 2019). La investigación sobre la dispersión de esporas de musgo, hepáticas, líquenes y pteridófitas encontró que algunas regiones del hemisferio sur tienen un potencial de dispersión de viento a larga distancia más eficaz que otras (es decir, representan "carreteras de viento"; Muñoz *et al.* 2004).

Taber (1982) observó esporas de HMAs en las **cápsulas de semillas de *Portulaca***, que están orientadas en la planta hacia el viento. Las esporas de HMAs parecen estar atrapadas en la superficie mucilaginosa de las semillas con las cápsulas y probablemente fueron diseminadas por el **viento**. Las esporas de HMAs transportadas por el aire se recogieron de las trampas pegajosas, lo que proporcionó evidencia directa de la dispersión por el viento (MacMohan & Warner 1984). Se ha demostrado la dispersión de las esporas por el viento hasta 2 km (Warner *et al.* 1987).

Tommerup y Carter (1982) idearon un método para separar las esporas del suelo y demostraron que las velocidades del viento de 0,10 a 0,55 m/s transportaban las esporas. La velocidad máxima utilizada fue la necesaria para mover partículas de cuarzo de 100 μm . También se demostró que las esporas expuestas a estas velocidades del viento eran viables.

Los propágulos de HMAs incluyen esporas asexuales, fragmentos de hifas y segmentos de raíces colonizados (Tommerup & Abbott 1981; Biermann & Linderman 1983). En pruebas de laboratorio usando elutriación seca, el proceso de separación de partículas por tamaño usando una corriente de aire ascendente, los propágulos y esporas de HMAs demostraron el potencial de permanecer suspendidos y viajar grandes distancias por vía aérea (Tommerup 1982). Se encontró que un gran número de las esporas de HMAs estaban presentes en el aire y se informó que podían moverse a distancias de hasta 2 km y dispersarse de manera no aleatoria asociada con patrones de viento regionales complejos (Warner *et al.* 1987; Allen *et al.* 1989). En un estudio de bioma cruzado en América del Norte encontraron que en el bioma de praderas templadas la concentración de esporas MAs recolectadas durante 10 minutos en el aire movido por el viento puede alcanzar 40 esporas/ m^3 , o 176.600 esporas/ m^3 en un período mensual (Egan *et al.* 2014), que es un número sustancial de esporas que pueden viajar por aire a través de un punto espacial y, probablemente, a nivel global, teniendo en cuenta las superficies de suelo con las plantas micorrízicas arbusculares, cosa pendiente de un estudio futuro.

Las esporas, el principal propágulo reproductivo de los HMAs (Chaudhary *et al.* 2020), difieren entre las especies con respecto a un conjunto de rasgos morfológicos cuantificables (p. ej., propiedades intrínsecas) que probablemente influyan en las capacidades de movimiento y dispersión. Las micorrizas arbusculares forman notoriamente las esporas fúngicas unicelulares más grandes de la Tierra; algunas esporas miden hasta 1050 μm de diámetro (p.ej., *Dentiscutata nigra*) y son visibles a simple vista (Nicolson & Schenck 1979). Sin embargo, diferentes especies forman esporas hasta dos órdenes de magnitud más pequeñas y, para un grupo comparativamente pobre en especies, la variación interespecífica en el tamaño de las esporas de HMAs es considerable (Aguilar-Trigueros *et al.* 2019). Debido a que el tamaño de las esporas, hasta cierto punto, puede ser proporcional a los predictores de dispersión aérea, como la velocidad de sedimentación (Kausserud *et al.* 2008; Norros *et al.* 2014), podría ser un rasgo útil para hacer predicciones sobre la dispersión de HMAs. Otros rasgos de las esporas, como la ornamentación de la superficie o el color, también pueden influir en la dispersión aérea de los HMAs; las invaginaciones o proyecciones específicas de las especies en las superficies de esporas podrían afectar el arrastre de fluidos (Roper *et al.* 2008), y las diferencias en el grado de la melanización de las esporas podrían estar relacionadas con la tolerancias al estrés, como la radiación ultravioleta durante el movimiento aéreo (Deveautour *et al.* 2019).

La variación temporal en la dispersión se predice porque los factores ambientales que podrían influir en la dispersión aérea de hongos, como la velocidad del viento, la temperatura y la precipitación, también varían según la estación (Li & Kendrick 1995). También se predice la variación temporal en la dispersión aérea de los HMAs porque los patrones de esporulación estacional difieren entre las especies (Pringle & Bever 2002). Los cambios temporales en la esporulación de HMAs también están relacionados con la fenología de la planta hospedadora y otras variables ambientales relacionadas con el suelo y el hábitat (Liu *et al.* 2009). Los patrones estacionales en la esporulación de HMAs, junto con la fluctuación temporal en las condiciones meteorológicas que afectan la dispersión, podrían dar como resultado una intersección compleja de las condiciones que conducen al ensamblaje estocástico de la comunidad de HMAs (Chaudhary *et al.* 2020). Los mecanismos de dispersión de HMAs también son importantes para comprender desde una perspectiva aplicada para restaurar la función del suelo y del ecosistema. Comúnmente, en los suelos perturbados antropogénicamente o en las situaciones de sucesión primaria, los suelos inicialmente carecen de propágulos fúngicos, pero las comunidades de HMAs se desarrollan pasivamente con el tiempo (Johnson & McGraw

1988; García de Leon *et al.* 2016; Chaudhary *et al.* 2019). Se sabe menos sobre qué especies de HMA's tienen más probabilidades de dispersarse por vía aérea o ser los primeros colonizadores en los suelos perturbados (Hart *et al.* 2018).

El estudio de Chaudhary *et al.* (2020) sobre la dispersión aérea de HMA's en el área metropolitana de Chicago, EE.UU., en los techos de edificios a 20 m de altura, determinó que en todas las esporas recolectadas en el transcurso de 1 año la abrumadora mayoría de las esporas aéreas de HMA's eran pequeñas, con un diámetro de 70 μm o menos (media \pm SD=46,0 $\mu\text{m}\pm$ 19,046,0 μm) y carecían de cualquier ornamentación superficial. Estas esporas pequeñas y suaves variaban con respecto a la melanización, exhibiendo tres colores principales: hialino, naranja y negro. Las esporas contenían contenidos de lípidos intactos, lo que indica viabilidad (Chaudhary *et al.* 2020). La variación en los rasgos de las esporas no fue explicada por factores meteorológicos como la velocidad del viento, la temperatura o la precipitación. En particular, la velocidad máxima del viento no fue un predictor fuerte del tamaño de las esporas, y la espora de HMA más grande (400 μm) se recolectó en septiembre, cuando la velocidad del viento está en su punto más bajo anual.

En comparación con todas las esporas de hongos Glomeromycotina descritas (base de datos FUN^{FUN}; Aguilar-Trigueros *et al.* 2019), la distribución de tamaño de las esporas de HMA's aéreas es más estrecha y centrada en un diámetro medio más pequeño (Chaudhary *et al.* 2020). Las esporas de todos los HMA's descritos varían en tamaño de 11 a 685 μm (base de datos FUN^{FUN}; media \pm SD = 153,5 $\mu\text{m}\pm$ 96,9 μm); las especies que forman esporas de menos de 25 μm y más de 400 μm no estaban presentes en las muestras aéreas (Chaudhary *et al.* 2020).

La gran mayoría de las esporas aéreas de HMA's (99 %) en el estudio de Chaudhary *et al.* (2020) tenían un diámetro observado de 70 μm o menos. Según los datos de las descripciones de especies publicadas, el 27 % de las especies de HMA's forman esporas con diámetros mínimos de 70 μm o menos (base de datos FUN^{FUN}). Estas especies de esporas pequeñas pertenecen a 17 de los 36 géneros de Glomeromycotina, incluidos *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora*, *Bulbospora*, *Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Dominikia*, *Entrophospora*, *Funneliformis*, *Glomus*, *Pacispora*, *Palaeospora*, *Paraglossum*, *Redeckera*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis* y *Septoglossum* (Chaudhary *et al.* 2020). De estos géneros previstos para demostrar el potencial de dispersión aérea, ocho se detectaron en las muestras aéreas de Chaudhary *et al.* (2020) usando métodos morfológicos y cinco fueron detectados usando técnicas basadas en ADN.

Las esporas de HMA's estuvieron presentes en muestras aéreas durante todos los meses del año, incluido el invierno (Chaudhary *et al.* 2020). Se observó un fuerte patrón temporal en la abundancia de esporas de HMA's, con una dispersión (diseminación) aérea máxima de HMA's que ocurre de agosto a noviembre. La captura mínima de esporas de HMA's se produjo en marzo (50 esporas por mes) y la máxima se produjo en agosto (3661 esporas por mes). Curiosamente, la abundancia de esporas de HMA's aéreas se correlacionó ligeramente negativamente con la velocidad máxima mensual del viento (Pearson $r = 0,592$; Chaudhary *et al.* 2020). Se observaron un total de 20 especies morfológicas únicas en el transcurso de 1 año, con un promedio de 5 observados por mes (mínimo = 4 por mes, máximo = 8 por mes). Las especies de *Glomus* fueron las más comunes de los nueve géneros determinados, incluidos *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archeospora*, *Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Funneliformis*, *Glomus*, *Rhizophagus* y *Septoglossum*, (Chaudhary *et al.* 2020). En ciertas familias de HMA's como Glomeraceae, Acaulosporaceae y Ambisporaceae, el volumen de esporas puede variar hasta tres órdenes de magnitud (Aguilar-Trigueros *et al.* 2019), por lo que se requiere información de tamaño a nivel de especie para hacer predicciones sobre la dispersión de HMA's.

Los datos de Chaudhary *et al.* (2020) indican que la prevalencia de la dispersión aérea en HMA's es quizás mayor de lo que se sospechaba anteriormente y no se limita a ecosistemas áridos (Egan *et al.* 2014; Bueno & Moora 2019). Además, la diversidad de especies de HMA's con capacidad de dispersión aérea a larga distancia es probablemente mayor de lo que se pensaba (Warner *et al.* 1987; Allen *et al.* 1989; Kivlin *et al.* 2014). Estos resultados no contradicen necesariamente trabajos previos que sugerían una baja abundancia y diversidad de HMA's en el aire (Warner *et al.* 1987; Egan *et al.* 2014), sino que se requieren períodos de muestreo más prolongados durante la estación apropiada para iluminar patrones en la dispersión aérea de HMA's.

Modelo hipotético para la dispersión de HMA's

Chaudhary *et al.* (2020) en su estudio sobre la dispersión aérea basada en rasgos de HMA's propusieron un modelo hipotético para la dispersión de HMA's (Fig. I.3.4). Debido a que la perturbación del suelo es un fenómeno global generalizado (Amundson *et al.* 2015), esta puede ser un modo principal de liberación de los propágulos de HMA's (**Paso 1**) de los suelos de la micorrizosfera para el movimiento posterior por una variedad de vectores (**Paso 2**). Aparte de viento (Chaudhary *et al.* 2020) como vector de la dispersión de HMA's, también se ha documentado que los vectores animales mueven propágulos de HMA's a través de múltiples escalas espaciales (Reddell *et al.* 1997; Mangan & Adler 2000, 2002; Correia *et al.* 2019; Stephens & Rowe 2020). El modo dominante de la perturbación del suelo, probablemente la labranza agrícola (14 millones km^2 de suelo labrado a nivel global con un volumen removido de $1840\text{km}^3/\text{año}$; Or *et al.* 2021), variará según la región y podría ser el resultado de otras actividades a gran escala como

el pastoreo, la recreación, la minería o la urbanización (Chaudhary *et al.* 2020). En el estudio de Chaudhary *et al.* (2020), tres de los taxones virtuales que estuvieron presentes en muestras aéreas durante todas las estaciones (*Diversispora* VTX00306, *Glomus* VTX00130 y *Claroideoglomus* VTX00193) se detectaron previamente en los estudios de suelos alterados por la agricultura (Moora *et al.* 2014; Vályi *et al.* 2015). Además, debido a que los suelos impactados antropogénicamente generalmente contienen menos especies de HMAs, la liberación de los propágulos de HMAs principalmente a través de la perturbación humana podría conducir a la propagación desproporcionada de estas especies de HMAs ruderales que pueden actuar como mutualistas deficientes (Koziol *et al.* 2018). Chaudhary *et al.* (2020) especulan que este proceso podría contribuir a la homogeneización antropogénica de las comunidades de HMAs, o el teleacoplamiento, la interconexión a través del espacio geográfico formado como resultado de las interacciones entre humanos y medio ambiente en un mundo cada vez más globalizado (Kapsar *et al.* 2019). El movimiento es un proceso distinto de la dispersión (Nathan *et al.* 2008); la dispersión exitosa depende de la colonización (**Paso 3**; Fig. 1.3.4) de los propágulos depositados, lo que probablemente depende del tipo de propágulos que se mueve, así como de otros factores deterministas que influyen en la formación de micorrizas. La germinación de las esporas puede verse obstaculizada por la latencia y una variedad de factores bióticos y abióticos del suelo (Tommerup 1983, 1985; Juniper & Abbott 2006), así como también por el reconocimiento específico e infección de la planta hospedadora (Giovannetti *et al.* 1994), lo que afecta la capacidad de un propágulo de HMA disperso para formar una asociación de micorrizas en una nueva ubicación. Para ampliar nuestra comprensión de cómo la dispersión influye en el ensamblaje y la biogeografía de la comunidad fúngica MA, se necesita más investigación sobre los tres pasos de la dispersión (Chaudhary *et al.* 2020).

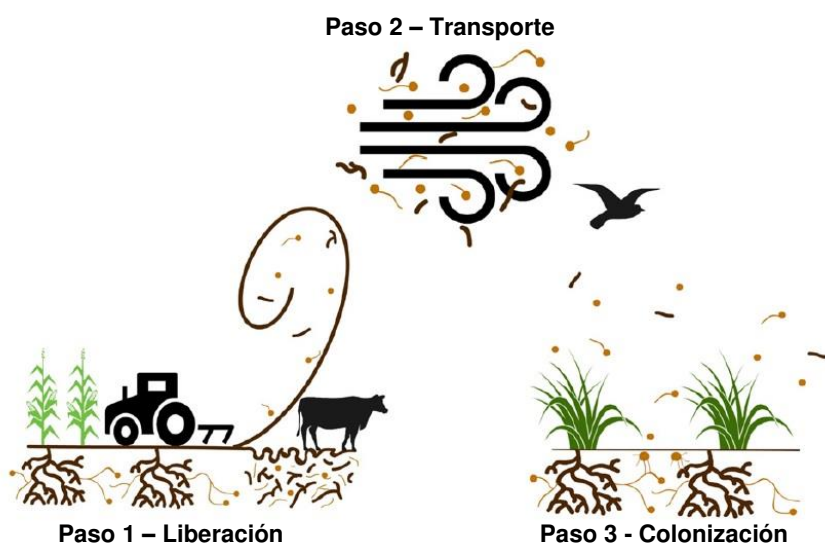


Fig. 1.3.4. Modelo conceptual hipotético de posibles mecanismos de dispersión aérea de las micorrizas arbusculares (modificado de Chaudhary *et al.* 2020). La liberación, impulsada por la perturbación antropogénica del suelo, es necesaria para que los propágulos de los HMAs, en su mayoría hipogeos, salgan de la micorrizosfera. El transporte de los propágulos de HMAs como las esporas, las hifas y los fragmentos de raíces colonizados puede ocurrir a través de múltiples vectores, incluidos el viento, los animales o el agua. La dispersión exitosa depende de la deposición de los propágulos de HMAs en un nuevo entorno y la posterior colonización de las raíces de la planta hospedadora o una red de hifas existente.

La dispersión aérea de HMAs podría ser un mecanismo potencial para el restablecimiento pasivo y el aumento gradual de la abundancia de HMAs en un entorno altamente urbanizado (Chaudhary *et al.* 2019, 2020). Se han realizado relativamente pocas investigaciones en ciudades sobre micorrizas arbusculares, las simbiosis importantes para las plantas en los ecosistemas urbanos, con el potencial de mejorar los servicios y la sostenibilidad de los ecosistemas urbanos (Cousins *et al.* 2003; John *et al.* 2017; Gupta *et al.* 2018; Gerz *et al.* 2019). Comprender cómo se restablecen las comunidades de HMAs después del agotamiento por los factores de estrés urbano podría ser clave para conservar y restaurar la biodiversidad urbana en un esfuerzo por mejorar el bienestar humano (Díaz *et al.* 2019).

Las predicciones sobre los mecanismos de los procesos de dispersión aérea pueden informar la necesidad de una introducción activa de poblaciones de HMAs (Hart *et al.* 2018). En el futuro, es posible que, mediante la identificación de especies de HMAs que puedan dispersarse fácilmente de forma pasiva, los productos de inóculo comercial de HMAs nativos puedan adaptarse para incluir especies que requieren restauración asistida por humanos (Chaudhary *et al.* 2020).

1.3.5. Dependencia de las plantas de la MA

Baylis (1975) planteó la hipótesis de que la dependencia micorrícica está controlada en gran medida por la arquitectura del sistema de raíces. Se definió la dependencia micorrícica como la "incapacidad del hospedador para crecer sin HMA a una fertilidad determinada del suelo". La dependencia micorrícica de la planta hospedadora depende de la fertilidad de suelo y los niveles de fertilizantes (Ortas 2012a, c). Hasta ahora, se sugirieron muchas hipótesis para

medir la respuesta micorrícica sobre el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes. Gerdemann (1975) y Baylis (1975) fueron los primeros investigadores que definieron la dependencia micorrícica como el grado en que una planta depende del HMA para producir el máximo crecimiento o rendimiento a un nivel dado de fertilidad del suelo. Posteriormente, Plenchette *et al.* (1983) han determinado la “dependencia micorrícica relativa” (DMR) expresando la diferencia entre el peso seco de la planta micorrícica y el peso seco de la planta no micorrícica como porcentaje del peso seco de la planta inoculada con HMA.

Los beneficios de la colonización con HMAs para las plantas dependen en gran medida de las condiciones ambientales (Chen *et al.* 2018a), como las concentraciones de nutrientes y otros factores de estrés (Azcón *et al.* 2003). Algunas plantas no sobrevivirán hasta la madurez reproductiva sin estar asociadas con HMA en los suelos (o en los niveles de fertilidad) de sus hábitats naturales (Janos 1980). Graham *et al.* (2017) informaron que algunas especies de plantas se han convertido en parásitos obligados en el HMA y se volvieron completamente dependientes de la nutrición fúngica y lo más probable es que perdieran su capacidad fotosintética. La planta de orquídeas es un ejemplo. En diferentes estudios, muchos investigadores reportaron la influencia positiva de la simbiosis MA en la producción hortícola (Gianinazzi *et al.* 1989; Lovato *et al.* 1999). Casi todas las especies de plantas de árboles frutales dependen de las micorrizas para el crecimiento y la absorción de nutrientes (Fitter *et al.* 2011). Algunas especies son fuertemente dependientes de las micorrizas en comparación con otras.

Los estudios de microcosmos con comunidades de plantas experimentales han demostrado que varias especies leguminosas y hierbas que crecen en ambientes pobres en nutrientes requieren bacterias fijadoras de N y hongos micorrícicos para crecer y coexistir con otras plantas. Los estudios de Van der Heijden *et al.* (1998, 2006a) mostraron que 72% y 25% de las especies de plantas en pastizales pobres en nutrientes no podrían crecer y sobrevivir en ausencia de hongos micorrícicos o bacterias fijadoras de N, respectivamente. Especies de plantas como *Centarium erythraea* (Grime *et al.* 1987), *Clusia multiflora* (Cuenca *et al.* 2001), *Anthyllis cytisoides* (Diaz *et al.* 1996) y *Hyacinthoides nonscripta* (Merryweather & Fitter 1996) han demostrado ser completamente dependientes de la presencia de hongos MA. Además, las plántulas de árbol tropical *Dicorynia guianensis* no pudieron absorber P en ausencia de asociaciones micorrícicas, lo que indica que esta especie depende de los HMAs (De Grandcourt *et al.* 2004). Las plantas con raíces gruesas parecen depender especialmente de los hongos micorrícicos para la adquisición de nutrientes (Hetrick *et al.* 1992). Es difícil estimar el número de plantas que dependen de los microorganismos para sobrevivir porque solo se han realizado unos pocos estudios. Sin embargo, la evidencia acumulada de los ejemplos anteriores sugiere que al menos 20.000 especies de plantas requieren simbiosis microbianas para persistir en ambientes naturales, especialmente pobres en nutrientes (Van der Heijden *et al.* 2008). La cantidad de plantas que dependen de los simbiosis es probablemente mucho mayor dada la alta frecuencia de especies de plantas dependientes de micorrizas y/o rizobios en los estudios de microcosmos y la presencia restringida de muchas especies de plantas en ecosistemas pobres en nutrientes (Van der Heijden *et al.* 2008).

Muchos investigadores se han centrado en la dependencia micorrícica y el potencial de nutrición mineral, y se ha indicado que los beneficios de los HMAs en el crecimiento de las plantas podrían variar ampliamente entre las especies de plantas e incluso entre cultivares o especies de diferentes ubicaciones geográficas (Tawaraya 2003; Plenchette *et al.* 2005; da Sousa *et al.* 2013).

La dependencia de las micorrizas a menudo se ha cuantificado calculando el rendimiento entre las plantas de control micorrícicas y no micorrícicas cultivadas en un suelo particular a un solo nivel de P del suelo (Hetrick *et al.* 1992; Koide 1991; Manjunath & Habte 1991). Jaizmevega y Azcon (1995) indicaron que la DMR de cultivos de frutas hortícolas tropicales como aguacate, papaya, cítricos, banano, viñedo, cereza, higo, pistacho y piña responde en gran medida a los HMAs cuando el inóculo consiste en *Glomus* spp. Se ha observado que las plántulas de naranja agria dependen en gran medida de las micorrizas en diversas condiciones de suelo y nutrición (Ortas 2012b). Después de la esterilización del suelo, sin la inoculación de micorrizas, las plántulas de naranja agria casi no crecen (Ortas *et al.* 2018).

Se han realizado muchos estudios para determinar la dependencia micorrícica mediante el uso de la ecuación de Plenchette *et al.* (1983). Hetrick *et al.* (1996) indicaron que, cuando la concentración de fósforo disponible en el suelo es el factor limitante para el crecimiento de la planta, la DM se correlaciona positivamente con la DM en la absorción de fósforo. El grado de dependencia de HMA varió según los niveles de fósforo y el inóculo de hongos (Cardoso *et al.* 2008). Los resultados de Costa *et al.* (2005) demostraron que la DM variaba según el HMA y la condición del suelo. En otra investigación, Sharma *et al.* (2001) informaron que los valores de DM se correlacionaron negativamente con los niveles de P del suelo. La capacidad de adquisición de fósforo y la eficiencia de utilización de fósforo por las plantas hospedadoras pueden determinar la dependencia micorrícica. La capacidad de la planta para la adquisición de fósforo depende principalmente de las características morfológicas y fisiológicas de las raíces de las plantas (Koide 1991; Schachtman *et al.* 1998).

I.3.6. Orden de llegada de las especies de HMAs a la raíz

Se ha demostrado que los efectos prioritarios (el impacto de la llegada de una especie antes que otra en el desarrollo posterior de la comunidad) estructuran la composición de especies en muchos organismos, incluyendo la levadura de néctar (Peay *et al.* 2012), los hongos descomponedores de madera (Fukami *et al.* 2010; Weslien *et al.* 2011), los anfibios (Alford y Wilbur 1985) y las comunidades de plantas (Körner *et al.* 2008; Ladd & Facelli 2008). Debido a que los HMAs se transmiten horizontalmente, las plántulas en germinación inicialmente no son colonizadas por los HMAs. Por lo tanto, el primer HMA que colonice una plántula puede obtener una ventaja significativa porque no tendrá competencia. Dado que la competencia entre los HMAs por el espacio radical es intensa (Cano y Bago 2005; Engelmoer *et al.* 2014), los efectos prioritarios podrían desempeñar un papel importante en la estructuración de las comunidades de HMAs intrarradicales, particularmente al principio del ciclo de vida de una planta.

Werner y Kiers (2015) investigaron los efectos de prioridad entre dos especies de HMA estrechamente relacionadas (*Rhizophagus irregularis* y *Glomus aggregatum*). Realizaron dos experimentos en invernadero utilizando macetas modificadas, que permitieron la inoculación directa con HMA residente e invasor en las raíces. Cuantificaron las abundancias de HMA intraradical mediante PCR cuantitativa y porcentajes de colonización visual. Encontraron que ambos hongos suprimieron las especies invasoras opuestas y que este efecto dependía en gran medida del lapso entre las inoculaciones (visible a 4 semanas, pero no visible a 2). Curiosamente, ninguno de los dos HMAs residentes se vio afectado negativamente por la invasión. Además, la inoculación de dos hongos provocó mayor crecimiento de las plantas en comparación con un solo hongo.

Los efectos prioritarios sobre las plántulas de cultivos pueden ser importantes en entornos agrícolas. La aplicación de inóculos de HMA a las plántulas puede ayudar a maximizar la absorción de nutrientes del suelo y aumentar el rendimiento en algunas situaciones (Verbruggen *et al.* 2013). Cuando la densidad de HMAs de origen natural es baja, las cepas de los inóculos de HMA pueden establecerse con éxito (Verbruggen *et al.* 2013). Un factor adicional es que la mayoría de los suelos agrícolas se labran poco antes de la siembra. La labranza interrumpe o destruye las redes de HMAs existentes; esto podría reducir las ventajas competitivas de las comunidades de residentes. Es importante considerar esta dinámica para una mejor utilización de los mutualismos microbianos en la agricultura.

I.4. SISTEMAS DE PRODUCCIÓN *IN VITRO* DE HONGOS MICORRÍDICOS ARBUSCULARES

Los primeros intentos de cultivar HMA *in vitro* se remontan a finales de la década de 1950 (Mosse 1959); poco después, Mosse (1962) informó de la primera asociación *in vitro* de una especie *Endogone* con una planta. Desde entonces, varios avances han allanado el camino para producir HMAs en masa. A mediados de la década de 1970, Mosse y Hepper (1975) establecieron con éxito un cultivo de un HMA asociado con raíces extirpadas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y trébol rojo (*Trifolium pratense* L.) en un medio gelificado. Una decena de años más tarde, Strullu y Romand (1986, 1987) demostraron que era posible restablecer la micorriza en raíces extirpadas de *Fragaria* × *Ananassa* Duchesne (fresa), *Allium cepa* L. (cebolla) y *Solanum lycopersicum* L. (tomate), utilizando la fase intraradical (vesículas o trozos enteros de raíces micorrízicas) de varias especies de *Glomus* como inóculo.

Mugnier & Mosse (1987) y Bécard & Fortin (1988) utilizaron raíces de zanahoria transformadas con Ri T-DNA (el ADN transferido de plásmido Ri, un plásmido inductor de raíces de la bacteria *Agrobacterium rhizogenes*) como hospedadora en el cultivo de órganos radicales (COR). Los sinónimos del término “cultivo de órganos radicales” utilizados en los estudios científicos de micorrizas arbusculares son “cultivo monoxénico”, “cultivo *in vitro*”, “cultivo monoaxénico”, “cultivo radical” (Fortin *et al.* 2005).

Para facilitar el acceso al HMA y aumentar la producción de propágulos, St-Arnaud *et al.* (1996) utilizaron un método de placa dividida, es decir, un COR bicompartimental, separando un compartimento proximal que contiene la raíz y el hongo AM de un compartimento distal en el que solo se desarrolló el hongo AM. Usando este método de placa dividida, Douds (2002) demostró que el hongo AM continuó con la esporulación después de que se reemplazó parcialmente el medio del compartimento distal y se suministró glucosa al compartimento proximal, lo que resultó en cosechas repetidas del mismo cultivo en placa de Petri.

Diferentes sistemas de producción a partir del COR básico en placas de Petri han sido desarrollados. Por ejemplo, Tiwari y Adholeya (2003) cultivaron los órganos radicales y los HMAs en pequeños recipientes, mediante los cuales se obtuvo una producción a gran escala (Adholeya *et al.* 2005). El cultivo a gran escala de HMA también se ha realizado en un biorreactor de aire inyectado (Jolicoeur *et al.* 1999), en un biorreactor de niebla con perlita como sustrato (Jolicoeur 1998) y en un biorreactor que contiene los elementos de soporte sólido (p.e., medio gelificado) (Fortin *et al.* 1996). En el sistema de cultivo hidropónico patentado basado en contenedores de Wang (2003), los órganos de la raíz y el HMA se expusieron periódicamente a un medio de cultivo líquido. Gadkar *et al.* (2006) desarrollaron un recipiente, en el que se utilizó una placa de Petri que contenía un COR para iniciar la proliferación de hongos en un compartimento separado lleno de bolas de arcilla expandida estériles.

Además de los sistemas basados en raíces extirpadas, Voets *et al.* (2005) y Dupré de Boulois *et al.* (2006) desarrollaron dos sistemas de cultivo *in vitro* basados en plantas autótrofas. En el sistema de Voets *et al.* (2005), el tallo se desarrolló fuera de la placa de Petri mientras que las raíces y el hongo AM se asociaron dentro de las placas de Petri llenas de un medio gelificado adecuado. En el sistema de Dupré de Boulois *et al.* (2006), el brote se desarrolló en un tubo estéril conectado verticalmente a la parte superior de una placa de Petri en la que se desarrollaron el hongo AM y las raíces. Los sistemas de cultivo se colocan luego en cámaras de crecimiento para proporcionar condiciones ambientales controladas adecuadas para el crecimiento de las plantas, mientras que las placas de Petri se protegen de la exposición a la luz. De estos dos métodos, el de Voets *et al.* (2005) es más laborioso y propenso a la contaminación, pero también parece más adecuado para la producción de esporas de HMA. En el estudio de Dupré de Boulois *et al.* (2006), se obtuvieron ~1,600 esporas en un período de 12 semanas en el compartimento de la raíz de una placa Petri bicompartimentada (la mitad del tamaño de las placas Petri utilizadas por Voets *et al.* 2005), mientras que Voets *et al.* (2005) obtuvieron en promedio 4.500 esporas en el mismo período y más de 12.000 esporas por placa de Petri después de 22 semanas de cultivo.

Declerck *et al.* (2009) desarrollaron un sistema de producción *in vitro* de plantas basado en derivadas en un cultivo hidropónico cerrado con el uso del medio modificado líquido de Strullu-Romand. En este sistema, cada planta preinoculada producida *in vitro* (Voets *et al.* 2009) se introduce individualmente en un tubo de crecimiento estéril. Una solución nutritiva circula en este sistema cerrado estando en contacto con las raíces micorrízicas (Declerck *et al.* 2009). Diferentes tipos de plantas pueden ser utilizadas para este tipo del cultivo monoxénico – hierbas de pastos (p.e., *Poa pratensis* o *Lolium perenne*), leguminosas (p.e., *Medicago truncatula* o *Lotus japonicus*), cultivos hortícolas (p.e. *Allium porum*) y extensivos (p.e., trigo, arroz, patatas), otras plantas (p.e., *Plantago lanceolata*).

Se han cultivado muchas especies y cepas diferentes de HMAs en el sistema de COR. A partir de la bibliografía y las colecciones de cultivos IJdo *et al.* (2011) estima que se mantienen *in vitro* más de 100 cepas diferentes. Sin embargo,

solo unas pocas especies son de colonización y crecimiento rápido y pueden producir muchos miles de propágulos in vitro en unos pocos meses y, por lo tanto, representan un potencial para la producción a gran escala. Las especies del clado de *Rhizophagus irregularis* (anteriormente *G. intraradices*) (Tab. I.4.1) se encuentran entre las más productivas (Adholeya *et al.* 2005). Esta especie es sin duda el HMA más frecuentemente cultivado in vitro.

Tab. I.4.1. Productividad promedio de cepas de *Rhizophagus irregularis* (*G. intraradices*) en sistemas de cultivo in vitro

Autores	Tipo de hospedador	Especie hospedadora	Código de hongos	Duración (semanas)	Método	Productividad aproximada/ unidad
St-Arnaud <i>et al.</i> 1996	COR	<i>Daucus carota</i>	DAOM 181602	16	Placa de Petri (dividida)	15.000/placa de Petri
Jolicoeur <i>et al.</i> 1999	COR	<i>Daucus carota</i>	No codificado	12	Biorreactor de aire inyectado	12.400 esporas/biorreactor
Declerck <i>et al.</i> 2001	COR	<i>Daucus carota</i>	MUCL 41833	15	Placa de Petri	8.400 esporas/placa de Petri
Douds 2002	COR	<i>Daucus carota</i>	DAOM 181602	28	Placa de Petri (dividida) ^a	65.000 esporas/cultivo inicial
Elsen <i>et al.</i> 2003	COR	<i>Daucus carota</i>	MUCL 41833	18	Placa de Petri	16.800 esporas/placa de Petri
Voets <i>et al.</i> 2005	Planta	<i>Solanum tuberosum</i>	MUCL 43194	22	Placa de Petri	12.250 esporas/placa de Petri
Voets <i>et al.</i> 2009	Planta	<i>Medicago truncatula</i>	MUCL 41833	4	Placa de Petri ^b	7.300 esporas/placa de Petri
Ijdo <i>et al.</i> 2010	Planta	<i>Medicago truncatula</i>	MUCL 49410	12	Placa de Petri	7.200 esporas/placa de Petri
Srinivasan <i>et al.</i> 2014	COR	<i>Daucus carota</i>	No codificado	12	Placa de Petri	8.500-9.000 esp./pl. de Petri
Rosikiewicz <i>et al.</i> 2017	COR	<i>Daucus carota</i>	DAOM 197198	12	Placa de Petri (dividida) ^c	28.300 esp./CF de pl. de Petri
Raj <i>et al.</i> 2017	COR	<i>Daucus carota</i>	No codificado	13	Contenedor de 100ml	99.200 esporas/contenedor

^a Medio se renovó regularmente. ^b Las plantas se inocularon previamente con el HMA. ^c Con el compartimento fúngico (CF) cubierto con una membrana hidrofóbica de fluoruro de polivinilideno.

En 1992, Chabot *et al.* establecieron cultivos a partir de esporas esterilizadas en superficie como material de partida y produjeron 750 esporas de *Glomus intraradices* en 30 ml de medio después de un período de 4 meses de crecimiento en un sistema de placa de Petri monocompartimental. Usando las raíces cortadas como inóculo inicial, Diop *et al.* (1994) obtuvieron aproximadamente 890 esporas (30 esporas/ml) después de 3 meses de incubación. Jolicoeur *et al.* (1999) adoptaron un modo avanzado de producción basada en biorreactores de levantamiento por aire. Estos autores recuperaron 12.400 esporas por litro de medio después de 5 meses de cultivo. St Arnaud *et al.* (1996) obtuvieron 15.000 esporas en una placa Petri bicompartimental (1.000 esporas/ml) en 3-4 meses. Este sistema bicompartimental fue mejorado por Douds (2002) mediante la sustitución del medio en el compartimento distal por medio fresco a intervalos regulares. Con este procedimiento, este autor obtuvo 65.000 esporas en el lado distal del bicompartimento (3.250 esporas/ml) en un período de 7 meses. Con la tecnología desarrollada en el *Center for Mycorrhizal Research, The Energy and Resources Institute (TERI)*, New Delhi, India, la recuperación de propágulos infecciosos se acercó a 250.000-300.000 esporas en 3 meses en 100 ml de medio (Adholeya *et al.* 2005).

La producción in vitro a gran escala de esporas de *G. intraradices* se intentó por primera vez en el COR (por ejemplo, Chabot *et al.* 1992; Declerck *et al.* 2001; Douds 2002; St-Arnaud *et al.* 1996) y luego se extendió a sistemas de plantas (Voets *et al.* 2005, 2009). El COR se inicia con mayor frecuencia en las raíces de zanahoria (*Daucus carota* L.). Sin embargo, en los últimos años, diferentes raíces extirpadas, entre las que se encuentran la achicoria (*Cichorium intybus* L.) y el carretón (*Medicago truncatula* Gaertn.), se han utilizado con éxito para el cultivo de HMA (Boisson-Dernier *et al.* 2001; Fontaine *et al.* 2004).

Tab. I.4.2. Colecciones de germoplasma de HMA en el mundo

Nombre de colección	Tipo	Localización	Sitio web (hipervínculo)	Cantidad de especies (cepas)
Glomeromycota in vitro collection (GINCO)	<i>In vitro</i>	GINCO-BEL en Bélgica y GINCO-CAN en Canadá	www.mycorrhiza.be/ginco-bel/ *vínculo de Canadá ver en notas debajo de la tabla	13 (19) Bel.; 5 (12) Can.
The International Bank for the Glomeromycota (IBG) [anteriormente llamado Banque Européenne de Glomales (BEG)]	Cultivo de trampas/macetas	INRA, Dijon, Francia	www.i-beg.eu	31 (41)
International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM)	Cultivo de trampas/macetas	West Virginia University, Morgantown, West Virginia, EE.UU.	http://invam.wvu.edu	79
Coleção Internacional de Cultura de Glomeromycota (CICG)	Cultivo de trampas/macetas	Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, SC, Brasil	sites.google.com/site/cicgfma/home	22
Centre for Mycorrhiza Culture Collection (CMCC)	Cultivo de trampas/macetas; In vitro	TERI, New Delhi, India	http://mycorrhizae.org.in/cmcc/	8
Swiss Collection of AMF (SAF)	Cultivo de trampas/macetas	Agrospace ART, Zurich, Suiza	**ver en notas debajo de la tabla	26

*<https://agriculture.canada.ca/en/scientific-collaboration-and-research-agriculture/agriculture-and-agri-food-research-centres-and-collections/glomeromycota-vitro-collection-ginco>. **www.agroscope.admin.ch/agroscope/en/home/topics/environment-resources/soil-bodies-water-nutrients/swiss-collection-of-arbuscular-mycorrhizal-fungi/saf-list-of-isolates.html

Se ha revelado que un cambio en el clon de la raíz podría afectar la producción de esporas de HMA (Tiwari & Adholeya 2003). Voets *et al.* (2005) utilizaron una planta de patata (*Solanum tuberosum* L.) y obtuvieron una producción de ~12.000 esporas en 12 semanas de cultivo. También, se obtuvo una producción de 50.000 esporas por placa de Petri con un sistema vegetal bicompartimentado en el que se cultivó *G. intraradices* (MUCL 41833) asociado a *Medicago truncatula* durante 14 semanas (Ijdo *et al.* 2011). Otros hospedadores, como el banano (Koffi *et al.* 2009) y la vid (Ijdo *et al.* 2011), resultaron aptos para la asociación, pero menos efectivos para la producción a gran escala de esporas.

La producción de esporas de especies de HMA puede obtenerse en placas de Petri monocompartimentadas y bicompartimentadas de varios tamaños. La producción óptima de esporas de diferentes especies y cepas de HMA puede variar en tales sistemas. Por ejemplo, la producción de esporas de *G. intraradices* aumentó con la introducción de un compartimento sin azúcar (St-Arnaud *et al.* 1996) y las especies de *Gigasporaceae* se cultivaron a menudo en placas de Petri cuadradas grandes (9 × 9 cm) (Diop *et al.* 1992).

I.5. MICORRIZAS ARBUSCULARES Y SOSTENIBILIDAD DEL SISTEMA SUELO-PLANTA-MEDIO AMBIENTE-SALUD

Las estimaciones recientes sugieren que la pérdida total de carbono del suelo debido a las prácticas agrícolas representa 133 GT, con una gran aceleración de las pérdidas durante los últimos 200 años (Sanderman *et al.* 2017). Las prácticas agrícolas impulsan el reemplazo de la vegetación natural por cultivos de MA facultativa (Smith & Read 2008; Wang & Qiu 2006), que también podrían ser de facto no micorrícicos debido a la destrucción de las redes de hifas por el laboreo y el exceso de fertilización (Thompson 1987; Mbutia *et al.* 2015). Utilizando las estimaciones de vegetación pasada, Swaty *et al.* (2016) demostraron que en el territorio de los Estados Unidos la agricultura ha reducido la abundancia relativa de plantas ectomicorrícicas en comparación con otros tipos de micorrizas. El análisis global de Soudzilovskaia *et al.* (2019) también sugiere que la biomasa ectomicorrícica ha disminuido en todos los continentes, principalmente debido a la sustitución de bosques naturales por tierras agrícolas, mientras que la biomasa de micorrizas ericoides se ha mantenido sin cambios.

Los hongos micorrícicos arbusculares contribuyen en la mejora de la fertilidad del suelo (Fall *et al.* 2022). Las simbiosis de plantas-HMAs evolucionaron hace >500 millones de años y son casi omnipresentes en la filogenia existente de plantas terrestres (Lutzoni *et al.* 2018; Field & Pressel 2018). La proliferación de micelios extrarradicales en el suelo extiende en gran medida el área sobre la cual una planta puede adquirir fósforo (P) del suelo (Elbon & Whalen 2014) (Fig. I.5.1 d; Fig. I.2.7; Fig. I.2.1 a, b, c; Fig. I.2.2) y otros nutrientes esenciales, como nitrógeno (N) (Jin *et al.* 2012), potasio (K) (García & Zimmermann 2014) calcio (Ca) y magnesio (Mg) (Liu *et al.* 2002; Abdel-Fattah & Asrar 2012), azufre (S) (Allen & Shachar-Hill 2009; Gahan & Schmalenberger 2014), hierro (Fe) (Huang & Wu 2017), cobre (Cu) (Li *et al.* 1991), zinc (Zn) (Watts-Williams 2015), y también agua (Püschel *et al.* 2020). Las hifas extrarradicales también pueden acceder a fuentes orgánicas de P, como el ADN y las proteínas, a través de la secreción por las hifas de las fosfatasa ácidas (Sato *et al.* 2015). Además, los HMAs pueden influir en la ecología fisiológica del agroecosistema (Thirkell *et al.* 2017) de deferente forma (Fig. I.5.1).

En suelos agrícolas arables, los HMAs de Glomeromycota (Schussler *et al.* 2001) o Mucoromycota (ver Spatafora *et al.* 2016) son casi ubicuos, formando simbiosis intracelulares con la mayoría de los cultivos de alimenticios básicos (Smith & Read 2008). Los aparentes beneficios de los HMAs para la nutrición de los cultivos han llevado recientemente a un interés considerable en su potencial para facilitar una reducción en el uso de fertilizantes químicos sin la pérdida acompañada del rendimiento de cultivo (Bender *et al.* 2016; Berruti *et al.* 2016). Sin embargo, el grado de absorción de nutrientes mediada por HMA depende de la identidad tanto de la planta como del hongo (Hetrick *et al.* 1996) y está además modulado por factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes (Smith *et al.* 2009; Johnson *et al.* 2015) y concentración de CO₂ atmosférico (por ejemplo, Field *et al.* 2012). Los resultados altamente variables que surgen de estos factores plantean un desafío significativo en términos de escalar el uso de HMA en la agricultura.

El "modelo de equilibrio comercial" (Johnson 2010) sugiere que la disponibilidad relativa de N y P del suelo, y si estos limitan el crecimiento de las plantas, son determinantes para el grado en que la colonización de HMA beneficia la adquisición y el crecimiento de nutrientes de las plantas. Se ha demostrado desde hace tiempo que las plantas que se asocian con HMA muestran un mayor crecimiento en suelos empobrecidos en P, en comparación con las plantas de control sin MA (Hetrick *et al.* 1992; Hetrick *et al.* 1996). La transferencia de N (de fuentes orgánicas e inorgánicas) por un HMA a una planta asociada se ha observado (Ames *et al.* 1983; Mader *et al.* 2000; Hodge *et al.* 2001; Hodge & Fitter 2010), y la relevancia ecológica y agroecológica de dicha transferencia ha sido debatida por Smith & Smith (2011b).

Un enfoque experimental basado en microcosmos compartidos ha demostrado recientemente que el N se transfiere de la materia orgánica marcada a los tejidos vegetales a través de hifas extrarradicales de HMA, lo que da como resultado una mayor biomasa vegetal y un mayor contenido de N y P en el tejido (Thirkell *et al.* 2016). Estos nuevos hallazgos sugieren que los HMAs podrían desempeñar un papel importante no solo en la mejora de la absorción de nutrientes de las plantas, sino también en la diversificación de las fuentes de las que se obtienen esos nutrientes. Sin embargo, se desconoce si los aumentos en la biomasa vegetal observados en este estudio se traducen en un mayor rendimiento de las plantas de cultivo; una vía crítica para futuras investigaciones.

Según el modelo de equilibrio comercial, los regímenes de gestión de la tierra, en particular la aplicación de fertilizantes, serán determinantes importantes del grado en que las plantas se benefician de la colonización con HMA (Johnson 2010). Existen estudios en los cuales los cultivos de cereales no responden a los HMAs cuando se cultivan en suelos con concentraciones de P en el rango que se encuentra típicamente en tierras cultivables fertilizadas (Li *et al.* 2005). Esto sugiere que puede haber un equilibrio óptimo entre la aplicación de fertilizantes y los beneficios de las

plantas derivados de los HMA. Las depresiones del crecimiento observadas en algunas variedades de cultivos en respuesta a la colonización de micorrizas (Bryla & Duniway 1997; Li *et al.* 2006), a pesar de la absorción mejorada de P por hongos, requieren una mayor investigación para determinar qué tan extendido está este efecto y qué enfoques de manejo podrían mitigarlo.

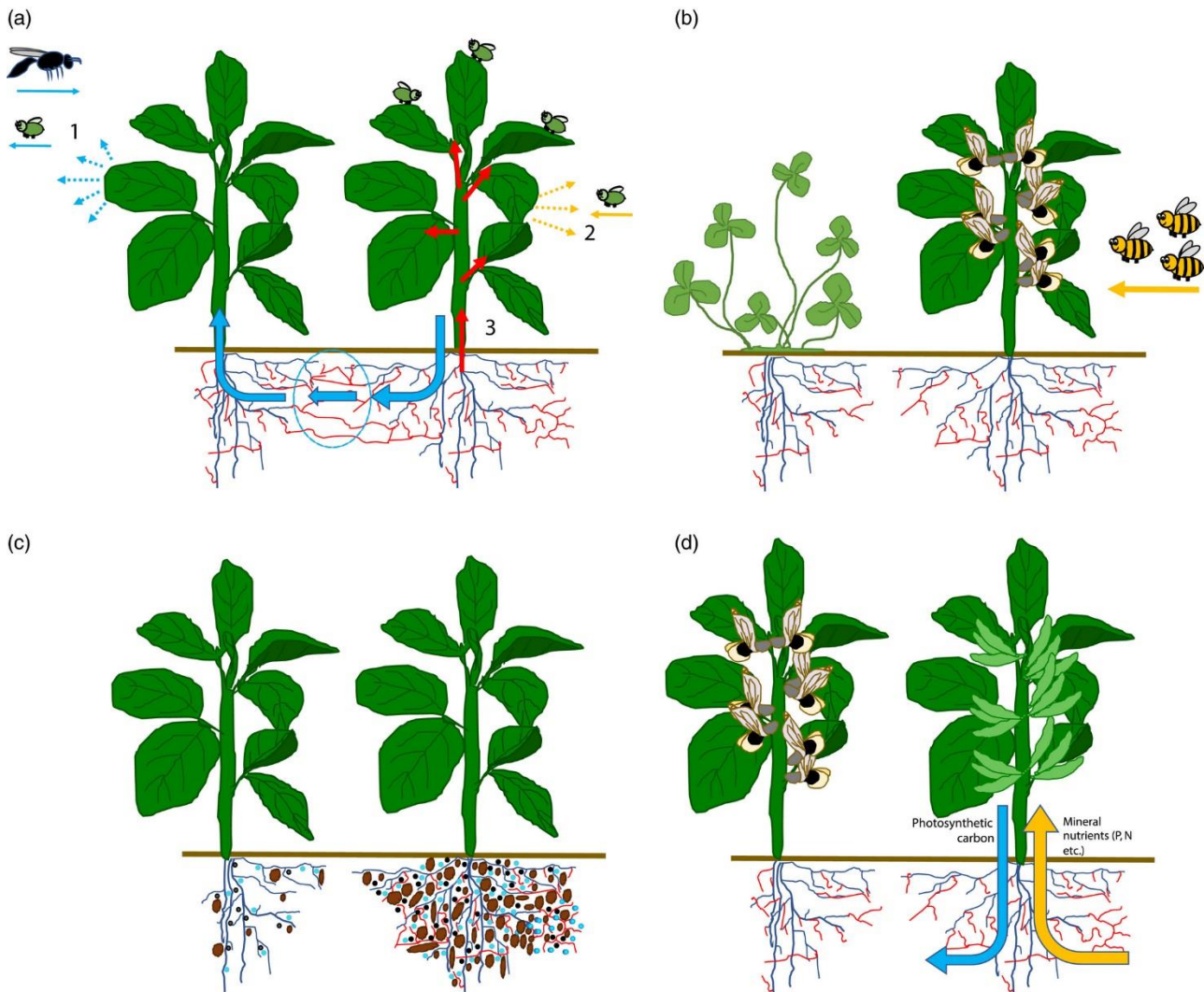


Fig. I.5.1. Mecanismos por los cuales los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) pueden influir en la ecología fisiológica del agroecosistema (Thirkell *et al.* 2017). (a) (1) La red micelial común transmite señales, alterando los compuestos orgánicos volátiles (COV) en las plantas vecinas, repele a los herbívoros y atrae a los parasitoides (flechas azules), (2) HMA induce COV, repele a los herbívoros (flechas amarillas) y (3) Los HMAs provocan un efecto *priming* de defensa sistémico de las plantas (flechas rojas). (b) Los HMAs pueden aumentar las visitas de insectos polinizadores al aumentar el número de flores, el tamaño de las flores o la producción de néctar. (c) El suelo de la rizosfera en las proximidades de una planta colonizada por HMA (derecha) puede mostrar una mayor retención de agua (azul), aporte y secuestro de carbono orgánico (negro), así como una mayor estabilidad de los agregados del suelo (marrón). (d) Los HMAs pueden facilitar la absorción de nutrientes minerales de las plantas (por ejemplo, P, N) y reducir la asimilación de metales pesados (por ejemplo, Cu, As, Cr).

Es posible que el aumento de la entrega de P por hongos provoque la asignación de C de la planta al hongo de acuerdo con el modelo de "recompensas recíprocas" de Kiers *et al.* (2011), y que el drenaje de carbono resultante frene el crecimiento de la planta. Sin embargo, este mecanismo no puede ser el único control sobre la función simbiótica (Smith *et al.* 2009), ya que un mecanismo responsivo/regulatorio similar no es omnipresente en las simbiosis de planta-HMA (Walder & van der Heijden 2015). Walder *et al.* (2012) demostraron que la adquisición de nutrientes minerales por parte de las plantas de una *red micelial común* (RMC) dependía de la identidad de la planta y no del suministro de carbono a la red (Fig. I.5.1), contradiciendo al modelo de recompensas recíprocas. Si el comercio se rige estrictamente por recompensas recíprocas, tal comercio asimétrico no debería ocurrir. Por lo tanto, tal vez la fuerza relativa de sumidero nutrientes en las plantas y los hongos asociados en la RMC podría explicar mejor la asignación y adquisición de recursos (Walder *et al.* 2012).

Smith y Smith (2011b) puntúan que la raíz de MA tiene dos vías para adquirir nutrientes del suelo. La *vía directa* implica la adquisición de la rizosfera por la epidermis de la raíz y los pelos radicales. La *vía micorrícica* implica la

adquisición de nutrientes por parte del micelio extrarradical, una rápida translocación a lo largo de muchos centímetros, la entrega a las interfaces simbióticas y la transferencia a las plantas. Las dos vías involucran diferentes tipos de células y también diferentes transportadores de nutrientes, proporcionando capacidad para una regulación tanto independiente como coordinada. Si bien los HMAs pueden proporcionar una vía de captación de P, la absorción directa de P (por los transportadores de fosfato de las raíces de las plantas) puede reducirse después de la colonización con HMA (Smith y Smith 2011b). Cuando la entrega de P por la ruta de HMA no compensa la absorción directa reducida en las plantas, la adquisición neta de P por la planta es menor en las plantas colonizadas por HMA (Smith & Smith 2011b). Smith y Smith (2011b) señalan que con el paso de tiempo este fenómeno puede desaparecer y la planta puede aumentar su éxito competitivo. La variación en las contribuciones relativas de estas dos vías de absorción de P puede ser responsable de la variación en la absorción de P entre especies de plantas o cultivares. Si bien recientemente se ha demostrado que los HMAs tienen un efecto muy positivo en el crecimiento de Alliaceae, Fabaceae y Solanaceae (Elbon & Whalen 2015), las respuestas de otros cultivos, especialmente los cereales, son contradictorias (Li *et al.* 2005). También existe la variación en la respuesta del crecimiento a la colonización de HMA entre cultivares dentro de las especies (Tawaraya 2003). En el trigo, se ha demostrado que los HMAs inducen respuestas de crecimiento positivas (Hu *et al.* 2014), negativas o nulas (Li *et al.* 2006). Investigaciones recientes sugieren además que los cultivares modernos pueden ser más sensibles a la colonización por HMA que las variedades más antiguas (Lehmann *et al.* 2012). La causa subyacente de tal variación se desconoce en gran medida, lo que podría ser una barrera importante para la aplicación a gran escala de los HMAs en la producción de cereales. En un contexto agronómico, podría ser conveniente diseñar plantas para evitar reducciones en la actividad de la *vía directa* y, por lo tanto, optimizar la eficiencia de absorción de P en cultivos como el trigo y la cebada que a menudo muestran una respuesta negativa de crecimiento micorrícico (Smith y Smith 2011b).

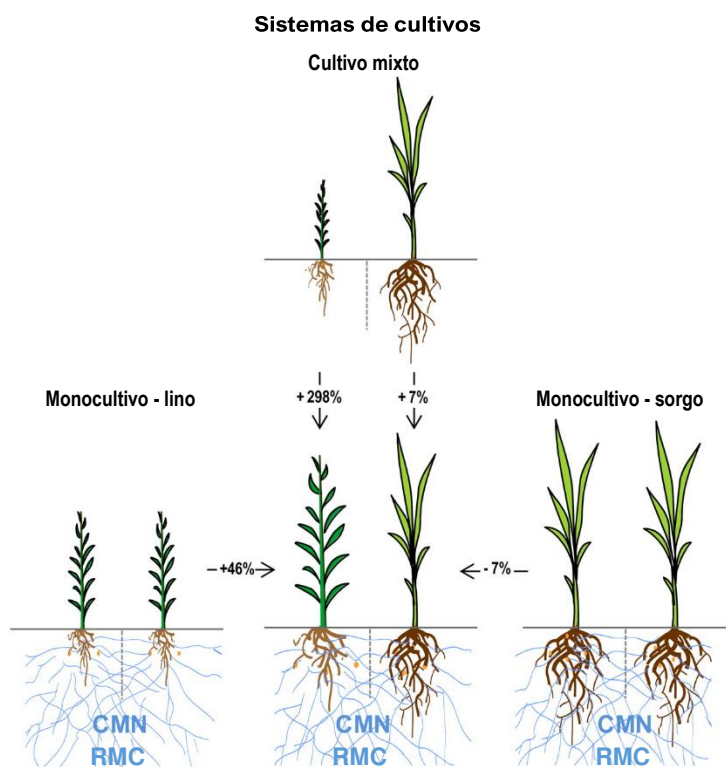


Fig. I.5.2. Impacto de una red micorrícica común (RMC; *CMN* en inglés) en monocultivos y cultivos mixtos (Walder *et al.* 2012). La presencia de una RMC de *Glomus intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) mejoró fuertemente la producción de biomasa de lino en cultivo mixto con sorgo. El sorgo no se vio afectado significativamente por la presencia de una RMC en el cultivo mixto con lino. Las plantas de lino crecieron significativamente más rápido en los cultivos mixtos de lino/sorgo que en los monocultivos de lino. Por el contrario, el sistema de cultivo influyó sólo marginalmente en el crecimiento del sorgo.

El grado en que la colonización con los HMAs puede beneficiar la adquisición de nutrientes de las plantas también probablemente se vea influenciado por los rasgos de la morfología y fisiología de las raíces (Navarro-Fernandez *et al.* 2016). Por ejemplo, las redes de raíces altamente ramificadas de los cereales permiten una absorción eficiente de nutrientes y, por lo tanto, los cereales generalmente obtienen pocos beneficios de las asociaciones de AM (Smith & Smith 2011a). La maximización de la nutrición de los cultivos debe depender de una mayor comprensión de los rasgos de las raíces (Rillig *et al.* 2015), incluidos los determinantes de la arquitectura de las raíces, la influencia de la disponibilidad variable de nutrientes, la propensión a la asociación de simbioses, las limitaciones genéticas de las plantas, la influencia de plagas y patógenos, entre otros. (Li *et al.* 2016).

I.5.1. Mejora de la nutrición de las plantas via MAs: P

Harley (1989) estimó que se puede necesitar 100 veces más material para producir una superficie de explotación igual por crecimiento de raíces que por crecimiento de hifas, lo que indica que las hifas externas podrían mostrar un rendimiento de costos más alto que las raíces si la actividad de absorción de P por unidad de superficie pudiera ser igual entre las hifas y las raíces.

El fósforo (P) es un componente estructural y funcional de todas las vidas y, por lo tanto, es vital para la existencia de la humanidad (Westheimer 1987; Elser 2012). El ciclo del fósforo (P) es un proceso importante del sistema terrestre. Si bien la movilización natural de P es lenta (Newman 1995), los seres humanos han estado alterando el ciclo del P al intensificar las liberaciones de P de la litosfera a los ecosistemas (Elser & Bennett 2011). Las alteraciones humanas han triplicado la movilización global de P en el continuo tierra-agua y han aumentado la acumulación de P en el suelo con $6,9 \pm 3,3$ Tg-P/año (Tab. I.5.1; Yuan *et al.* 2018). Alrededor del 30% de la transferencia de P atmosférico es causada por actividades humanas, que desempeñan un papel más importante de lo que se pensaba. Las vías relacionadas con las alteraciones humanas incluyen la extracción de fosfatos, la aplicación de fertilizantes, la generación de desechos y las pérdidas de P de las tierras de cultivo. Además, las cargas aceleradas de P son responsables de una mayor eutrofización en todo el mundo, lo que da como resultado un deterioro de la calidad del agua y pérdidas de biodiversidad acuática (Carpenter 2008; Schindler *et al.* 2016).

Tab. I.5.1. Presupuesto de fósforo en las tierras mundiales con cultivos agrícolas (de Yuan *et al.* 2018, Supporting Information)

Flujos		Tg P año ⁻¹
Entradas		29,6 ± 7,0
	Fertilizantes	17,1 ± 2,3
	Residuos animales	11,2 ± 4,5
	Residuos humanos	1,3 ± 0,2
Salidas		22,7 ± 6,0
	Cultivos	12,3 ± 0,3
	Erosión y escorrentía	10,4 ± 5,7
Saldo		6,9 ± 3,3

Casi todo el fósforo que los agricultores utilizan hoy en día, y que consumimos en los alimentos que comemos, se extrae de unas pocas fuentes de roca fosfórica, principalmente en los Estados Unidos, China y Marruecos. Según algunas estimaciones, esos podrían agotarse en tan solo 50 a 100 años (Cordell *et al.* 2009). Los geólogos conocen otros depósitos, pero son más difíciles de acceder y contienen menos fósforo. Por lo tanto, es probable que el precio aumente, lo que dificultará que los productores puedan comprar fertilizantes y que las personas puedan comprar alimentos.

En Europa, los agricultores aplican aproximadamente 4 kilogramos de fósforo por cada kilogramo de P que consumimos en los alimentos (Van Dijk *et al.* 2016). Para las dietas estadounidenses, esa proporción es de aproximadamente 9 a 1 (MacDonald *et al.* 2012), y en China, puede llegar a 13 a 1 (Ma *et al.* 2010). (Hay excepciones cruciales en lugares donde los agricultores nunca han tenido un acceso adecuado a fertilizantes de fósforo, como muchas partes de África y Sudamérica.)

Para empeorar las cosas, algo de fertilizante no utilizado se acumula en el suelo, lo que causa problemas ambientales mucho después de su aplicación, dice Helen Jarvie, hidroquímica del Centro de Ecología e Hidrología en Wallingford, Reino Unido. Su investigación muestra que se filtra lentamente al medio ambiente. Durante décadas, confundiendo los esfuerzos bien intencionados de los terratenientes para reducir la contaminación por nutrientes (Jarvie *et al.* 2013). Incluso pequeñas cantidades de fósforo de las granjas y las aguas residuales son suficientes para alimentar la proliferación de algas que llenan las vías fluviales con escoria verde supurante. A veces, como en el lago Erie (<http://lakeeriealgae.com/>), producen toxinas que pueden ensuciar el agua potable y consumir el oxígeno disuelto, matando a los peces y otras formas de vida acuática.

Según un estudio (Mekonnen and Hoekstra 2017), la contaminación por fósforo afecta a casi el 40% de las áreas terrestres de la Tierra. Y el daño se suma. Según una estimación (Dodds *et al.* 2009), los impactos del exceso de fósforo y nitrógeno, otro nutriente clave, en la calidad del agua y los ecosistemas cuestan \$ 2.2 mil millones por año solo en los EE. UU.

La gestión del fósforo (P), recurso no renovable, es fundamental para la sostenibilidad agrícola. El ciclo de P global está actualmente perturbado más allá de los límites planetarios, principalmente debido al gran uso excesivo de P en la agricultura de los países industrializados, mientras que P falta en el Sur Global (Le Noë *et al.* 2020).

Durante los últimos 150 años, las actividades agrícolas han alterado fuertemente el ciclo global del P, principalmente mediante la explotación de las reservas litosféricas de P para su aplicación como fertilizante mineral en sistemas agrícolas industrializados (Elser y Bennett 2013). La mayor parte del P mineral extraído a nivel mundial se ha

extraído en Marruecos, China y Estados Unidos (Cordell *et al.* 2009). Si bien existe un debate aún no resuelto sobre la escasez real de reservas minerales de P debido a las incertidumbres relacionadas con el tamaño real y la calidad de los depósitos restantes (Elser y Bennett 2013, Nanda *et al.* 2019, Scholz y Wellmer 2019), se considera que la perturbación del ciclo de P causado por la agricultura moderna excede los límites planetarios (Carpenter y Bennett 2011).

El P acumulado en los suelos agrícolas se ha convertido en una importante reserva de P, que se ha denominado legado de P (Sharpley *et al.* 2013, Haygarth *et al.* 2014). Se pueden encontrar legados significativos en países industrializados con una larga historia de agricultura de altos insumos basada en el acceso a fertilizantes fosfatados a bajo costo (Cordell *et al.* 2009, Mogollón *et al.* 2018). Sin embargo, solo una pequeña fracción del P acumulado en el suelo está disponible para la nutrición de las plantas, porque el P puede estar fuertemente ligado a las partículas del suelo.

En Francia los suelos de las tierras de cultivo han acumulado cantidades significativas de P (Le Noë *et al.* 2020), proveniente principalmente de antiguas colonias o protectorados, mientras que las reservas de P en los suelos de los pastizales se han agotado. Los cálculos del escenario indican que las reservas actuales de P pueden permitir en promedio otros 60 años de producción agrícola sin la aplicación de P mineral (Le Noë *et al.* 2020). A la luz de una posible escasez de P próxima, este marco de tiempo ofrece una oportunidad para una transición hacia bucles de P cerrados regionalmente y una mayor sostenibilidad, lo que permite una distribución internacional más justa de los recursos P en el futuro.

Los mecanismos de movilización de P incluyen la producción de enzimas fosfatasas que hidrolizan el P unido orgánicamente (Porg) en su forma inorgánica biodisponible ($\text{H}_2\text{PO}_4^-/\text{HPO}_4^{2-}$). Debido a esta mineralización bioquímica de P, las fosfatasas son esenciales para la nutrición de las plantas y para el crecimiento de microorganismos (Nannipieri *et al.* 2011). En caso de demanda de P, las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo aumentan la exudación de las enzimas fosfatasas y, por lo tanto, la transformación de Porg en P inorgánico (Pi) (Tarafdar y Jungk 1987; Olander y Vitousek 2000). Además, los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) forman simbiosis con las raíces de las plantas para recibir carbono (C) asimilado por las plantas a cambio de nutrientes minerales como P y N (Smith *et al.* 2003) y pueden ser dominantes en el suministro de P. La separación de la exudación de fosfatasas por HMA de la de las raíces y de los microorganismos que colonizan la rizosfera es un desafío. Por lo tanto, hasta ahora se carece de evidencia directa de la exudación de fosfatasa de HMA. Los estudios sugieren que los HMAs asociados con las raíces de las plantas exudan enzimas fosfatasas (Nottingham *et al.* 2013) con una contribución fúngica insignificante a la actividad total de las fosfatasas del suelo que oscila entre el 1 y el 10% (Joner y Johansen 2000).

Uno de los impulsores clave del establecimiento de simbiosis similares a las micorrizas que implican la asignación de C fotosintético a asociaciones fúngicas es la baja biodisponibilidad de P del suelo para las plantas (Smith & Read 2008). El P forma rápidamente precipitados insolubles con elementos que incluyen Ca y Fe, que son 27 veces más abundantes en la corteza terrestre, y con Al y Si que son 90 y 293 veces más abundantes que el P (Brantley *et al.* 2011). En la solución del suelo, la concentración de iones fosfato es típicamente de 100 a 1000 veces menor que la de otros elementos biológicamente esenciales como N, K, Ca y Mg (Marschner 1995), y la demanda de las plantas hace que se desarrollen rápidamente zonas de agotamiento alrededor de los rizoides, raíces y pelos radicales de las plantas. Las hifas micorrícicas pueden acceder a algunos de los poros más pequeños de los suelos, donde las raíces son incapaces llegar directamente. Por ejemplo, mientras que las raíces finas suelen tener diámetros de 100 a 500 μm y los pelos radicales suelen ser de 10 a 15 μm , las hifas arteriales MAs son mucho más finas que las raíces (20-30 μm), y sus hifas absortivas distales finas miden solo alrededor de 2 a 7 μm de diámetro (Leake *et al.* 2004)

Un experimento, realizado en macetas con suelo arenoso de baja materia orgánica y en presencia de alta intensidad de lluvia (1 mm/min), demostró que la inoculación con HMAs reduce la lixiviación de fosfatos (van der Heijden 2010).

1.5.2. Funcionamiento no nutricional de los HMAs y uso potencial en la agricultura

Además del beneficio nutricional, la colonización con los HMAs puede mejorar la tolerancia de la planta hospedadora a plagas y patógenos por encima y por debajo del suelo (Whipps 2004; de la Pena *et al.* 2006; Fig. 1.5.1a). Si bien los mecanismos bioquímicos precisos no están claros, se sabe que la colonización micorrícica induce los cambios profundos en el metabolismo de las plantas, incluidas las vías de señalización de jasmonato y de ácido salicílico, que son componentes clave de la defensa de las plantas (Cameron *et al.* 2013). La colonización por hongos micorrícicos arbusculares de una planta antes del ataque de patógenos o plagas puede tener un efecto de priming sistémico a través

de la reasignación de compuestos de defensa (Jung *et al.* 2012), de modo que los genes de respuesta defensiva de las plantas pueden expresarse más rápidamente y en mayor medida que en plantas no inoculadas (Song *et al.* 2015). En un contexto agrícola, sin embargo, pueden surgir los canjes de reducción de rendimiento entre los HMA, cultivos y plagas. La colonización de hongos micorrícicos arbusculares puede beneficiar la nutrición y el crecimiento de los cultivos, pero esto puede aumentar el atractivo, la cantidad y la calidad nutritiva de las plantas para los herbívoros (Hartley & Gange 2009), mejorando así el funcionamiento de los herbívoros (Kempel *et al.* 2010). De hecho, los insectos que se alimentan de floema a menudo funcionan mejor en las plantas colonizadas por HMA que los controles no micorrizados (Hartley & Gange 2009; Koricheva *et al.* 2009). Equilibrar estos canjes debería ser un componente esencial de cualquier estrategia de gestión agrícola que involucre los HMA.

Algunas plantas cultivables pueden demostrar un mecanismo conespecífico de protección contra plagas en respuesta a la herbivoría que se alimenta del floema, facilitada por simbiontes de HMA. Las plantas infestadas de pulgones pueden comunicar señales a través de redes micorrícicas comunes (RMC) a una planta no infestada por la plaga (Babikova *et al.* 2013; Fig. I.5.1a), provocando un flujo rápido de los volátiles repelentes de los pulgones antes de que la planta sea atacada, lo que puede limitar la propagación o la gravedad de la infestación y la consiguiente pérdida de rendimiento (Babikova *et al.* 2014a). Aunque quedan preguntas clave en cuanto a la identidad de los compuestos que actúan como señales, la distancia sobre la que pueden actuar y el tiempo que pueden estar activos, este fenómeno intrigante tiene el potencial de aumentar en gran medida los efectos de los HMAs para reducir el daño de las plagas (Thirkell *et al.* 2017). Se desconoce si la comunicación entre plantas a través de redes de hifas se mantiene cuando se escala a nivel de las diversas comunidades micorrícicas típicas en los campos de cultivo (Babikova *et al.* 2013), o si la señalización ocurre entre plantas heteroespecíficas vecinas, como las malezas; lo que puede limitar la extensión de la capitalización de este tipo de la señalización dentro de la estrategia de gestión del campo agrícola (Thirkell *et al.* 2017).

Comprender el papel de los HMAs en las interacciones complejas HMA-cultivos-plagas plantea un desafío considerable, tanto en términos de cuantificar esos impactos como en el diseño de los sistemas de gestión agrícola que, en última instancia, conduzcan a un beneficio neto de los HMAs para la tolerancia a las plagas (Thirkell *et al.* 2017). Aún no se ha determinado si los HMAs mejoran suficientemente el rendimiento de los cultivos para compensar las reducciones debidas al aumento de las infestaciones de plagas. La identidad precisa del HMA, del cultivo y de la plaga (Gange 2001; Bennett & Bever 2009; Sikes *et al.* 2009), así como la etapa de desarrollo del cultivo (Wamberg *et al.* 2003) y las condiciones ambientales determinarán el grado hasta donde la colonización por HMA es beneficiosa. Tal complejidad plantea un obstáculo considerable para la aplicación generalizada de los HMAs en este contexto.

Existe una creciente evidencia de que la colonización con HMA puede aumentar la capacidad de un cultivo para competir con las especies de malezas (Rinaudo *et al.* 2010; Veiga *et al.* 2011; Daisog *et al.* 2012; Li, Zeng & Liao 2016; Qiao *et al.* 2016), resultando en que los HMAs sean etiquetados como los “ingenieros de agroecosistemas” (Cameron 2010). Estos beneficios pueden llevar a una reducción de la aplicación de herbicidas, que es de particular importancia para los enfoques de la agricultura sostenible, entre ellos los de la agricultura orgánica (Gabriel *et al.* 2013,) y los sistemas de labranza cero, donde la presión de las malezas es especialmente perjudicial (Kettler *et al.* 2000). La capacidad de las redes de HMA para transportar carbono orgánico, nutrientes minerales y fitoquímicos por todo el agroecosistema les permite influir en comunidades más amplias y en el medio ambiente local tanto por encima como por debajo del suelo (van der Heijden *et al.* 1998). Por ejemplo, el transporte vía los hongos micorrícicos arbusculares de la juglona, un compuesto fitoquímico alelopático, aumenta el volumen de suelo en el que puede actuar en comparación con las secreciones de juglona desde las raíces de las plantas no micorrizadas (Achatz & Rillig 2014). En este caso, las plantas conespecíficas conectadas por una RMC pueden beneficiarse de una cobertura rápida y de gran alcance de aleloquímicos secretados, que actúan para suprimir a los competidores. Este efecto debe tenerse en cuenta para los sistemas de manejo de cultivos intercalados que pueden conducir a una actividad aleloquímica inadvertida contra las plantas de cultivo.

El funcionamiento reproductivo de las especies de malezas también podría verse influenciada por los HMAs (Varga & Kytoviita 2010; van der Heijden *et al.* 2015), debido a que las plantas de micorrizas producen flores más grandes, lo que aumenta la producción de polen y mejora el reclutamiento de los polinizadores (Fig. I.5.1 b). Como tal, la floración de plantas auxiliares al cultivo principal (como el cultivo de cobertura *Phacelia*) puede beneficiarse de los HMAs en suelos agrícolas, proporcionando así mayores recursos florales para los polinizadores. No está claro cómo tales mejoras en el funcionamiento y la atractividad reproductivos podrían restringirse a cultivos y plantas de cobertura y en detrimento de las malezas competidoras. Este contexto presenta los desafíos pendientes de estudiar para utilizar los HMAs en los agroecosistemas más amplios a través de los niveles tróficos.

La estructura del suelo es fundamental para la salud del suelo y muchos de los servicios ecosistémicos resultantes son imprescindibles para garantizar la sostenibilidad en la agricultura y asegurar el rendimiento de los cultivos (Bardgett

& van der Putten 2014). Los hongos micorrícicos arbusculares pueden desempeñar un papel particularmente importante aquí, ya que se ha demostrado que las hifas extrarradicales mantienen juntas las partículas y los agregados del suelo (Mardhiah *et al.* 2016; Fig. I.5.1c). Sin embargo, este efecto puede estar limitado por la naturaleza física y química de cada tipo de suelo (Kohler *et al.* 2017), y depende de un contenido suficiente de la materia orgánica en el suelo (Daynes *et al.* 2013). Las secreciones proteínicas de HMA (el glomalin) pueden representar una fracción significativa de la materia orgánica del suelo (Simpson *et al.* 2004; Treseder & Turner 2007). Los suelos con abundantes HMA muestran una mejor capacidad de retención de agua (Rillig & Mummey 2006) y pueden reducir la susceptibilidad a la sequía (Raviv 2010; Jayne & Quigley 2014; Ortiz *et al.* 2015) (Fig. I.5.1c). Esto es concordante una lixiviación de nutrientes minerales demostrablemente reducida (van der Heijden 2010; de Vries *et al.* 2011; de Vries & Bardgett 2012; Bender, Conen & van der Heijden 2015; Stirling *et al.* 2016) y una mayor resiliencia a la erosión (Burri *et al.* 2013; Mardhiah *et al.* 2016) que son los beneficios adicionales del uso de los HMAs en sistemas agrícolas sostenibles.

I.5.3. Calidad de cosechas y frutos con MA

El estudio de Shao *et al.* (2019) mostró que la inoculación de AMF tuvo efectos positivos en la calidad de los alimentos de las hojas, en parte por medio de la regulación positiva de la expresión génica relevante en las plántulas de té (*Camellia sinensis*), variedad 'Fuding Dabaicha'. Los contenidos de glucosa, sacarosa, proteínas solubles totales, polifenoles del té, ácido catecúico y flavonoides de las hojas fueron significativamente más altos en las plantas inoculadas con HMAs que en las no inoculadas. Además, la inoculación de micorrizas aumentó notablemente el nivel de expresión del gen de la 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima de la hoja (CsHMGR), el gen de la ascorbato peroxidasa (CsAPX) y el gen de la cafeína sintasa 1 del té (CsTCS1) (Shao *et al.* 2019).

Saed *et al.* (2022) informaron sobre el aumento de contenido de flavonoles en los frutos de tomate. La investigación realizada en condiciones de invernadero controlado demostró que los HMAs pueden inducir la acumulación de compuestos fenólicos y carotenoides en las hojas de las vides de Tempranillo, aunque los resultados pueden variar dependiendo de la alta diversidad intravarietal encontrada en esta variedad (Torres *et al.* 2018).

La simbiosis micorrícica modificó el perfil de metabolitos de las bayas de la vid Tempranillo, especialmente los de los compuestos primarios (Torres *et al.* 2019). Los niveles de glucosa y aminoácidos aumentaron claramente en bayas de vid Tempranillo micorrizadas, incluidos los de los aminoácidos precursores aromáticos. Sin embargo, la inoculación de micorrizas apenas influyó en la cantidad total y los perfiles de antocianinas y flavonoles en las bayas. La inoculación micorrícica de la vid Tempranillo puede ser una alternativa a la aplicación exógena de compuestos nitrogenados para potenciar el contenido de aminoácidos en la uva, que pueden afectar a las características aromáticas de los vinos (Torres *et al.* 2019).

Hay una serie de evidencias científicas que sugieren que los HMAs no solo mejoran el rendimiento de los cultivos, sino que también aumentan los antioxidantes, las vitaminas y los oligoelementos esenciales de las plantas (Gianinazzi *et al.* 2010; Albrechtova *et al.* 2012). Además, varios investigadores de todo el mundo han investigado el efecto de los hongos micorrícicos en la producción de metabolitos secundarios como terpenoides (Akiyama & Hayashi 2002), fenilpropenoides (Briusson *et al.* 2016), flavonoides (Morandi 1996; Larose *et al.* 2002; Mechri *et al.* 2015), glucosinolatos (Vierheilig *et al.* 2000; Cosme *et al.* 2014), estilbenoides (Briusson *et al.* 2016), fenoles (Zhu & Yao 2004; Hazzoumi *et al.* 2015) y aceite esencial (Kapoor *et al.* 2002; Kapoor *et al.* 2007; Hazzoumi *et al.* 2015, 2017). Las concentraciones de los glucósidos de esteviol (esteviósido y rebaudiósido A) aumentaron en plantas de *Stevia rebaudiana* inoculadas con HMAs (Mandal *et al.* 2013). Además, la evidencia indirecta sugiere que los hongos micorrícicos también afectaron positivamente la producción de artemisinina (Kapoor *et al.* 2007; Mandal *et al.* 2015).

La colonización por *Glomus etunicatum* y *G. lamellosum* condujo a un mayor contenido de aceite esencial en *Origanum onites* y *Mentha viridis* (Karagiannidis *et al.* 2011). Urcoviche *et al.* (2015) también demostraron que la simbiosis de *Glomus etunicatum* y *Rhizophagus clarus* con *Mentha crispa* aumentó el contenido de aceite esencial. Según Rasouli-Sadaghiani *et al.* (2010), los HMAs (*Glomus* sp) aumentaron significativamente el contenido de aceite esencial y los niveles de rendimiento en la especie *Ocimum basilicum*. Otros estudios también han demostrado que los HMAs promueven el crecimiento de las plantas y aumentan el contenido de aceites esenciales (Zolfaghari *et al.* 2013; Bączek *et al.* 2019; da Cruz *et al.* 2019; Fokom *et al.* 2019; Amanifar & Toghranegar 2020).

Cardarelli *et al.* (2013) evaluaron *Aloe* spp. cultivo y afirmó que el uso de fertilización orgánica con estiércol de ganado, la inoculación con HMA (*Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae*) y el riego con solución salina pueden ser herramientas efectivas para lograr un perfil fitoquímico más favorable. Las investigaciones ya han demostrado la influencia de los HMAs en el rendimiento de los componentes químicos de las plantas medicinales. La especie *Salvia*

officinalis (Lamiaceae) mostró un mejor crecimiento de la planta y composición de aceite esencial cuando fue inoculada con HMA (Tarraf *et al.* 2017). Lima *et al.* (2015) encontraron que la simbiosis de los HMAs (*Gigaspora albida*, *Acaulospora longula* y *Claroideoglossum etunicatum*) optimizó el crecimiento de las plantas y el rendimiento de metabolitos secundarios en *Inga vera*. Weisany *et al.* (2017) también informaron que los HMAs han mejorado el contenido de compuestos que se encuentran en los aceites esenciales de las especies *Trigonella foenum-graecum*, *Coriandrum sativum* y *Nigella sativa*. Tarraf *et al.* (2015) afirmaron que la inoculación con HMAs puede ser una tecnología prometedora para los sistemas agrícolas sostenibles porque los HMAs mejoran el rendimiento de aceite esencial y el perfil químico de las especies de plantas pertenecientes a la familia Lamiaceae.

Thangavel *et al.* (2009) han informado sobre la influencia de los HMAs en los componentes fitoquímicos de la especie *Pogostemon pachulí*. Observaron que las plantas inoculadas registraron mayor contenido de fenoles totales y flavonoides que el control. Jugran *et al.* (2015) han observado que la colonización por HMA (*Glomus intradices*) en especies medicinales *Valeriana jatamansi* aumentó la producción de metabolitos secundarios, entre ellos, sustancias fenólicas.

1.5.4. Los HMAs y quimioprevención

Terpenoides vegetales y HMAs

Los terpenoides son una clase de metabolitos vegetales secundarios que se encuentran en la mayoría de las especies de plantas (Bohlmann & Keeling 2008). Los terpenoides denominados apocarotenoides son especialmente relevantes para un subconjunto de simbiosis HMA-planta, porque promueven la ramificación de las hifas (Akiyama *et al.* 2005), la proliferación de los plastos de raíces y un fenotipo amarillo distintivo en raíces de plantas inoculadas (Strack & Fester 2006).

Los terpenoides tienen un conjunto diverso de estructuras que desempeñan muchas funciones en el metabolismo de las plantas (Capell & Christou 2004; Vickers *et al.* 2009; Ramel *et al.* 2013), incluida la regulación hormonal del crecimiento de las plantas y la protección alopatógena de las plantas contra el ataque de herbívoros y microorganismos (Langenheim 1994; Umehara *et al.* 2008). Además, varios terpenoides también están asociados con propiedades bioactivas de beneficio potencial para la salud humana (Chandra *et al.* 2012; Ku & Lin 2013; Martin *et al.* 2013; Tab. 1.5.2). Un subconjunto de estos terpenoides se acumula en plantas colonizadas con HMAs (Welling, *et al.* 2015). La disminución de la simbiosis entre las plantas y los HMAs puede limitar la acumulación de terpenoides en las plantas hospedadoras y, como resultado, limitar potencialmente las propiedades promotoras de la salud humana de algunos alimentos de origen vegetal (Liu 2003; García-Mier *et al.* 2013). Por lo tanto, las asociaciones de plantas y HMAs deben ser una consideración importante en los sistemas de producción hortícola donde el cultivo de dichas asociaciones podría utilizarse para mejorar el rendimiento y la calidad de los terpenoides en los cultivos (Welling, *et al.* 2015).

En las plantas asociadas con HMAs se han descrito los cambios cualitativos (Kapoor *et al.* 2002a, 2002b, 2004; Sailo & Bagyaraj 2005) y cuantitativos (Sailo & Bagyaraj 2005; Farmer *et al.* 2007; Kapoor *et al.* 2007; Chaudhary *et al.* 2008; Awasthi *et al.* 2011; Baslam *et al.* 2013) en la acumulación de terpenoides (Welling, *et al.* 2015).

Las plantas colonizadas con HMAs han exhibido un aumento en la concentración cualitativa de α -pineno, un monoterpeno con beneficios antioxidantes potenciales para la salud (Tab. 1.5.2). Estos cambios llegan al 697,5 % ($P < 0,05$) en plantas de *Coriandrum sativum* (cilantro) colonizadas con *Rhizophagus fasciculatus* (Kapoor *et al.* 2002b; Welling, *et al.* 2015). Esto proporciona evidencia de que los HMAs pueden mejorar la composición de terpenoides bioactivos específicos y, por lo tanto, mejorar potencialmente las propiedades antioxidantes o promotoras de la salud de un extracto/fracción vegetal determinado.

Se han observado aumentos cuantitativos de la concentración de zeaxantina, tan altos como 747,7% ($P < 0,05$) en *Lactuca sativa* (lechuga) colonizada por *Rhizophagus intradices* y *Funneliformis mosseae* (Baslam *et al.* 2013). La zeaxantina es un carotenoide dietético con capacidades potenciales de antiperoxidación de lípidos (Tab. 1.5.2). Por lo tanto, la mejora cuantitativa de la concentración de zeaxantina a través de la colonización por HMAs es capaz de mejorar la ingesta de zeaxantina, sin necesidad de aumentar el consumo de *L. sativa*.

Se encontró que *Ipomoea batatas* (boniato) colonizado con *Funneliformis mosseae* tenía una concentración de 2,8 $\mu\text{g/g}$ de caroteno/peso seco ($P < 0,05$) más que el control sin HMA (+40,6%; Farmer *et al.* 2007), equivalente a un aumento aproximadamente de 20,5 g/ha en el rendimiento de caroteno.

Se han demostrado las correlaciones positivas entre la concentración cuantitativa de P en la planta y la concentración cualitativa y cuantitativa de terpenoides en plantas colonizadas con HMAs (Kapoor *et al.* 2002a, 2004; Sailo & Bagyaraj 2005; Giovannetti *et al.* 2012; Mandal *et al.* 2014). Por ejemplo, un aumento del 18,5 % ($P < 0,01$) en la

concentración cuantitativa de licopeno (Welling, *et al.* 2015), un carotenoide dietético con las capacidades antioxidantes potenciales (Chen *et al.* 2001; Tab. I.5.2), en *Solanum lycopersicum* inoculado con *Rhizophagus intraradices* se asoció con aumentos cuantitativos en la concentración de P del 59,5 % ($P < 0,001$; Giovannetti *et al.* 2012).

La concentración cuantitativa de licopeno de *Solanum lycopersicum* colonizado con *Rhizophagus intraradices* fue 9,86 mg/kg de licopeno por peso fresco más alta que en los controles sin micorrizas (Giovannetti *et al.* 2012). Basado en una dosis activa oral de 26,8 mg/día durante 20 días (Chen *et al.* 2001; Tab. I.5.2), la fruta de *S. lycopersicum* colonizado con HMA proporcionaría un efecto clínico después de 425 g/día, en comparación con 503 g/día de la fruta de control no colonizado con HMA, o una diferencia de aproximadamente 1,56 kg de fruto de *S. lycopersicum* durante un período de 20 días. Por lo tanto, el uso de HMAs que promuevan la concentración cualitativa y cuantitativa de terpenoides sería ventajoso en el desarrollo de alimentos saludables funcionales por encima de aquellos que mejoran la acumulación de los terpenoides principalmente a través de mejoras en la biomasa vegetal (Welling *et al.* 2015).

Mejorar la concentración cualitativa y cuantitativa de los terpenoides y la funcionalidad saludable de los alimentos a través de HMAs puede ser especialmente relevante ya que los beneficios para la salud humana atribuidos a los terpenoides están, en algunos casos, relacionados con la sinergia entre los terpenoides (Arcscott & Tanumihardjo 2010; Druesne-Pecollo *et al.* 2010; Chandra *et al.* 2012), a diferencia de un componente terpenoide extraído administrado de forma aislada (Druesne-Pecollo *et al.* 2010).

Curcuma longa L. pertenece a la familia Zingiberaceae, comúnmente conocida como cúrcuma, es una planta cultivada de importancia económica por su variedad de usos como condimento, colorante, medicamento y cosmético (Yamawaki *et al.* 2013). La **curcumina**, un pigmento amarillo activo que se encuentra en el rizoma de la cúrcuma, se conoce como un antioxidante natural con actividad antitumoral (Ruby *et al.* 1995) y un buen agente antiinflamatorio (Mukhopadhyay *et al.* 1982). La curcumina fue determinada como agente quimiopreventivo por el Instituto Nacional del Cáncer, EE.UU. (Kelloff *et al.* 1994). Yamawaki *et al.* (2013) indican que la inoculación con HMA *Gigaspora margarita* tiene efectos beneficiosos sobre el crecimiento de la cúrcuma y la producción de curcumina. La concentración de curcumina, contenida en el rizoma de la cúrcuma, aumentó dos veces en el tratamiento con HMA (Yamawaki *et al.* 2013). La inoculación con HMAs (*Glomus*, *Gigaspora* y *Acaulospora* sp) de las plantas de cúrcuma (Dutta & Neog 2016) aumentó el contenido total de fenoles (de 83 en el control a 127 mg/g en las plantas micorrizadas), total de flavonoides (de 179 a 389 mg/g) y porcentaje de curcumina (de 4,81 a 5,46%) y redujo la actividad de radicales libres (DPPH y ABTS) mostrando un efecto antioxidante de los HMAs en las plantas y capacidad de los HMAs prevenir la degradación oxidativa y, probablemente, aumentar la acción quimiopreventiva de este alimento vegetal.

De Assis *et al.* (2020) encontraron que la simbiosis de los HMAs (*Scutellospora heterogama*, *Claroideoglossum etunicatum*, *Acaulospora morrowiae*) en presencia de abono orgánico han contribuido significativamente a mejorar el peso seco, el rendimiento de aceite esencial y la acumulación de **citral** y fenoles totales en las plantas de *Melissa officinalis*. Citral, un componente clave de los aceites esenciales extraídos de varias plantas a base de hierbas, tiene un efecto quimiopreventivo potencial (Chaouki *et al.* 2009).

En las semillas de soja los niveles de flavonoides, ácido fólico, contenido de isoflavonas y contenido fenólico fueron más altos en los tratamientos con *Glomus fasciculatum* y *Glomus mosseae* en comparación con el control (Tidke *et al.* 2018). Todas estas sustancias, menos ácido fólico, tiene propiedades anticancerígenas según Chandra *et al.* (2012). El ácido fólico (Vitamina B9) es una importante vitamina soluble en agua. Se usa para tratar condiciones asociadas con la deficiencia de ácido fólico, colitis ulcerosa, enfermedades hepáticas, alcoholismo y diálisis renal (ADAM 2022).

Lu *et al.* (2020) determinaron que la colonización de raíces de soja con *Funneliformis mosseae* aumenta las concentraciones de la daidzeína y la 7,4-dihidroxi, 6-metoxisoflavona (glicina), que están involucradas en la vía metabólica de las isoflavonas, expresión génica relacionadas.

Diferentes estudios reportan los aumentos de contenidos de los flavonoides en las plantas micorrizadas con HMAs (Harrison 1993; Pedone-Bonfim *et al.* 2012; Eftekhari *et al.* 2012; Chen *et al.* 2013; Schweiger & Müller 2015; Adolfsson *et al.* 2017; Da Silva *et al.* 2018; Pandey *et al.* 2018; Avio *et al.* 2020). Los flavonoides tienen propiedades anticancerígenas (Chandra *et al.* 2012).

Los ácidos fenólicos que tienen propiedades anticancerígenas (Chandra *et al.* 2012) fueron reportados aumentados en su concentración en las plantas con HMAs (Pandey *et al.* 2018; Kaur & Suseela 2020).

Los isoprenoides igual que los terpenos tienen poseen propiedades anticancerígenas y pueden suprimir el crecimiento tumoral (Chandra *et al.* 2012). La biosíntesis de isoprenoides es aumentada en las plantas colonizadas con HMAs (Strack & Fester 2006; Vangelisti *et al.* 2018; Walter 2020).

En resumen, los HMAs pueden influir positivamente en el aumento en las plantas de las concentraciones de diferentes sustancias con propiedades anticancerígenas y quimiopreventivas mejorando su calidad e influyendo así sobre el estado de la salud de las personas que consumen las plantas tratadas con HMAs.

Tab. I.5.2. Resumen de las propiedades saludables de los terpenoides promovidos por HMAs (Welling, *et al.* 2015).

Actividad biológica potencial	Nombre de terpenoide	Clase de terpenoide	In vivo / in vitro	Modelo	Administración y dosis activa/rango	Referencia bibliográfica
Analgésico	ρ -cimeno	Monoterpeno	<i>In vivo</i>	Inhibición del comportamiento nociceptivo en las contorsiones abdominales inducidas por ácido acético en ratones suizos macho	Oral 40 mg/kg	de Souza Siqueira Quintans <i>et al.</i> 2013
Antimicrobiano	carvona	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	Inhibición del crecimiento microbiano en ensayo de difusión en disco basado en agar	1/400 de conc. inhibidora min.	Aggarwal <i>et al.</i> 2002
	geraniol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	$\geq 80\%$ de inhibición de <i>Salmonella typhimurium</i> y <i>Escherichia coli</i> spp. en ensayo de difusión en disco basado en agar	500 $\mu\text{g/ml}$	Si <i>et al.</i> 2006
	timol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	<Adhesividad de <i>Escherichia coli</i> y <i>Staphylococcus aureus</i> spp. a las células epiteliales vaginales humanas	125–245 $\mu\text{g/ml}$	Sasso <i>et al.</i> 2006
Anticancerígeno	geraniol	Monoterpeno	<i>In vivo</i>	Inhibición del 26 % del crecimiento tumoral en xenoinjertos de tumor de colon humano trasplantados a ratones suizos	Intraperitoneal 150 mg/kg	Carnesecchi <i>et al.</i> 2004
	limoneno	Monoterpeno	<i>In vivo</i>	Tasa de inhibición del 47,58 % del tumor gástrico humano trasplantado ortotópicamente en ratones desnudos	Oral, 15 ml/kg	Lu <i>et al.</i> 2004
	licopeno	Carotenoide	<i>In vivo</i>	<28,3 % de daño oxidativo por intervención de alimentos integrales	Oral, 26,8 mg/día	Chen <i>et al.</i> 2001
Antiglaucoma	forskoline	Diterpeno	<i>In vivo</i>	<10% en la presión intraocular en pacientes con glaucoma primario de ángulo abierto suplementados con forskolina y rutina	Oral, 30 mg/día	Vetrugno <i>et al.</i> 2012
Antiinflamatorio	cariofileno	Sesquiterpeno	<i>In vitro</i>	<Niveles de secreción de citocinas IL-2 (Th1) e IL-10 (Th2) en modelo de cultivo de esplenocitos primarios de ratón	0,25–2,5 μM	Ku & Lin 2013
	ρ -cimeno	Monoterpeno	<i>In vivo</i>	<Edema inducido por carragenina de la pata trasera en ratones durante la primera hora de evaluación	Oral, 40 mg/kg	de Souza Siqueira Quintans <i>et al.</i> 2013
	geraniol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	50% de inhibición de la adherencia de neutrófilos inducida por TNF- α	0,00625 % conc.	Abe <i>et al.</i> 2003
	limoneno	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	Inhibición de especies reactivas de oxígeno (ROS) en células HL-60 clon 15 estimuladas con eotaxina y producción reducida de proteína-1 quimioatrayente de monocitos	7,34–14,68 mmol/l	Hirota <i>et al.</i> 2010
	luteína	Carotenoide	<i>In vivo</i>	La exposición a una dieta enriquecida con luteína y zeaxantina inhibió la respuesta edematosa inducida por la radiación UVB en ratones hembra SKH-1	Enriquecimiento oral al 0,4 %	González <i>et al.</i> 2003
	δ -linalool	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	Secreción de citocinas inclinada por Th2 y potencial antiinflamatorio en el modelo de cultivo de esplenocitos primarios de ratón	0,5 μM	Ku & Lin 2013
	timol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	Liberación de elastasa inducida por N-formil-metionil-leucil-fenil-alanina inhibida por neutrófilos humanos	10–20 $\mu\text{g/ml}$	Braga <i>et al.</i> 2006a
	zeaxantina	Carotenoide	<i>In vivo</i>	La exposición a una dieta enriquecida con luteína y zeaxantina inhibió la respuesta edematosa inducida por la radiación UVB en ratones hembra SKH-1	Oral, 0,4% de enriquecimiento	González <i>et al.</i> 2003
Antipalúdico	artemisini-na	Sesquiterpeno	<i>In vivo</i>	Eliminación de parásitos de la malaria por <i>Plasmodium falciparum</i> en adultos	Oral, 4 mg/kg peso corporal por día	Noedl <i>et al.</i> 2008
Antioxidante	geraniol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	>45% en actividad de superóxido dismutasa en macrófagos alveolares de rata estresados con hidroperóxido de butilo terciario	2,5 μg	Tiwari & Kakkar 2009
	luteína	Carotenoide	<i>In vivo</i>	<ROS en piel dorsal irradiada de ratones alimentados con una dieta enriquecida con luteína	Oral, 0,4% de enriquecimiento	Lee <i>et al.</i> 2004
	α -pineno	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	>Actividad antioxidante en ensayo de 2,2-difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH) y prueba de blanqueo de β -caroteno	2,28 \pm 0,23% (50% inhibición)	Wang <i>et al.</i> 2008
	timol	Monoterpeno	<i>In vitro</i>	<ROS en estudio de H ₂ O ₂ /HOCl de quimioluminiscencia amplificada de luminol	2,73–21,87 $\mu\text{g/ml}$	Braga <i>et al.</i> 2006b
	zeaxantina	Carotenoide	<i>In vitro</i>	<Peroxidación lipídica en liposomas de fosfatidilcolina de yema de huevo	2 μM	Bhosale & Bernstein 2005

I.5.5. Mejora de la estructura del suelo (redes de hifas)

La agregación del suelo es un proceso de ecosistema dinámico y complejo (Lehmann *et al.* 2017) que consiste en la formación, estabilización y desintegración de los agregados del suelo (y los espacios porosos del suelo asociados). Este proceso está influenciado por fuerzas físicas, enlaces químicos, factores ambientales (p. ej., textura del suelo, ciclos de congelación-descongelación, eventos de mojado-secado) y agentes biológicos, p. ej., microorganismos del suelo y sus interacciones (Tisdall & Oades 1982; Golchin *et al.* 1994; Rillig & Mummey 2006).

Cada año 75.000 Mt de suelo son removidos por eventos de erosión, causando daños estimados en 17.000 millones de dólares (Pimentel *et al.* 1995). La erosión del suelo conduce en última instancia a una reducción de la fertilidad y sostenibilidad del suelo y, por lo tanto, a pérdidas en la productividad de las plantas (Frye *et al.* 1982; Mokma & Sietz 1992). Las pérdidas de materia orgánica del suelo en suelos erosionados inhiben la formación y estabilización de los agregados del suelo, lo que alimenta el ciclo de pérdida de suelo (Lehmann *et al.* 2017).

La propiedad clave de los HMAs para estabilizar los agregados del suelo probablemente es su extenso crecimiento de hifas extrarradicales (Lehmann *et al.* 2017), un factor que a menudo se ha encontrado que se correlaciona con los parámetros de estabilidad del suelo (por ejemplo, Wilson *et al.* 2009; Barto *et al.* 2010). Rillig *et al.* (2010) mostraron en un estudio *in vitro*, en el que los HMAs crecieron en suelo esterilizado, que existe un vínculo causal directo entre la cantidad de agregados estables al agua y la presencia de micelio fúngico MA.

El grado en que se promueve la agregación del suelo depende de las especies de HMAs involucradas, porque los miembros de diferentes familias pueden producir hifas del suelo de manera diferencial (Hart & Reader 2002). Varios estudios observaron variaciones en la capacidad de agregación del suelo entre especies de HMAs (Piotrowski *et al.* 2004; Enkhtuya & Vosatka 2005; Klironomos *et al.* 2005). Schreiner y Bethlenfalvay (1997) encontraron que una mezcla de tres especies era más beneficiosa para la promoción del crecimiento de las plantas y la agregación del suelo que una sola especie. Se requiere más investigación para aclarar el papel de la diversidad de especies en la estructura del suelo (Lehmann *et al.* 2017). Además de la identidad de hongos y hospedadores, la proliferación de hifas depende de las condiciones ambientales como los niveles de nutrientes, el pH del suelo y el contenido de agua (Johnson *et al.* 2003; Parniske 2008; Helgason & Fitter 2009; Pietikainen *et al.* 2009).

Los estudios de Thomas *et al.* (1993) y Andrade *et al.* (1998) mostraron que la combinación de las raíces e hifas micorrícicas puede conducir a un aumento no aditivo de los agregados estables al agua en comparación con los tratamientos de solo raíces o de solo hifas. Por otro lado, la aplicación de compartimentos de solo hifas (o hifosferas) o sistemas de crecimiento *in vitro* estériles (Rillig *et al.* 2010) reveló que la capacidad de agregación del suelo de los hongos micorrícicos puede ser comparable a la de las raíces (Thomas *et al.* 1993; Andrade *et al.* 1998).

La importancia de los HMAs para la estructura del suelo se descubrió durante la década de 1950 (Martin *et al.* 1955; revisión de Six *et al.* 2004) y desde entonces ha sido bien documentada en varias revisiones (Oades 1993; Tisdall 1994; Six *et al.* 2004; Rillig & Mummey 2006). Un metaanálisis, que sintetizó cuantitativamente estudios de 1986 a 2012, examinó el impacto de los HMAs en la agregación del suelo reveló un efecto general positivo (Leifheit *et al.* 2014).

Tanto en los ecosistemas naturales (pastizales áridos y montañosos) como en los sitios gestionados (pastizales y bosques gestionados), las raíces y los micelios extrarradicales de los HMAs tuvieron un fuerte impacto en la estabilidad de agregados (Miller & Jastrow 1990; Chaudhary *et al.* 2009; Owen *et al.* 2009; Li *et al.* 2015).

Mecanismos de agregación del suelo

El impacto positivo de los hongos micorrícicos en la agregación del suelo se conoce desde principios de la década de 1900 y, aunque se siguieron investigaciones intensas y se revelaron nuevos conocimientos mediante enfoques observacionales, experimentales, correlacionales y de minería de datos, los mecanismos precisos aún no están claros (Tisdall & Oades 1982; Miller & Jastrow 1990; Six *et al.* 2004; Rillig & Mummey 2006; Leifheit *et al.* 2014; Lehmann *et al.* 2017).

La naturaleza compleja de la agregación del suelo con sus procesos que ocurren simultáneamente (formación, estabilización, desintegración) está influenciada por una multitud de factores y mecanismos interrelacionados mediados, entre otros, por la biota del suelo (Lehmann *et al.* 2017). Para los hongos micorrícicos, estos pueden agruparse libremente en mecanismos biofísicos, bioquímicos y biológicos mediados directa o indirectamente por sus hifas o micelio (Fig. 14.3) (Rillig & Mummey 2006), los mecanismos que interactúan entre ellos.

Mecanismos biofísicos

Los mecanismos biofísicos de agregación del suelo están mediados por la interacción física directa de hifas individuales, o el micelio en su conjunto, con partículas o agregados del suelo (Lehmann *et al.* 2017). Este conjunto de

mecanismos consta de enredo (o entrelazamiento), alineación de partículas por el ejercicio de presión física y cambios en el potencial hídrico local provocados por el micelio (Fig. 1.5.3). Cada uno de estos mecanismos está influenciado por una serie de rasgos del micelio, principalmente de naturaleza arquitectónica.

Existe evidencia correlacional que demuestra que con el aumento de la longitud del micelio extrarradical de los HMAs, el diámetro medio de agregados aumenta; por lo tanto, se sugirió que, con mayor densidad de hifas por unidad de suelo, más superficies de partículas pueden estar enredadas (Tisdall & Oades 1980; Miller & Jastrow 1990).

Los hongos pueden alterar directamente el régimen hídrico en el suelo junto con sus hifas, en la llamada "hifosfera". Los hongos micorrícicos pueden transportar agua desde el suelo a sus hospedadores asociados, mientras que las plantas también pueden transferir agua por elevación hidráulica nocturna a sus simbioses (Augé 2001; Querejeta *et al.* 2003; Egerton-Warburton *et al.* 2007). Este movimiento de agua podría resultar en humedecer o secar el suelo en la micorrizosfera, potencialmente afectando el proceso de agregación del suelo (Lehmann *et al.* 2017).

Varios rasgos fúngicos (Rillig *et al.* 2014; Lehmann & Rillig 2015) influyen en la capacidad del micelio (o hifas) para realizar uno o más de estos mecanismos biofísicos; incluyendo la velocidad de extensión del micelio, los patrones y ángulos de ramificación, la capacidad de anastomosis, la resistencia a la tensión de las hifas, la vida útil y la capacidad de curación.

La tasa de extensión del micelio (y el volumen cubierto) determina el volumen del suelo expuesto a la influencia de los hongos. Este es un rasgo importante, incluso para la agregación del suelo, porque determina si un hongo puede influir en un volumen determinado de suelo (Lehmann *et al.* 2017). Esta capacidad variará drásticamente según el tipo de hifas; para las hifas exploradoras (p. ej., hifas corredoras en HMAs), la extensión micelial rápida es posible en comparación con las estructuras de las hifas absortivas de crecimiento lento (Bago *et al.* 1998).

La resistencia de la red micelial contra las perturbaciones contribuye a la estabilidad de las partículas y los agregados del suelo enredados y está determinada principalmente por las interconexiones de hifas y la resistencia a la tracción de las hifas (Lehmann *et al.* 2017). Los enlaces de hifas, o anastomosis, pueden formarse dentro de la misma hifa o entre diferentes hifas del mismo genet o incluso entre diferentes genets de una especie fúngica, pero no se conocen conexiones entre diferentes especies para los HMAs y las especies de los hongos ECMs (de la Providencia *et al.* 2005; Sbrana *et al.* 2007; Wu *et al.* 2012). La intensidad o el número de anastomosis puede variar entre especies; para las especies de HMAs se encontró un mayor número de anastomosis en Glomeraceae que en Gigasporaceae (Giovannetti *et al.* 1999; de la Providencia *et al.* 2005).

Las hifas pueden conferir resistencia al corte y resistencia a la tracción a las unidades de suelo (Lehmann *et al.* 2017), como se demostró para los hongos no micorrícicos (Tisdall *et al.* 2012). Esto es en parte una consecuencia de la resistencia a la tracción de las hifas mismas, que es una propiedad variable influenciada entre otras por el desarrollo de los hongos (Li *et al.* 2002). La resistencia al desgarro de las hifas podría variar según la especie de hongos, la etapa de desarrollo y la ubicación de las hifas en la colonia (Lehmann *et al.* 2017). Se encontró que el diámetro de las hifas en las especies de los HMAs variaba de 1 a 18 μm (Dodd 1994), mientras que el grosor de las paredes de las hifas variaba entre 1 y 4 μm ; Se podría detectar un engrosamiento aún mayor de las paredes de las hifas en hongos MAs y no micorrícicos (McLean & Prosser 1987; Dodd *et al.* 2000).

La capacidad regenerativa y la longevidad del micelio determina el período de funcionalidad e integridad de la red micelial que potencialmente enreda y estabiliza los agregados del suelo. La vida útil de las hifas extrarradicales de HMAs puede durar de 5 a 6 días, mientras que se encontró que las hifas exploradoras corredoras persistían más de 30 días (Staddon *et al.* 2003; Olsson & Johnson 2005). Para los rizomorfos de los hongos ECMs, la esperanza de vida se estimó en un promedio de 11 meses (Treseder *et al.* 2005).

Pepe *et al.* (2018) revelaron que la viabilidad celular y la funcionalidad de las hifas extrarradicales de HMAs están desacopladas de la vida útil de la planta hospedadora – después de la eliminación de los tallos (parte aérea), el crecimiento del micelio extrarradical que se propaga desde los sistemas radicales desprendidos era comparable al de las plantas intactas, y continuo durante toda la duración del experimento, 150 días. Además, el micelio extrarradical mostró niveles altos y comparables de viabilidad, y mantuvo su capacidad para establecer las simbiosis micorrícicas con nuevas plantas, hasta 5 meses después de la remoción de los brotes. Este resultado interesante puede explicarse por la liberación de nutrientes de las raíces muertas y la posterior absorción por las hifas de HMAs (Pepe *et al.* 2018). De hecho, las membranas de las células de la raíz pueden aumentar su permeabilidad durante la senescencia y estimular la transferencia de nutrientes del hospedador al hongo (Smith & Smith 1990), de acuerdo con los datos que informan que en *Lolium perenne* las raíces desprendidas de los brotes perdieron hasta un 60% de su N inicial y hasta 70% de su P en las primeras tres semanas (Eason & Newman 1990).

Se ha demostrado la capacidad de reparar hifas interrumpidas después de lesiones y roturas inducidas por alteraciones para los HMAs (de la Providencia *et al.* 2005; de la Providencia *et al.* 2007). Brevemente, la lesión es sellada

por septos y, posteriormente, comienza el recrecimiento de las hifas y sigue la ramificación desde o detrás de los septos. El alargamiento y la reorientación de las hifas ocurren hasta que se establece el contacto de las hifas que han vuelto a crecer y las hifas pueden fusionarse. En los HMAs la capacidad de curación de las hifas varía entre las especies, especialmente para lesiones múltiples por hifa o lesiones de larga distancia; algunas especies pueden reconectar hifas cortadas con un espacio de 5 mm de ancho entre los extremos cortados (de la Providencia *et al.* 2007).

Mecanismos bioquímicos

Los mecanismos bioquímicos se atribuyen principalmente a productos fúngicos (p. ej., polisacáridos, glicoproteínas e hidrofobinas) liberados por las hifas vivas o en descomposición. Se cree que atraen y alinean las partículas del suelo, funcionan como cementos que estabilizan los agregados al rellenar las grietas o al cubrir las superficies de los agregados y las partículas (Fig. I.5.3). Este conocimiento se deriva principalmente de la investigación con hongos no micorrícicos que muestra que los productos fúngicos pueden disminuir el desprendimiento de partículas de los agregados y aumentar la estabilidad al agua de los agregados artificiales modificados con exudados fúngicos (Griffiths & Jones 1965; Caesar-TonThat & Cochran 2000; Daynes *et al.* 2012; Tisdall *et al.* 2012). Los hongos MAs y ECMs pueden producir una variedad de polisacáridos durante su ciclo de vida (Bonfante Fasolo & Gianinazzi Pearson 1982; Hooker *et al.* 2007); por tanto, parece plausible que para los hongos micorrícicos este mecanismo también se aplique a la agregación del suelo (Lehmann *et al.* 2017).

Los HMAs tienen partículas de arcilla y arena adheridas a sus hifas y, por lo tanto, aumentan la unión de partículas en las raíces colonizadas en comparación con las raíces no colonizadas (Sutton & Sheppard 1976; Tisdall & Oades 1979).

Entre los exudados de hongos, las hidrofobinas son de especial interés. Son las proteínas ubicuas que se encuentran en hongos filamentosos (Wessels 1997; Wosten 2001) con residuos de cisteína altamente conservados (Linder *et al.* 2005) que son esenciales para mediar las interacciones de las hifas y su ambiente hidrofóbico/hidrofílico con las fases acuosa y aérea del suelo. Se plantea la hipótesis de que aumentan la estabilidad de los agregados frente al agua como fuerza desintegradora mediante el sellado de grietas o simplemente mejoran su repelencia al agua; por lo tanto, las hidrofobinas pueden ralentizar o incluso prevenir la humectación de los agregados o el relleno de sus pequeñas grietas y cavidades, encapsulando así el aire encerrado y evitando que el agregado se rompa y se deshaga (Sullivan 1990; Piccolo & Mbagwu 1999). Se demostró además que la repelencia al agua del suelo aumenta en presencia de hifas de hongos ECMs y MAs (Schantz & Piemeisel 1917; York & Canaway 2000; Rillig *et al.* 2010); sin embargo, hasta ahora no se han podido identificar las hidrofobinas en los HMAs, aunque es probable que existan análogos.

Otras proteínas de origen fúngico también pueden estar involucradas en la agregación del suelo (Rillig *et al.* 2007). Para los HMAs la proteína de suelo relacionada con la glomalina (PSRG, [GRSP] en inglés) se propuso como un agente involucrado en la agregación del suelo (Rillig 2004b) basándose en la suposición de que es principalmente de origen fúngico MA. Sin embargo, no está claro si las glomalinas son producidas solo por HMAs y hasta qué punto las fracciones PSRG extraídas son realmente de origen glomeromicotano (p. ej., Rosier *et al.* 2006).

Otro mecanismo potencialmente bioquímico se relaciona con los HMAs que cambian el pH de la hifosfera y pueden reducir el pH del suelo de 5,9 a 3,5 en 18 semanas (Bago *et al.* 1998). Al acidificar localmente el suelo, los HMAs podrían prevenir la lixiviación de la arcilla y con ella – la pérdida de las partículas de arcilla hacia las capas inferiores del suelo; las partículas de arcilla son bloques de construcción importantes de los agregados del suelo (Lehmann *et al.* 2017).

Mecanismos de interacción biológica

Los hongos micorrícicos no existen de forma aislada, pero están en intensas relaciones con las raíces de su hospedador asociado, están integrados en la red trófica del suelo y también dan forma e interactúan con la comunidad microbiana del suelo (Lehmann *et al.* 2017) (Fig. I.5.3). Por ejemplo, pueden modificar las comunidades microbianas del suelo en su hifosfera y así influir en la agregación del suelo mediante mecanismos biológicos indirectos, fuertemente interrelacionados (Andrade *et al.* 1997).

La microbiota, incluidos los hongos no micorrícicos (p. ej., hongos saprófitos) y las eubacterias, comparten el mismo hábitat con las hifas micorrícicas y se influyen mutuamente de varias formas, incluida la competencia y la alteración del suelo circundante y su estructura (Andrade *et al.* 1998; Rillig 2004a; Rillig & Mummey 2006; Nottingham *et al.* 2013). Por lo tanto, no es sencillo desentrañar experimentalmente la importancia relativa de los hongos micorrícicos y la microbiota asociada, porque esto requiere la existencia de sistemas de cultivo estériles. Hay evidencias de que la coexistencia de los hongos micorrícicos y las bacterias promueve la agregación del suelo y que este efecto es específico de la especie (Rillig *et al.* 2005; Caesar-TonThat *et al.* 2013). Leifheit *et al.* (2015) fueron un paso más allá y examinaron el potencial de agregación del suelo de los HMAs y de una comunidad microbiana natural del suelo. Encontraron que ambos grupos de organismos aplicados como tratamientos individuales mejoraron la estabilidad

hídrica de los macroagregados, mientras que en el tratamiento de combinación se detectó un aumento no aditivo, es decir, el nivel de agregación del suelo cuando los dos tratamientos se combinaron era comparable al del tratamiento individual.

Las comunidades de la hifosfera son sistemas dinámicos determinados por el crecimiento y la descomposición, la fragmentación y la reconexión del micelio (Lehmann *et al.* 2017). La composición de la comunidad depende de las especies de hongos, la vitalidad de las hifas y su etapa de desarrollo, lo que afecta la atracción y la unión de los microorganismos del suelo hacia las hifas de los hongos (Toljander *et al.* 2006; Scheublin *et al.* 2010). En el caso de las bacterias existe una fuerte evidencia de que su abundancia y riqueza aumenta en la hifosfera en comparación con el resto del suelo no rizosférico (Ames *et al.* 1984; Meyer & Linderman 1986; Secilia & Bagyaraj 1987; Warmink & van Elsas 2008), y que sus respuestas quimiotácticas se alteran dependiendo del estado de colonización de las raíces de las plantas (Sood 2003). Se sugirió que estos efectos son impulsados por los exudados de hongos (Jansa *et al.* 2013). Se sabe que las bacterias asociadas a hifas afectan la agregación del suelo mediante la alineación de partículas (Caesar-Tonthat 2002).

En el caso de los hongos, las posibles consecuencias de las interacciones de las especies en la agregación del suelo están poco exploradas, aunque pueden representar una fracción dominante de la biomasa microbiana del suelo en las capas orgánicas del suelo (Joergensen & Wichern 2008). Dependiendo del bioma, los hongos micorrícicos pueden comprender el 30% de la biomasa microbiana y el 80% de la biomasa fúngica, respectivamente (Hogberg & Hogberg 2002).

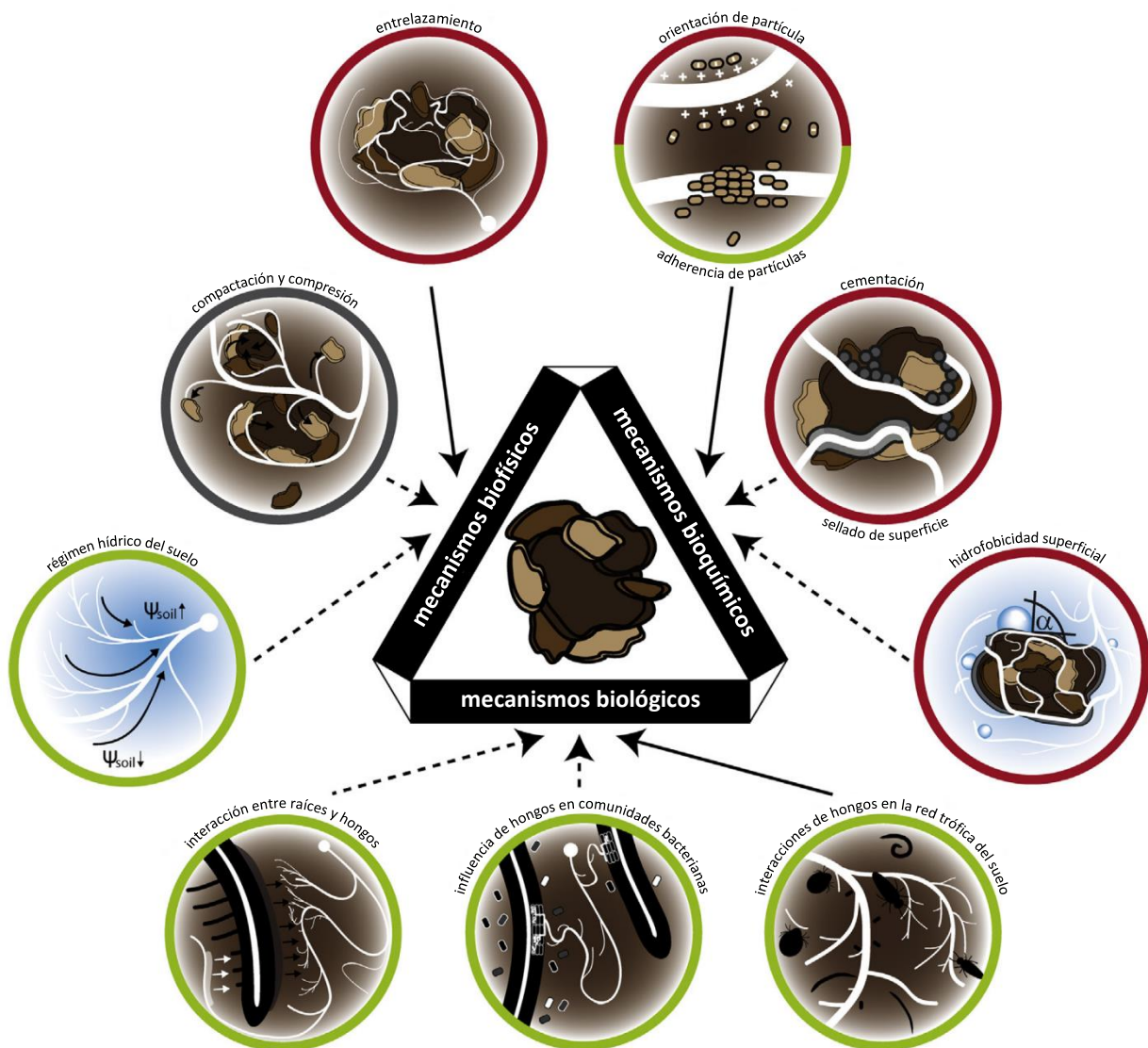


Fig. I.5.3. Ilustración de posibles mecanismos biofísicos, bioquímicos y biológicos que afectan la agregación del suelo (Lehmann *et al.* 2017) para los cuales se reporta evidencia empírica de involucración de los hongos micorrícicos (círculos verdes) o los hongos no micorrícicos (círculos rojos). Para algunos mecanismos potencialmente importantes (compactación y compresión) no hay datos (círculo gris). La relevancia de estos mecanismos para la agregación del suelo se evaluó escasamente (flecha sólida), pero la mayoría de los mecanismos solo se planteó como una hipótesis (flecha discontinua).

En las micorrizas arbusculares, ambos simbiosis pueden inducir una ramificación intensificada en sus parejas; para los HMAs el mecanismo no se conoce, pero para las plantas este fenómeno se induce a través de la hormona vegetal estrigolactona (Yano *et al.* 1996; Paszkowski & Boller 2002; Paszkowski 2006; Harris 2008). Esta interferencia también afecta la cantidad y calidad de exudados como aminoácidos y carbohidratos (Leyval & Berthelin 1993; Azaïeh *et al.* 1995). Por tanto, la cantidad y la calidad de los compuestos bioquímicos que actúan como pegamentos potenciales también podrían verse afectadas por este mecanismo biológico (Lehmann *et al.* 2017).

Además, se sugiere que los hongos micorrícicos afectan indirectamente la agregación del suelo a través de su interacción con los fungívoros. Aunque los HMAs tienen un valor nutricional más bajo en comparación con otros hongos del suelo, su gran abundancia contribuye a un extenso canal de energía en la red trófica del suelo (Holtkamp *et al.* 2011). Los fungívoros pueden encontrarse entre todos los principales taxones de biota del suelo, incluidos microartrópodos, bacterias, ácaros, nematodos y protistas (Hunt *et al.* 1987; Geisen *et al.* 2016), donde algunos taxones/especies son facultativos o incluso obligatorios consumidores de los hongos (p. ej., Old & Darbyshire 1978; Okada *et al.* 2005). Hay muy poca investigación sobre las posibles consecuencias de la interacción de hongos y fungívoros para la agregación del suelo. Rillig y Mummey (2006) sugirieron que los fungívoros podrían tener varios efectos posibles: (1) podrían alterar la composición de la comunidad de hongos mediante la alimentación preferencial, lo que podría cambiar la abundancia de hongos con un impacto diferencial en la agregación del suelo; (2) podrían inducir cambios en los rasgos fúngicos relacionados con la agregación del suelo (por ejemplo, arquitectura micelial y cantidad/calidad del exudado); y (3) las comunidades de hongos podrían cambiar la abundancia y las comunidades de fungívoros. Para los microartrópodos (por ejemplo, colémbolos) se planteó la hipótesis de que pueden afectar positivamente el crecimiento y la respiración de los hongos mediante la estimulación inducida por el pastoreo a densidades moderadas (Fitter & Sanders 1992; Lussenhop 1992; Fitter & Garbaye 1994); dicho crecimiento micelial inducido debería tener un efecto positivo en la agregación del suelo (Lehmann *et al.* 2017). Los estudios de Helgason y Fitter (2009) y Siddiky *et al.* (2012a, b) obtuvieron un aumento no aditivo en los tratamientos combinados de los HMAs y los colémbolos en comparación con los tratamientos por separado. Esto probablemente fue causado por los mecanismos de agregación en el suelo de complementariedad entre los hongos y los colémbolos, y por el hecho de que los colémbolos parecían pastar preferentemente en las hifas de los hongos saprófitos, prefiriéndolas a las hifas de HMAs en estos experimentos de invernadero (Lehmann *et al.* 2017).

I.5.6. Superación de las condiciones de estreses abióticos por las plantas mediante MAs

Los estreses abióticos están muy extendidos en los ecosistemas terrestres y se están volviendo cada vez más graves debido a los cambios dramáticos en el clima global, la contaminación ambiental y las actividades humanas excesivas durante las últimas décadas. En ecosistemas agrícolas, numerosos estudios han destacado que los HMAs son capaces de mejorar en diversos grados la tolerancia de sus plantas hospedadoras a la sequía (Grümborg *et al.* 2015; Li *et al.* 2019b), la salinidad (Augé *et al.* 2014; Chandrasekaran *et al.* 2019), metales pesados (Wu *et al.* 2018; Zhang *et al.* 2018; Zhang *et al.* 2019; Rask *et al.* 2019), baja disponibilidad de nutrientes (Tanaka & Yano 2005; García & Zimmermann 2014; Koegel *et al.* 2015; Chu *et al.* 2020), temperaturas extremas (calor y frío; Zhu *et al.* 2011; Chen *et al.* 2013; Cabral *et al.* 2016; Mathur *et al.* 2018), suelos ácidos (pH bajo; Huang *et al.* 2017a; Wang *et al.* 2017; Feng *et al.* 2020), toxicidad por aluminio (Al) (Seguela *et al.* 2016; Aguilera *et al.* 2018), y contaminantes (As e hidrocarburos aromáticos policíclicos; Aranda *et al.* 2013; Calonne *et al.* 2014).

1. Las micorrizas arbusculares y el cambio climático

El concepto de cambio climático abarca los cambios en las características del sistema climático comparadas con largos períodos de tiempo anteriores independientemente de su causa (Viela *et al.* 2020). Es posible que tales cambios puedan afectar la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, la temperatura, los patrones de precipitación, la productividad de los cultivos, la calidad del suelo y la diversidad de plantas en el planeta (Altieri *et al.* 2015; Delcour *et al.* 2015; Knox *et al.* 2016).

El inminente cambio climático asociado con una población mundial en aumento y recursos naturales finitos plantea un desafío considerable para la seguridad alimentaria mundial (Thirkell *et al.* 2017). El aumento de temperatura asociado con lluvias más extremas, especialmente en los trópicos, altera las relaciones entre cultivos, plagas, patógenos y malezas, lo que resulta en un mayor uso de pesticidas y puede promover la contaminación de suelos agrícolas por

xenobióticos. Estos riesgos plantean preocupaciones sobre la futura sostenibilidad y resiliencia de los cultivos agrícolas en suelos contaminados con metales y plaguicidas, con el exceso de sales o en los entornos con el estrés por sequía (Altieri *et al.* 2015; Myers *et al.* 2017).

Los microorganismos del suelo realizan diversas funciones en el suelo, incluyendo las áreas agrícolas, mejorando la nutrición y la salud de las plantas, así como la calidad del suelo, incluso en ambientes perturbados (Barea 2015). Por tanto, la explotación eficaz de los servicios microbianos beneficiosos debería comprender estrategias respetuosas con el medio ambiente para mitigar los efectos negativos del cambio climático (Viel *et al.* 2020). Muchos cultivos agrícolas de importancia económica establecen simbiosis mutua con los HMAs, y esto ha motivado el desarrollo de nuevos enfoques en las prácticas agrícolas para estimular el desarrollo de las poblaciones nativas de los HMAs (Thirkell *et al.* 2017). Las mejoras proporcionadas por los HMAs a las plantas se derivan de efectos nutricionales y no nutricionales y, por lo tanto, se clasifican en efectos biofertilizantes, bioreguladores y bioprotectores. La acción de los biofertilizantes es la principal y precursora de las demás (Siqueira & Klauberg Filho 2000). Estos efectos pueden garantizar mejores rendimientos en entornos agrícolas alterados por el cambio climático combinándolos con la reducción del uso de los agroquímicos (Berruti *et al.* 2016) y la mejora de la calidad de las cosechas (Baum *et al.* 2015).

2. Sequía

El estrés por sequía tiene un alto impacto en el crecimiento y desarrollo de las plantas, reduciendo la producción de cultivos en todo el mundo (Lesk *et al.* 2016). El estrés por sequía afecta la vida vegetal de muchas maneras; por ejemplo, la escasez de agua en las raíces reduce la tasa de transpiración e induce estrés oxidativo (Impa *et al.* 2012; Hasanuzzaman *et al.* 2013). El estrés por sequía imparte efectos nocivos sobre el crecimiento de las plantas al afectar la actividad enzimática, la absorción de iones y la asimilación de nutrientes (Ahanger & Agarwal 2017; Ahanger *et al.* 2017a). Sin embargo, existe una fuerte evidencia de que los HMAs alivian el estrés por sequía en diferentes cultivos como trigo, cebada, maíz, soja, fresa y cebolla (Mena-Violante *et al.* 2006; Ruiz-Lozano *et al.* 2015; Yooyongwech *et al.* 2016; Moradtalab *et al.* 2019). La tolerancia de las plantas a la sequía podría deberse principalmente a un gran volumen de suelo explorado por las raíces y a las hifas extrarradicales de los HMAs (Gianinazzi *et al.* 2010; Orfanoudakis *et al.* 2010; Gutjahr & Paszkowski 2013; Zhang *et al.* 2016).

Se cree que dicha asociación simbiótica regula una variedad de procesos fisio-bioquímicos en las plantas, como el aumento del ajuste osmótico (Kubikova *et al.* 2001), la regulación de los estomas mediante el control del metabolismo del ácido abscísico (Duan *et al.* 1996), una mayor acumulación de prolina (Ruiz-Sánchez *et al.* 2010; Yooyongwech *et al.* 2013), o aumento del nivel de glutatión (Rani 2016). La relación simbiótica de varias plantas con HMA puede, en última instancia, mejorar el tamaño y la eficiencia de las raíces, el índice de área foliar y la biomasa en las actuales condiciones de sequía (Al-Karaki *et al.* 2004; Gholamhoseini *et al.* 2013). Además, los HMAs y su interacción con la planta hospedadora son útiles para apoyar a las plantas contra condiciones ambientales severas (Ruiz-Lozano 2003; Begum *et al.* 2019). La simbiosis MA también da como resultado un mayor intercambio de gases, mejoras en el uso de agua por las hojas, en la conductancia estomática y en la tasa de transpiración (Morte *et al.* 2000; Mena-Violante *et al.* 2006). El HMA puede facilitar las respuestas del ácido abscísico que regulan la conductancia estomática y otros procesos fisiológicos relacionados (Ludwig-Müller 2010). Li *et al.* (2019) han demostrado una mejora mediada por HMA en el crecimiento y la fotosíntesis en las especies de las plantas C3 (*Leymus chinensis*) y C4 (*Hemarthria altissima*) a través de la regulación positiva del sistema antioxidante.

En España en 2018 el agua de riego consumió 65,2% de toda agua utilizada para diferentes propósitos (FAO 2021, Tab. 7). En algunos países esta proporción es todavía mayor, como en Japón (67,7%), Australia (69,3%), Colombia (73,5%), Argentina (73,9%), México (75,7%), Arabia Saudita y Egipto (79,2%), Grecia (80,1%), Kenya (80,2%), Indonesia (85,2%), Uruguay (86,6%), Turquía (87,1%), Niger (87,7%), Marruecos (87,8%), India y Tailandia (90,4%) Chile (90,9%), Iran (92,2%), Uzbekistán (92,3%), Pakistán (94,0%), Vietnam (94,8%), Afganistán (98,2%) o Somalia (99,5%) (FAO 2021, Tab. 7). El manejo adecuado del agua de riego en estos y otros países son de suma importancia para la sostenibilidad económica y medioambiental, por lo que la introducción de las aplicaciones de inóculos micorrízicos arbusculares capaces de mejorar la eficiencia de uso de agua de riego debe ser una de las prioridades para mejorar este manejo y reducir los gastos innecesarios de agua.

3. Salinidad

Es bien sabido que la salinización del suelo es un problema ambiental cada vez mayor que representa una grave amenaza para la seguridad alimentaria mundial. Se sabe que el estrés salino suprime el crecimiento de las plantas al afectar el desarrollo vegetativo y la tasa de asimilación neta, lo que resulta en una reducción de la productividad del

rendimiento (Hasanuzzaman *et al.* 2013; Ahanger *et al.* 2017a). También promueve la generación excesiva de especies reactivas de oxígeno (Ahmad *et al.* 2010; Ahanger & Agarwal 2017; Ahanger *et al.* 2017b; Ahanger *et al.* 2018). Se están haciendo intentos para explorar los medios potenciales de lograr una mejor producción de cultivos en suelos afectados por la sal. Uno de esos medios potenciales es el uso de los HMAs para mitigar los efectos adversos inducidos por la salinidad en las plantas (Santander *et al.* 2019). Varios estudios de investigación han informado la eficiencia de los HMAs para impartir crecimiento y mejora del rendimiento en plantas bajo estrés de salinidad (Talaat & Shawky 2014; Abdel Latef & Chaoxing 2014; Begum *et al.* 2019). El-Nashar (2017) informó que el HMA mejoró la tasa de crecimiento, el potencial hídrico de las hojas y la eficiencia del uso del agua de las plantas de *Antirrhinum majus*. Ait-El-Mokhtar *et al.* (2019) han informado los efectos beneficiosos de la simbiosis MA sobre tales parámetros fisiológicos como la tasa fotosintética, la conductancia estomática y las relaciones de agua de las hojas en los regímenes salinos. HMA alivió significativamente los efectos deletéreos sobre la fotosíntesis bajo estrés por salinidad (Sheng *et al.* 2011). La inoculación con HMAs mejoró notablemente la tasa fotosintética y otros rasgos de intercambio de gases, el contenido de clorofila y la eficiencia del uso del agua en *Ocimum basilicum* L. en condiciones salinas (Elhindi *et al.* 2017). Las plantas de *Allium sativum* inoculadas con HMA mostraron las características de crecimiento mejoradas, incluido el índice de área foliar y la biomasa fresca y seca en condiciones salinas (Borde *et al.* 2010). Wang *et al.* (2018) han informado un aumento considerable en los pesos frescos y secos y en la concentración de N de los brotes y raíces debido a la inoculación con HMAs en condiciones salinas moderadas.

La interacción mutualista entre los HMAs y la planta hospedadora es una condición indispensable para que las plantas toleren condiciones ambientales desfavorables (Augé & Moore 2005). Los HMAs habitualmente habitan en áreas con alta concentración de sal (Wang & Liu 2001) y tienen un papel prioritario en atenuar y combatir los efectos del estrés salino (Al-Karaki *et al.* 2001; Jahromi *et al.* 2008).

Además, las plantas que poseen HMA muestran una síntesis mejorada de ácido jasmónico, ácido salicílico y varios nutrientes inorgánicos importantes. Por ejemplo, las concentraciones de P, Ca²⁺, N, Mg²⁺ y K⁺ totales fueron más altas en las plantas de *Cucumis sativus* tratadas con HMA en comparación con las de las plantas no inoculadas en condiciones de estrés salino (Hashem *et al.* 2018). La inoculación micorrícica a *Capsicum annuum* mostró un contenido mejorado de clorofila y una absorción de Mg²⁺ y N junto con un transporte reducido de Na⁺ en condiciones salinas (Cekic *et al.* 2012). Además, Santander *et al.* (2019) han demostrado que las plantas micorrícicas de lechuga tenían mayor producción de biomasa, mayor síntesis de prolina, mayor absorción de N y cambios notables en las relaciones iónicas, particularmente una menor acumulación de Na⁺, que aquellas en plantas no micorrícicas en las condiciones de estrés. La inoculación de HMA puede regular eficazmente los niveles de reguladores clave del crecimiento. Por ejemplo, Hameed *et al.* (2014) y Talaat y Shawky (2014) han observado una mejora mediada por HMA en la concentración de citoquininas que resulta en una translocación marcada de fotosintato en condiciones de estrés por salinidad. Además, se demostró que la promoción del crecimiento mediada por HMA bajo estrés por salinidad se debe a la alteración en la reserva de poliaminas (Kapoor *et al.* 2013). Aroca *et al.* (2013) mostraron que la estrigolactona aumentada en las plantas de lechuga tratadas con HMA mitigó notablemente varios efectos de salinidad. Las plantas colonizadas con HMA tienen la capacidad de disminuir el estrés oxidativo al suprimir la peroxidación de la membrana lipídica bajo estrés por salinidad (Abdel Latef & Chaoxing 2014; Talaat & Shawky 2014). También se observó que la inoculación con HMA mejora la acumulación de varios ácidos orgánicos dando como resultado una regulación positiva del proceso de osmorregulación en plantas cultivadas bajo estrés salino. Por ejemplo, Sheng *et al.* (2011) observaron una síntesis/acumulación mejorada de ciertos ácidos orgánicos en plantas de maíz que crecen en suelo salino, y los HMAs indujeron una mayor producción de betaína, lo que confirma el papel indirecto de los HMAs en la osmorregulación de las plantas bajo estrés por salinidad.

4. Agroquímicos y HMAs

En el mundo actualmente (2019) se usa 4.190.985 toneladas de pesticidas, mayormente en Asia (2.171.017t) y en Américas (1.363.996) (FAO 2021, Tab. 13). El gasto mundial de pesticidas es de 2,69 kg/ha (FAO 2021, Tab. 14). En España gastaron 61.343 toneladas de pesticidas o 3,66 kg/ha (FAO 2021, Tab. 13, 14).

El uso prolongado e intensivo e indiscriminado de agroquímicos afecta negativamente la biodiversidad del suelo, la sostenibilidad agrícola y la seguridad alimentaria, lo que provoca efectos nocivos a largo plazo sobre la seguridad nutricional y la salud humana y animal (Upadhayay *et al.* 2020). La Organización Mundial de la Salud (OMS) afirma que en los países en desarrollo hay tres millones de casos de intoxicación por agroquímicos (Meena *et al.* 2020).

El impacto de los plaguicidas en el rendimiento agronómico y el margen de beneficio los convierte en un componente importante de las prácticas agrícolas modernas. Sin embargo, el uso indiscriminado de plaguicidas conduce a la degradación de los ecosistemas microbianos del suelo (Önder *et al.* 2011). Las malas hierbas las plagas y las enfermedades son los principales factores bióticos reductores en la agricultura y obstaculizan el rendimiento de los

cultivos, la productividad y la eficiencia del uso de los recursos (Oerke 2006). Por lo tanto, los herbicidas, los insecticidas y los fungicidas y otros tipos de pesticidas se utilizan indiscriminadamente para garantizar una mayor producción mediante la eliminación o supresión de las poblaciones de organismos nocivos para los cultivos agrícolas (Aktar *et al.* 2009).

En consecuencia, el suelo recibe la mayor parte de compuestos agroquímicos complejos, varios de los cuales son venenosos para la actividad de microorganismos benéficos del suelo no objetivo (Wang *et al.* 2006; (Tab. I.5.3; Tab. I.5.4; Tab. I.5.5). Más del 95% de los herbicidas aplicados y el 98% de los insecticidas alcanzan microorganismos del suelo no objetivo que su plaga-objetivo, ya que se pulverizan proporcionalmente en todo el campo, independientemente de las zonas afectadas (Miller 2004). Por tanto, de la cantidad total de plaguicidas aplicados, aproximadamente el 0,1% llega a los organismos objetivo, mientras que la cantidad restante contamina el suelo y el medio ambiente. Este uso indiscriminado de plaguicidas no solo perturba la biodiversidad del suelo, sino que también afecta negativamente a los microcosmos del suelo que comprenden la microfauna del suelo en las comunidades de campo y el ecosistema del suelo (Lo 2010). Grandes cantidades de pesticidas que llegan al suelo tienen un efecto directo sobre el microbiota del suelo, que es un indicador biológico de la fertilidad y que influye en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Santos & Flores 1995; Fabra *et al.* 1997; Hussain *et al.* 2009). De manera similar, varios estudios han informado sobre el impacto de numerosos pesticidas en la reducción de las actividades de las enzimas del suelo que afectan el estado de nutrientes del suelo e incluyen hidrolizados, nitrato reductasa, ureasa, oxidorreductasas, nitrogenasa y actividades deshidrogenasa (Meena *et al.* 2020). Además, la fijación biológica de nitrógeno (FBN) y su biotransformación asociada (es decir, amonificación, nitrificación, desnitrificación, solubilización de fósforo y oxidación de azufre) también se ven afectadas por las aplicaciones de pesticidas (Monkiedje & Spiteller 2005). Además, la reducción de la biomasa de carbono microbiano (BCM) y la diversidad funcional de muchas poblaciones microbianas del suelo no objetivo se ven afectadas debido a las aplicaciones intensivas de pesticidas en la agricultura contemporánea (Wang *et al.* 2006).

Elaine Ingham, microbióloga estadounidense y fundadora de Soil Foodweb, declaró: “Si perdemos bacterias y hongos – el suelo se degrada”. Los microorganismos en el suelo son exclusivamente importantes porque impactan la estructura, las funciones y la fertilidad del suelo (Chaparro *et al.* 2012; Bano & Iqbal 2016). En las tablas siguientes están demostrados los casos de impactos negativos de los pesticidas sobre la microbiota del suelo.

Herbicidas y HMAs

Aunque algunos herbicidas son dañinos para la colonización de HMA y sus efectos beneficiosos (Tab. I.5.3), las plantas MA generalmente tienen una mayor tolerancia a la toxicidad de herbicidas que las plantas no micorrícicas (Bethlenfalvay *et al.* 1996; Siqueira *et al.* 1991). Por ejemplo, los herbicidas *imazaquin*, *imazethapyr* y *pendimethalin* fueron altamente fitotóxicos para las plantas de sorgo; sin embargo, a concentraciones de herbicidas bajas a moderadas, las plantas micorrizadas mostraron los síntomas tóxicos de menor intensidad (Siqueira *et al.* 1991). La *atrazina* es un herbicida de uso común para controlar las malas hierbas. La inoculación de HMA tuvo disminuyó los residuos de atrazina tanto en los tallos de las plantas de maíz como en los suelos (Huang, Zhang, *et al.* 2006; Huang, Tang, *et al.* 2007; Huang *et al.* 2009). Sin embargo, las plantas micorrícicas acumularon más atrazina en las raíces en comparación con las no micorrícicas, y la colonización por HMA promovió el metabolismo de la atrazina. Estos hallazgos sugieren que los HMAs pueden aliviar los efectos negativos que causa la atrazina en los cultivos, así como facilitar su degradación.

Pesticidas organofosforados y HMAs

En la década de 1980, los pesticidas organofosforados reemplazaron los pesticidas organoclorados prohibidos recientemente, que generalmente tienen una larga persistencia, para su uso en el control de plagas agrícolas en todo el mundo. Los pesticidas organofosforados representan la mayor parte del uso total de plaguicidas en el mundo. En cultivos, especialmente en hortalizas, a menudo se reportan residuos químicos de los pesticidas organofosforados que exceden los estándares de seguridad alimentaria (Chen *et al.* 2011; Jallow *et al.* 2017; Sapbamrer & Hongsibsong 2014; Yu *et al.* 2016). Los pesticidas organofosforados a las dosis recomendadas muestran poco o ningún impacto adverso sobre la colonización de los HMAs y el crecimiento de las plantas, pero muestran efectos deletéreos en dosis más altas (Habte & Manjunath 1988). Los estudios de Wang *et al.* (2011a; 2011b) muestran que los HMAs pueden ayudar a las plantas a tolerar un pesticida organofosforado como el *foxim*. En un experimento de cultivo en macetas Los HMAs aumentaron los rendimientos de cebolla y zanahoria verde y redujeron el contenido de *foxim* tanto en los suelos como en las plantas, especialmente en las partes comestibles (Wang *et al.* 2011a; 2011b). De manera similar, la inoculación con HMA redujo notablemente el contenido de *metamidofos* en las plantas de tomate y en el suelo (Xu *et al.* 2016). Estos resultados sugieren que los HMAs tienen un gran potencial para reducir los residuos de los pesticidas organofosforados en los cultivos hortícolas y ayudar a la fitorremediación del suelo contaminado.

Tab. I.5.3. Herbicidas y sus efectos reportados sobre microorganismos del suelo, enzimas y reacciones bioquímicas.

Herbicidas	Efectos sobre microorganismos y procesos asociados	Referencias
2,4-D	Afecta adversamente las actividades de <i>Rhizobium</i> sp.	Fabra <i>et al.</i> 1997
2,4-D	Reduce las actividades de fotoproducción de nitrógenoasa, fosfatasa e hidrógeno de bacterias púrpuras sin azufre	Chalam <i>et al.</i> 1997
2,4-D y 2,4,5-T	Afecta adversamente la expresión de los nodos, interrumpiendo la señalización entre la planta y <i>Rhizobium</i> . El 2,4-D también reduce la fijación de N por algas verdiazules y el proceso de nitrificación que afecta a las nitrosomonas y <i>Nitrobacter</i> sp.	Fox <i>et al.</i> 2001
2,4-Damine, Agrozone y Atranex	Inhibe las actividades de <i>Rhizobium phaseoli</i> y <i>Azotobacter vinelandii</i> (los más sensibles)	Fabra <i>et al.</i> 1997
2,4-D, bromoxinilo y metomilo	Reduce la oxidación de CH ₄ a CO ₂	Syamsul <i>et al.</i> 1996
Bensulfuron metil y Metsulfuron-metil	Disminuye la N-mineralización	Subhani <i>et al.</i> 2000
Bentazona, Prometryn, Simazine y Terbutryn	Inhibe la fijación de N y disminuye el número de nódulos y el contenido de N en general	Singh & Wright 2002
Isoproturón, Triclopir	Afecta adversamente a nitrosomonas, <i>Nitrobacter</i> , bacterias hidrolizantes de urea, actividad de nitrato reductasa y crecimiento de actinomicetos y hongos.	Nowak <i>et al.</i> 2002
Linurón, terbutrina y metabenzotiazurón	Afecta adversamente la actividad de la nitrogenasa y la nodulación en la aplicación de preemergencia	Khan <i>et al.</i> 2006
Glifosato	Suprime la actividad de la fosfatasa	Sannino & Gianfreda 2001
Glifosato	Reduce el crecimiento y la actividad de <i>Azotobacter</i> .	Santos & Flores 1995
Metribuzin	En dosis más bajas, no se observan efectos sobre los hongos MA en el maíz y la cebada.	Makarjian <i>et al.</i> 2016

Tab. I.5.4. Impacto de los insecticidas en los microorganismos del suelo, enzimas y reacciones bioquímicas.

Insecticidas	Efectos sobre microorganismos y procesos asociados	Referencias
Amitraz, Azteca, Ciflutrin, Imidacloprid y Tebupirimfos	Reduce las actividades de las enzimas ureasa y fosfatasa durante una semana.	Tu 1995
Arsénico, DDT y Lindano	Disminuye la biomasa y las actividades microbianas y enzimáticas como resultado de una mayor persistencia en el suelo.	Singh & Singh 2005
Bensulfuron metil y Metsulfuron-metil	Reduce la biomasa microbiana del suelo	El-Ghamry <i>et al.</i> 2002
Insecticidas de carbamato	Inhibe varios microorganismos del suelo, enzimas y actividad nitrogenasa de <i>Azospirillum</i>	Sannino & Gianfreda 2001;
Carbendazim, Imazetapir, Thiram	Disminuye la actividad nitrogenasa en <i>Rhizobium leguminosarum</i> , <i>R. trifolii</i> , <i>Bradyrhizobium</i> sp. y <i>Sinorhizobium meliloti</i> en cultivos en macetas y en condiciones de campo	Niewiadomska 2004
Carbofurano, Etión y Hexaconazol	Inhibe la actividad nitrogenasa de <i>Anabaena doliolum</i> en un 38% en las 48 h siguientes a la aplicación	Kalam & Mukherjee 2001
Hidrocarburos clorados	Inhibe la metanogénesis	Mahía <i>et al.</i> 2008
Clorpirifos, Diclorvos, Forato, Monocrotofos, Metil paratión, Cipermetrina, Fenvalerato, Metomilo y Quinalfos	Aumenta la actividad de la fosfatasa inicialmente y luego se reduce gradualmente. El forato reduce la población bacteriana total y las bacterias fijadoras de N	Madhuri & Rangaswamy 2002
Clorpirifos, Profenofos, Piretrinas y Metilpirimifos	Reduce la población de bacterias aeróbicas fijadoras de N, nitrificantes, desnitrificantes y varios hongos. Profenofos y piretrinas disminuyen la actividad de la enzima ureasa y nitrato reductasa	Martínez-Toledo <i>et al.</i> 1998
Clorpirifós, Quinalfos	Reduce el proceso de amonificación	Madhuri & Rangaswamy 2002
Ciflutrina, Fenpropimorf e Imidacloprid	Disminuye el proceso de nitrificación y desnitrificación y estimula la oxidación del azufre.	Tu 1995
Diazinón e Imidacloprid	Inhibe la bacteria productora de ureasa (<i>Proteus vulgaris</i>)	Ingram <i>et al.</i> 2005
Lindano, Malatión, Diazinón e Imidacloprid	El lindano inhibe el estado de nitrificación, la disponibilidad de N, la solubilización de P y la actividad de la enzima fosfomonoesterasa mientras que el efecto contrario se observa en el caso del diazinón y el imidacloprid.	Singh & Singh 2005
Metalaxyl y Mefenoxam	Disminuye las bacterias fijadoras de nitrógeno y la biomasa microbiana.	Monkiedje 2002
Metamidofos	Reduce la biomasa microbiana entre un 41% y un 83%	Wang <i>et al.</i> 2006
Neemix-4E	Reduce la actividad de la enzima ureasa	Antonious 2003
Insecticida organofosforado	Afecta la actividad de las enzimas del suelo, varias bacterias beneficiosas del suelo y la población de hongos y reduce la tasa de mineralización de N	Pandey & Singh 2004
Pentaclorofenol	Reduce la nitrificación	Colores & Schmidt 2005
Quinalfos	Reduce la actividad de la enzima fosfomonoesterasa que se recupera más tarde.	Mayanglambam <i>et al.</i> 2005
Validamicina	Afecta negativamente la enzima fosfatasa y ureasa que mejora más tarde	Qian <i>et al.</i> 2007

Tab. I.5.5. Fungicidas y sus impactos en procesos beneficiosos del microbiota de suelo.

Fungicidas	Efectos sobre microorganismos y procesos asociados	Referencias
Apron, Arrest y Captan	Reduce los recuentos viables de <i>Rhizobium ciceri</i>	Kyei-Boahen <i>et al.</i> 2001
Benomyl	Afecta las asociaciones de micorrizas y las bacterias nitrificantes.	Chen <i>et al.</i> 2001
Benomyl, Mancozeb	Detiene la actividad de las enzimas deshidrogenasa, ureasa y fosfatasa	Shukla 2000
Captan	Inhibe las bacterias aeróbicas fijadoras de N, nitrificantes y desnitrificantes, la actividad nitrogenasa, la solubilización de fosfatos y otros hongos	Sáez <i>et al.</i> 2005
Captan y Thiram	Disminuye el crecimiento celular y la actividad nitrogenasa en <i>Azospirillum brasilense</i> incluso a una dosis más baja de 10 mg/L	Di Ciocco & Rodríguez 1997
Captan y Carbendazim	Disminuye la actividad de la enzima nitrogenasa.	Chalam <i>et al.</i> 1997
Captan, Carboxin, Thiram	Inhibe la actividad de las bacterias responsables de la desnitrificación.	Milenkovski <i>et al.</i> 2010
Carbendazina y Thiram	Inhibe la nodulación en leguminosas y, por tanto, el proceso de fijación de N	Niewiadomska 2004
Fungicidas de cobre	Disminuyen las poblaciones de bacterias, especies de hongos celulolíticos y estreptomicetos en suelos arenosos.	Kostov & Van Cleemput 2001
Dimetomorfo	Inhibe el proceso de nitrificación y amonificación en suelos arenosos	Cycoń <i>et al.</i> 2010
Dinocap	Inhibe la actividad de las bacterias amonificantes.	Černohávková <i>et al.</i> 2009
Dithianon	Destruye la diversidad bacteriana en el suelo.	Liebich <i>et al.</i> 2003
Fenpropimorfo	Ralentiza la actividad bacteriana en los humedales	Milenkovski <i>et al.</i> 2010
Fludioxonil	Tóxico para las actividades de las algas	Verdisson <i>et al.</i> 2001
Funaben, Baytan, Oxafun	Inhibe la actividad nitrogenasa de las bacterias metilotróficas en dosis más altas.	Durska 2004
Hexaconazol	Afecta a las bacterias involucradas en el ciclo del N	Madhuri & Rangaswamy 2003
Mancozeb	Impactos en las bacterias involucradas en el ciclo de N y C en el suelo	Černohávková <i>et al.</i> 2009
Mancozeb, Clorotalonil, Ditiocarbamatos metálicos	Reduce el proceso de nitrificación	Kinney <i>et al.</i> 2005
Metalaxilo	Reduce la actividad de la ureasa continuamente, mientras que la actividad de la fosfatasa parece estimulada pero luego reduce	Sukul 2006
Metalaxilo	Altera la actividad de las bacterias amonificantes y nitrificantes.	Monkiedje & Spitteller 2005
Oxitetraciclina	Actúa como bactericida	Yang <i>et al.</i> 2009
Pencycuron	Impacto a corto plazo sobre las bacterias del suelo metabólicamente activas	Pal <i>et al.</i> 2005
Propiconazol	Puede retardar los efectos de promoción de crecimiento vegetal de <i>Azospirillum brasilense</i> en su planta hospedadora	Pereyra <i>et al.</i> 2009
Triadimefon	Nocivo para la comunidad bacteriana de suelo a largo plazo	Yen <i>et al.</i> 2009

Pesticidas organoclorados y HMAs

Los pesticidas organoclorados se consideran los típicos contaminantes orgánicos persistentes (COP), que generalmente son difíciles de degradar en el medio ambiente y se bioacumulan fácilmente en las cadenas alimentarias (Lenoir, Sahraoui y Fontaine 2016). Al igual que los pesticidas organofosforados, los pesticidas organoclorados pueden ejercer efectos perjudiciales sobre los HMA. En la rizosfera de *Plantago lanceolata*, la densidad de esporas de HMA e hifas viables de HMA fue mucho menor en el suelo contaminado con *hexaclorociclohexano* que en el suelo no contaminado (Sainz *et al.* 2006). La preinoculación con *Septoglopus deserticola* obtenida del suelo contaminado con el *hexaclorociclohexano* aumentó la tolerancia de las plantas y las ayudó a crecer en suelos con bajo contenido de P.

Un número limitado de informes ha mostrado efectos controvertidos de los HMAs sobre la acumulación de plaguicidas organoclorados en las plantas. En alfalfa, la colonización con *Claroideoglopus etunicatum* condujo a un aumento de la biomasa de los brotes y a una disminución de las concentraciones de dicloro difenil tricloroetano (DDT) de los brotes, así como a una reducción de los residuos de DDT en el suelo de la rizosfera (Wu *et al.* 2008). Sin embargo, utilizando la calabaza como plantas objetivo, la inoculación con *Rhizophagus intraradices* no mostró impactos significativos en la biomasa de los brotes y las concentraciones de DDT en el suelo o los tejidos de las plantas (Whitfield Åslund *et al.* 2010). En un estudio de campo, los efectos de los HMAs sobre la acumulación de p, p-DDE (un derivado de DDT) variaron según el cultivar de calabacín y las especies de HMA (White *et al.* 2006). La inoculación con los HMAs generalmente disminuyó los factores de bioconcentración en hojas y frutos del cultivar Goldrush, pero no fue eficaz en el cultivar Costata en la mayoría de los casos (White *et al.* 2006). La compatibilidad entre los inóculos de HMA y sus plantas huéspedes podría explicar los diferentes efectos de las micorrizas sobre las concentraciones de contaminantes en las plantas.

5. Residuos de contaminantes orgánicos en plantas

Las actividades humanas como la minería, la fundición y la aplicación de lodos de depuradora y productos químicos en la agricultura liberan grandes cantidades de metales pesados y contaminantes orgánicos al medio ambiente, lo que hace que los contaminantes se acumulen en el suelo y los cultivos (Carvalho 2006; Zhao *et al.* 2014) presentando riesgos para la seguridad alimentaria y la salud humana y suscitando una preocupación considerable a nivel global debido a este problema ambiental cada vez más grave (Rai *et al.* 2014; Zhao *et al.* 2014). Por lo tanto, deberían buscarse las medidas para disminuir la acumulación de contaminantes y su transferencia a los tejidos de los cultivos, en particular a los tejidos comestibles (Wang *et al.* 2020).

En el proceso de producción de cultivos, los pesticidas se encuentran entre los agroquímicos más comunes que se utilizan para proteger los cultivos contra los daños causados por patógenos, plagas y malezas. Según datos de FAO (<http://www.fao.org/faostat>) en 2019 se aplicaron 4,2 millones de toneladas de pesticidas en todo el mundo. Los pesticidas pueden entrar en los cultivos y generar niveles excesivos de contaminantes en las partes comestibles de las plantas (Wang *et al.* 2020). Los pesticidas comunes incluyen insecticidas, herbicidas, bactericidas, fungicidas y nematocidas. Independientemente de sus métodos de aplicación, la mayoría de los pesticidas finalmente ingresan al suelo. Además, otros productos químicos orgánicos, como los hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAPs), los bifenilos policlorados (PCB), los ftalatos (PAE) y los hidrocarburos de petróleo, también se encuentran comúnmente en los suelos agrícolas. Muchos de estos contaminantes orgánicos son carcinógenos, mutágenos y teratógenos (Casida 2017; Kim *et al.* 2013), algunos de los cuales se degradan lentamente en el suelo y pueden ser absorbidos por los cultivos y posteriormente ingresar a la cadena alimentaria.

Los microorganismos como las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PGPR) han mostrado un gran potencial en la remediación del suelo (Zhuang *et al.* 2007) y en la producción de cultivos (Bhattacharyya & Jha 2012). Los HMAs de Glomeromycota representan los microorganismos simbióticos más ubicuos y forman asociaciones mutualistas con la mayoría de las plantas superiores en los ecosistemas terrestres. Se han encontrado los HMAs en varios ecosistemas contaminados por metales pesados (Meier *et al.* 2012), hidrocarburos de petróleo (Garcés-Ruiz *et al.* 2017, 2018; Hassan *et al.* 2014) y pesticidas (Xu *et al.* 2009). Además de su notable capacidad para reducir la pérdida de nutrientes de los suelos y mejorar los nutrientes minerales de las plantas hospedadoras (en particular el P), los HMAs pueden mejorar la tolerancia de las plantas a diversos estreses, como metales pesados, sales y patógenos, así como aliviar la fitotoxicidad de estos estreses tóxicos, ayudando a las plantas a crecer de manera saludable en condiciones estresantes (Jeffries *et al.* 2003; Miransari 2010). Teniendo en cuenta la importancia de los HMAs en el mantenimiento de la salud de las plantas y la fertilidad del suelo, se recomienda aplicar los HMAs en la producción de cultivos (Baum *et al.* 2015; Jeffries *et al.* 2003).

Varios artículos han revisado las contribuciones de los HMAs a la fitorremediación de suelos contaminados con metales pesados (Cabral *et al.* 2015; Wang 2017) y contaminantes orgánicos (Joner & Leyval 2003a; Lenoir *et al.* 2016a; Rajtor & Piotrowska -Seget 2016). En condiciones de suelo contaminado, además de mejorar el crecimiento de las plantas y la adaptación al estrés ambiental, los HMAs pueden (1) mejorar la eficiencia de la fitoextracción al aumentar la acumulación de contaminantes en las plantas, particularmente en partes aéreas (Cabral *et al.* 2015; Göhre & Paszkowski 2006); (2) contribuir a la fitoestabilización e inmovilización de metales pesados fijándolos en las raíces, en las estructuras de HMA y en el suelo (Cabral *et al.* 2015; Gohre & Paszkowski 2006); y (3) acelerar la descomposición de contaminantes orgánicos estimulando la producción de las enzimas degradantes en los microorganismos de la rizosfera (Joner & Leyval 2003a; Lenoir *et al.* 2016a; Rajtor & Piotrowska-Seget 2016).

Efectos de los HMAs sobre los residuos de contaminantes orgánicos en los cultivos

En suelos contaminados, los HMAs pueden mejorar la tolerancia de las plantas a los contaminantes orgánicos, aumentar el crecimiento y la supervivencia de las plantas y contribuir a la disipación y/o biodegradación de contaminantes a través de varios mecanismos directos e indirectos (Wang *et al.* 2020). Numerosos estudios han confirmado que, en suelos contaminados con contaminantes orgánicos, incluidos los contaminantes orgánicos persistentes (COP) menos degradables, los HMAs desempeñan funciones beneficiosas en el crecimiento de las plantas y la fitorremediación (Joner & Leyval 2003a; Lenoir *et al.* 2016). Un suelo más limpio después de la fitorremediación asistida por los HMAs ciertamente facilitará la producción de cultivos más limpios, pero la contribución precisa de HMA a los residuos contaminantes en los cultivos aún requiere una evaluación.

Wang *et al.* (2020) analizaron más de 40 estudios sobre la contribución de los HMAs al crecimiento de los cultivos y los residuos contaminantes en los cultivos y el suelo; y vieron que, en la mayoría de los casos, los HMAs mejoraron el crecimiento de las plantas, lo que condujo a un aumento de la biomasa de tallos y raíces. En general, los HMAs también

redujeron los residuos de contaminantes en los tallos de los cultivos y en los suelos. Sin embargo, tanto los efectos sobre el crecimiento de las plantas como sobre los residuos de contaminantes variaron según el tipo de contaminante. Por ejemplo, los efectos de mejora de los HMAs sobre los residuos de contaminantes en los tallos fueron más significativos para los casos de los plaguicidas seguidos por ftalatos (PAEs) (Wang *et al.* 2020).

Contaminantes orgánicos persistentes (COP) derivados del benceno

También se sabe que otros COP, incluidos los hidrocarburos aromáticos policíclicos, los bifenilos policlorados y los ftalatos, causan efectos adversos en las plantas de cultivo y sus HMA asociados (Lenoir *et al.* 2016). Todos estos contaminantes contienen benceno o sus homólogos, y poseen toxicidad para las plantas y los microorganismos. Los efectos de los HMAs sobre la acumulación de estos COP en los tejidos de los brotes de las plantas son más controvertidos y pueden ser inhibidores, promotores o insignificantes (Wang *et al.* 2020). En la mayoría de los casos, los HMAs causaron una mayor acumulación de contaminantes en las raíces de las plantas en comparación con las plantas sin micorrizas (Wang *et al.* 2020). Uno de los efectos más comunes de los HMAs es la disminución de la tasa de translocación tallo/raíz de los contaminantes, debida al aumento de acumulación de los contaminantes en las raíces y/o a la disminución en los tallos (Gao *et al.* 2011; Lenoir *et al.* 2016b). Además, los residuos de contaminantes en los suelos disminuyen sustancialmente con HMA (Wang *et al.* 2020), lo que indica que los HMAs desempeñan un papel importante en la disipación/degradación de estos COP. Por lo tanto, incluso si los HMAs no influyen en los cultivos en la temporada actual, los residuos de contaminantes en los cultivos de la próxima temporada pueden reducirse como resultado de un suelo más limpio.

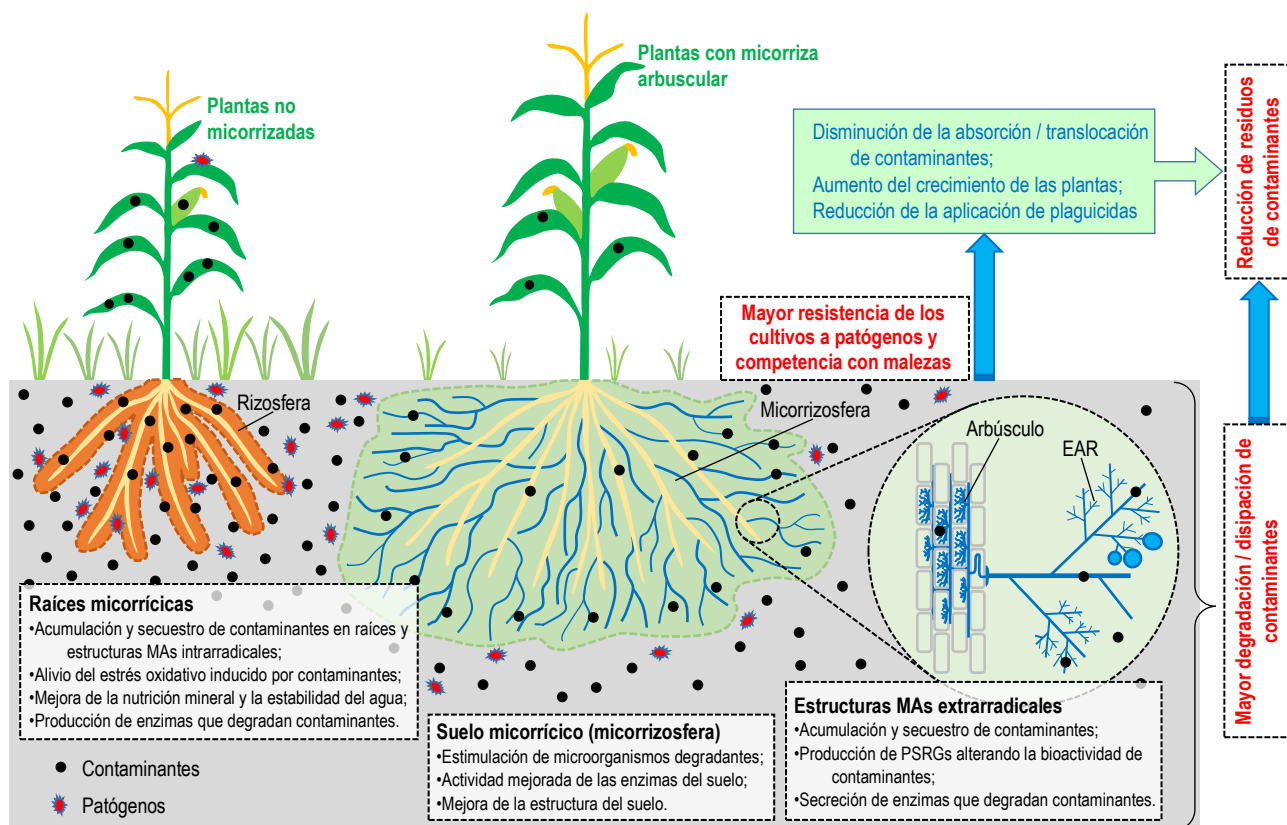


Fig. I.5.4. Mecanismos de reducción de la absorción de contaminantes en los cultivos agrícolas con ayuda de los HMAs (modificado de Wang *et al.* 2020).

Beneficios y mecanismos de los HMAs para reducir los residuos de contaminantes orgánicos en los cultivos

Existe una serie de los mecanismos de HMA para reducir los residuos de contaminantes orgánicos en los cultivos (Wang *et al.* 2020; Fig. I.5.4):

- 1) Aumento de la biomasa a través de una mejor nutrición mineral y disponibilidad de agua.
- 2) Alivio del estrés oxidativo inducido por contaminantes
- 3) Actividades mejoradas de enzimas relacionadas con la degradación de contaminantes
- 4) Acumulación y secuestro de contaminantes por estructuras de HMA
- 5) Proteína del suelo relacionada con glomalina (PSRG): cambios desencadenados en la biodisponibilidad de los contaminantes

- 6) Estimulación de microorganismos que degradan contaminantes en el suelo.
- 7) Estructura del suelo mejorada
- 8) Reducción de la aplicación de pesticidas a través de una mayor resistencia de los cultivos a los patógenos y una mejor competencia con las malezas.

1. Aumento de la biomasa a través de una mejor nutrición mineral y disponibilidad de agua.

Además de su toxicidad, la hidrofobicidad y la lipofilia de los contaminantes orgánicos generalmente conducen a una disminución de la solubilidad de los minerales del suelo y de la disponibilidad de agua, que influye en gran medida en el rendimiento de los cultivos en suelos contaminados. Una de las principales funciones de los HMAs es la adquisición de nutrientes, especialmente en condiciones de deficiencia de nutrientes (Smith *et al.* 2011). Las hifas extraradicales de MA pueden solvatar y absorber nutrientes minerales escasos o no disponibles, y entregarlos a las plantas hospedadoras a cambio de fotosintato (Joner & Leyval 2003a).

Las plantas MA adoptan diversas estrategias para soportar la sequía inducida por contaminantes orgánicos. Los HMAs pueden mejorar el estado hídrico de las plantas mediante la regulación de la expresión de genes inducibles por la sequía en las plantas hospedadoras (Porcel, Aroca & Ruiz-Lozano 2012), la absorción y el transporte directos de agua a través de sus hifas hasta las raíces, y mejorando el ajuste osmótico, el intercambio de gases, y eficiencia en el uso del agua de las plantas hospedadoras (Lenoir, Sahraoui & Fontaine 2016a),

Los casos de menor contenido de contaminantes se deben probablemente a una mayor biomasa y al aumento de la disipación/degradación de contaminantes por la micorriza arbuscular (Wang *et al.* 2020).

2. Alivio del estrés oxidativo inducido por contaminantes

En los tejidos vegetales, el exceso de las especies reactivas de oxígeno (ERO) puede inducir el daño oxidativo de lípidos, proteínas y ácidos nucleicos, lo que influye en su estructura y función normales. Se ha demostrado que los contaminantes orgánicos como pesticidas, hidrocarburos aromáticos policíclicos, combustible diesel y bifenilos policlorados causan acumulación de ERO y estrés oxidativo en las plantas (Calonne *et al.* 2014; Debiane *et al.* 2009; Fan *et al.* 2018; Lenoir, Fontaine *et al.* 2017; Tang *et al.* 2009; Wang *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2006).

Sin embargo, los HMAs alivian el estrés oxidativo de los contaminantes con la mediación del sistema antioxidante de la planta, lo que permite que las plantas crezcan mejor bajo estrés por contaminación. Enzimas como la *superóxido dismutasa* (SOD), *catalasa* (CAT) y *peroxidasa* (POD) eliminan el exceso de ERO y protegen los lípidos de la membrana y el ADN contra el daño oxidativo (Debiane *et al.* 2008, 2009; Hernandez-Ortega *et al.* 2012; Rabie 2005; Tang *et al.* 2009; Wu *et al.* 2014). En comparación con las plantas sin micorrizas, se ha descubierto que las plantas MA acumulan menos *malondialdehído* (MDA, un indicador de peroxidación de lípidos) y *8-hidroxi-2-desoxiguanosina* (un indicador de alteración de ADN) (Debiane *et al.* 2008, 2009; Dong *et al.* al. 2017; Tang *et al.* 2009; Wu *et al.* 2014), lo que confirma que los HMAs protegen contra el daño oxidativo.

3. Actividades mejoradas de enzimas relacionadas con la degradación de contaminantes

Debido a sus limitadas capacidades saprofitas, se cree que los HMAs tienen poca o ninguna capacidad de degradación de contaminantes orgánicos como los *hidrocarburos aromáticos policíclicos* (HAPs) (Joner & Leyval 2003a; Lenoir *et al.* 2017). Sin embargo, algunos HMA pueden acelerar la descomposición y promover la captura de N directamente de las hojas del pasto en el suelo (Hodge, Campbell & Fitter 2001), lo que indica cierta capacidad saprotrofica y el potencial de biodegradar contaminantes orgánicos.

Las hifas MA pueden producir fosfatasa que hidroliza compuestos orgánicos de P (Koide & Kabir 2000). Los HMAs pueden mediar en la utilización de fuentes de P orgánico del suelo y contribuir a la nutrición de P de la planta hospedadora (Feng *et al.* 2003). La inoculación con los HMAs puede aumentar la actividad de la fosfatasa del suelo, acelerar la degradación del pesticida organofosforado *phoxim* y disminuir los residuos en vegetales y suelo (Wang *et al.* 2011; Wang *et al.* 2011b). Además, los HMAs también producen otras enzimas hidrolíticas como pectinasa, celulasa, hemicelulasas, xilanasas y quitinasas (Varma 1999), que pueden participar en pasos clave para mineralizar sustancias químicas orgánicas.

Numerosos estudios han demostrado que la micorrización aumenta la actividad de varias oxidorreductasas en la hifosfera y la micorrizosfera, como la deshidrogenasa, CAT, *polifenol oxidasa* (PPO), POD, dioxigenasa y SOD (Rajtor & Piotrowska-Seget 2016). La inoculación con HMA mejoró la actividad de POD y PPO del suelo y, en consecuencia, aumentó la degradación de HAPs y DDT (Liu *et al.* 2004; Wu *et al.* 2008; Yu *et al.* 2011). En un suelo contaminado por petróleo, la inoculación con *Rizophagus intraradices* aumentó las actividades de SOD, CAT y POD en hojas de plantas de avena (*Avena sativa*) y de ureasa, sacarasa y deshidrogenasa en el suelo (Xun *et al.* 2015). Huang *et al.* (2009)

encontraron que la estimulación de las actividades de la fosfatasa y la deshidrogenasa por la inoculación con HMA se correlacionó positivamente con la degradación de la *atrazina*. La metilamina deshidrogenasa participa en el proceso de degradación del pesticida *metamidofos*. En un suelo contaminado con metamidofos, la inoculación con HMA en tomate mejoró la actividad de la metilamina deshidrogenasa en el suelo de la rizosfera (Xu *et al.* 2016), lo que desvela los efectos promotores de los HMAs en la degradación del metamidofos. Por lo tanto, los HMAs pueden promover la degradación de varios contaminantes al mejorar la actividad de las enzimas del suelo.

En el primer genoma de HMA en ser secuenciado, de *Rizophagus irregularis* (Tisserant *et al.* 2013), fueron identificadas una gran cantidad de genes involucrados en la degradación de los contaminantes *fluoreno*, *naftaleno* y *antraceno* (Lenoir *et al.* 2017), lo que indica el papel potencial de los HMAs para la degradación de estos contaminantes orgánicos. Los estudios en profundidad de los genes funcionales de los HMAs que participan en la degradación de los productos químicos orgánicos y su acumulación en los cultivos merecen mayor atención.

4. Acumulación y secuestro de contaminantes por estructuras de HMA

En comparación con las plantas no micorrícicas, las raíces MA a menudo contienen concentraciones más altas de contaminantes orgánicos, especialmente COP (Wang *et al.* 2020). Utilizando *atrazina* marcada con ^{14}C , Nelson y Khan (1992) encontraron por primera vez que las hifas MA pueden eliminar la *atrazina* del suelo y transferirla a las plantas de maíz. Los resultados de Gao *et al.* (2010) confirman que las hifas extrarradicales de HMA pueden absorber y transportar HAPs a las raíces, lo que genera sus concentraciones elevadas en las raíces. La colonización por HMA podría inducir una mayor biodisponibilidad de estos contaminantes orgánicos en las raíces de MA, lo que probablemente esté relacionado con la exudación modificada de la raíz (Lenoir *et al.* 2016). Wu *et al.* (2008) encontraron que la sorción y secuestro de DDT en las raíces de alfalfa micorrizada era mayor que en las raíces no micorrizadas, lo que atribuyeron a la formación de abundantes micelios extrarradicales con alta afinidad por compuestos orgánicos hidrófobos.

El fraccionamiento de los contaminantes orgánicos entre el agua del suelo y las raíces se considera el paso clave para determinar su absorción por las plantas (Gao *et al.* 2011). El fraccionamiento de contaminantes (como *fenantreno*) a las hifas MA fue mucho más fuerte que el fraccionamiento a la raíz (Gao *et al.* 2011). Los coeficientes de fraccionamiento de fluoreno o fenantreno por las hifas MAs son un 270–356% mayores que los de las raíces (Gao *et al.* 2010).

Más importante aún, las estructuras de los HMAs tienen una mayor capacidad de asimilación de las sustancias químicas lipofílicas que las raíces de las plantas (Gao *et al.* 2010). En otras palabras, los HMAs pueden secuestrar los contaminantes en estructuras fúngicas y limitar su transporte a la raíz y, luego, al tallo. Estudios previos han encontrado acumulación de fenantreno en las esporas de *Funneliformis geosporum* (Gaspar *et al.* 2002), así como antraceno en los cuerpos lipídicos de hifas intrarradicales de *Rhizophagus intraradices* (Verdin *et al.* 2006). El HMA *Rhizophagus custos* puede acumular fenantreno en sus esporas y micelio extrarradical, evitando que el fenantreno ingrese a las raíces (Aranda *et al.* 2013). Se encontró que el fenantreno se acumulaba en las células epidérmicas de las raíces de alfalfa micorrizada, inhibiendo así su transporte al interior de la raíz (Wu *et al.* 2009). La inmovilización de los HAPs en las células corticales de la raíz micorrícica suprime su translocación a los tallos (Rajtor & Piotrowska-Seget 2016), lo que podría atribuirse en parte al secuestro por las estructuras de los HMA. La inmovilización de hongos también puede explicar cómo el HMA disminuyó la translocación tallo/raíz de los contaminantes (Binet *et al.* 2000; Gao *et al.* 2011; Lenoir *et al.* 2016).

Además, se cree que los micelios extrarradicales de MA contribuyen al secuestro de DDT en el suelo de la rizosfera (Wu *et al.* 2008). Zeng *et al.* (2010) encontraron que la inoculación con HMA en alfalfa disminuyó los residuos de *acenafteno* extraíbles en el suelo, lo que sugiere una menor toxicidad y biodisponibilidad para las plantas. La bioinmovilización por las estructuras de HMA puede disminuir las concentraciones de estos contaminantes alrededor de las raíces y su biodisponibilidad en el suelo (Wang *et al.* 2020). La bioinmovilización extrarradical podría ser una herramienta importante para reducir la acumulación de contaminantes por las raíces de los cultivos.

5. Proteína del suelo relacionada con glomalina (PSRG): cambios desencadenados en la biodisponibilidad de los contaminantes

La proteína del suelo relacionada con la glomalina (PSRG) es una glicoproteína hidrófoba secretada por las hifas MAs. La cantidad de PSRG puede alcanzar de diez a veinte veces la biomasa microbiana total del suelo (Rillig *et al.* 2001). La PSRG puede actuar como un pegamento hidrofóbico estable para las partículas del suelo que puede disminuir la alteración de los macroagregados y aumentar la hidrofobicidad y la capacidad de retención de agua de las partículas del suelo (Miller & Jastrow 2000). Estos impactos en la estructura del suelo son de gran importancia para el destino, el comportamiento, la biodisponibilidad y la ecotoxicidad de los contaminantes orgánicos en el suelo (Rajtor & Piotrowska-Seget 2016).

Al cultivar alfalfa en suelos contaminados con los HAPs, Yang *et al.* (2016) encontraron que las tasas de remoción de los HAPs en los suelos estaban correlacionadas de manera significativa y positiva con la densidad de hifas de HMA y el contenido total de PSRG, lo que indica que los HMAs promueven la degradación de los HAPs. La inoculación con HMA a la alfalfa mejoró el contenido de PSRG en el suelo contaminado con *pireno* y promovió la liberación del *pireno* de las fases sólidas del suelo a la solución, lo que consecuentemente condujo a una mayor remoción de los HAPs (Gao *et al.* 2017b). Los autores explicaron que la PSRG aumentó la liberación de *pireno* biodisponible, lo que mejoró los procesos de biodegradación microbiana en los suelos micorrícicos.

White *et al.* (2006) encontraron que la inoculación con HMA disminuyó la acumulación de *p,p*-DDE degradado por las plantas, y los autores atribuyeron la menor biodisponibilidad de los contaminantes a la microagregación impulsada por PSRG. Supuestamente, los efectos de PSRG sobre la biodisponibilidad y acumulación de contaminantes en las plantas pueden variar con su contenido en el suelo y las propiedades de los contaminantes, así como con otros factores como las condiciones del suelo y las características de las plantas (Wang *et al.* 2020).

6. Estimulación de microorganismos que degradan contaminantes en el suelo

La colonización por HMA puede inducir los cambios cuantitativos y cualitativos en los exudados de las raíces y, posteriormente, modificar la estructura de la comunidad microbiana de la rizosfera (Lenoir *et al.* 2016). Debido a su capacidad limitada para degradar contaminantes orgánicos, los HMAs contribuyen a la degradación de los contaminantes principalmente al impactar los microorganismos del suelo, especialmente las bacterias, en la rizosfera y la micorrizosfera (Korade & Fulekar 2009). Las poblaciones microbianas de la rizosfera pueden alcanzar de 10 a 100 veces el tamaño de las poblaciones en el suelo fuera de la rizosfera (Andrews & Harris 2000).

La colonización de HMA mejoró la disipación de HAPs alrededor de las raíces en dos suelos industrialmente contaminados (que contenían 0,4 y 2 g/kg de 12 HAPs, respectivamente), y la tasa de degradación de HAPs aumentó en función de la proximidad a las raíces (Joner & Leyval 2003b). Una posible explicación de este aumento de la tasa de degradación es que la micorrización estimula la degradación de HAPs por los microorganismos de la rizosfera. La biodegradación mejorada de la micorrizosfera puede deberse a cambios inducidos por la micorrización en la composición química de los exudados radicales, incluidos los exudados hifales de MA (Joner & Leyval 2003a; Lenoir *et al.* 2016), que a menudo se utilizan como fuentes de carbono y energía por las bacterias en la micorrizosfera.

Numerosos estudios han demostrado que la micorrización modifica la composición de la comunidad microbiana del suelo en condiciones de contaminación (Joner & Leyval 2003a; Rajtor & Piotrowska-Seget 2016). Utilizando el análisis de ácidos grasos fosfolípidos (PFLA), Huang *et al.* (2009) encontraron que las raíces MA de las plantas de maíz y el micelio extrarradical promovieron la degradación de la atrazina en el suelo y modificaron las actividades de fosfatasa y deshidrogenasa del suelo, así como los perfiles de los ácidos grasos fosfolípidos.

Joner y Leyval (2003b) encontraron que la inoculación con *Funneliformis mosseae* causaba diferencias cualitativas en la estructura de la comunidad microbiana de la rizosfera en un suelo enriquecido con HAPs, y sugirieron que la microflora asociada a las micorrizas podría contribuir a una mayor disipación de los HAPs en la micorrizosfera. En un suelo envejecido contaminado con HAPs, la biomasa de las bacterias Gram negativas y Gram positivas en la rizosfera del trigo AM fue 37% y 56% mayor que la de las plantas no inoculadas, respectivamente (Lenoir *et al.* 2016). Usando los cultivos de rizobox, Qin *et al.* (2016) encontraron que las hifas MAs podrían mejorar la disipación de *bifenilos policlorados* bajos en cloro al alterar el crecimiento bacteriano y la composición de la comunidad en la micorrizosfera. En los suelos contaminados con hidrocarburos de petróleo, el número de microorganismos del suelo, especialmente las bacterias que degradan los hidrocarburos, fue mucho mayor en el suelo con las plantas MA que en suelo con plantas no micorrizadas, lo que podría explicar una mayor tasa de biodegradación de hidrocarburos aromáticos con 2, 3, 5 y 6 anillos por inoculación con HMA (Małachowska-Jutcz & Kalka 2010; Małachowska-Jutcz *et al.* 2011).

La colonización de raíces de raigrás por *Funneliformis mosseae* modificó la estructura y densidad de las poblaciones bacterianas degradantes de HAPs y aumentó la actividad transcripcional de naftalen1,2-dioxigenasa (enzima de la degradación de HAPs) en la micorrizosfera (Corgié *et al.* 2006). Las dioxigenasas hidroxilantes del anillo HAPs (PAH-RHDA) son responsables del paso inicial del metabolismo aeróbico de los HAPs. Zhou *et al.* (2013) encontraron que la inoculación con *Rhizophagus intraradices* mejoró la eliminación de fenantreno y aumentó el número de copias del gen PAH-RHDA en suelo inoculado con HMA.

En un suelo enriquecido con Aroclor 1242 (un bifenilo policlorado), la inoculación con HMA aumentó la eliminación del bifenilo policlorado del suelo, la abundancia de genes de bifenil dioxigenasa (*bphA*) y 2,3-dihidroxibifenil dioxigenasa (*bphC*) similares a *Rhodococcus*, y el porcentaje de alfaproteobacterias (Qin *et al.* 2014), lo que sugiere que los HMAs podrían mejorar la disipación de bifenilos policlorados al estimular la abundancia del gen *bph* y el crecimiento de las bacterias específicas.

Varios estudios han demostrado que los HMAs ejercen impactos positivos en la disipación de contaminantes con bacterias que degradan los HAPs (Wu *et al.* 2014; Yu *et al.* 2011), bacterias que degradan el petróleo (Alarcon *et al.* 2008) y bacterias degradantes de di(2-etilhexil)ftalato (Qin *et al.* 2006, 2008). El uso combinado de los HMAs y otros microorganismos degradantes puede permitir cultivos más limpios.

7. Mejora en la estructura del suelo

Los HMAs vinculan directamente el suelo y las raíces, y pueden potencialmente mejorar la agregación y la estabilidad del suelo mediante las funciones combinadas de hifas extrarradicales y exudados miceliales como PSRG, mucílagos, polisacáridos y otros compuestos extracelulares, o cambios inducidos por el micelio en la microbiota (Rillig & Mummey 2006), incluso en condiciones de estrés (Wang 2017). Una mayor estabilidad del suelo puede reducir la erosión del suelo y la pérdida de nutrientes y materia orgánica, lo que lleva a una mayor aireación y capacidad de retención de agua (Schreiner & Bethlenfalvay 1995). La estructura mejorada del suelo no solo influye en el comportamiento de los contaminantes orgánicos en el suelo, sino que también ayuda a mantener una alta actividad microbiana, acelerando el proceso de biodegradación de los contaminantes y, en última instancia, mejorando la seguridad de los cultivos (Wang *et al.* 2020).

8. Reducción de la aplicación de pesticidas a través de una mayor resistencia de los cultivos a los patógenos y una mejor competencia con las malezas

Los HMAs aumentan la tolerancia de las plantas a las enfermedades y reducen los daños causados por varios patógenos de las plantas (Harrier & Watson 2004). Estos patógenos incluyen hongos como *Aphanomyces*, *Cylindrocladium*, *Fusarium*, *Macrophomina*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinium*, *Verticillium*, *Thielaviopsis*, bacterias como *Pseudomonas syringae* y *P. solanacearum*, virus e incluso nematodos (Akhtar & Siddiqui 2008). En este contexto, los HMAs pueden actuar como biocontroladores, y la colonización por HMA puede permitir que sus plantas hospedadoras crezcan más sanas y disminuyan la cantidad y frecuencia de aplicación de pesticidas y otros productos agroquímicos dañinos para el medio ambiente.

También los HMAs pueden reducir significativamente la biomasa de malezas mientras mejorando la nutrición con P en el cultivo (girasol) (Rinaudo *et al.* 2010). En otro estudio, *R. intraradices* redujo significativamente el crecimiento de cuatro especies de malezas, y aunque no mostró los efectos positivos de crecimiento de micorrizas en las otras especies de malezas probadas, el crecimiento de maíz amplificó el efecto inhibitorio de HMA sobre el crecimiento de la maleza *Echinochloa crus-galli* (Veiga *et al.* 2011). Estos hallazgos indican que los HMAs tienen el potencial para el control biológico de las malezas y, en consecuencia, para reducir las entradas de herbicidas en los campos y sus residuos en el suelo y los cultivos.

6. Metales pesados y MA

Las plantas utilizan cobre y hierro en mecanismos fisiológicos reactivos redox como coenzimas y cofactores, mientras que el zinc tiene un papel de soporte estructural en la proteína vegetal (Viehweger 2014). Sin embargo, estos micronutrientes también se clasifican como metales pesados y, en concentraciones elevadas, dan lugar a especies reactivas de oxígeno que probablemente dañen las células vegetales (Palmer & Guerinot 2009). Otros metales, como el mercurio, el plomo y el cadmio, y los metaloides como el arsénico, son tóxicos para las plantas e inhiben el crecimiento, el desarrollo, la reproducción y el rendimiento de los cultivos (Tamayo *et al.* 2014).

Los HMAs apoyan el establecimiento de plantas en suelos contaminados con metales pesados, debido a su potencial para fortalecer el sistema de defensa de las plantas mediadas por HMA para promover el crecimiento y el desarrollo (Begum *et al.* 2019). Los metales pesados pueden acumularse en cultivos alimentarios, frutas, verduras y suelos, causando diversos peligros para la salud (Liu *et al.* 2013; Yousaf *et al.* 2016). La asociación de MA en trigo aumentó positivamente la absorción de nutrientes bajo estrés por aluminio (Aguilera *et al.* 2014). Las plantas cultivadas en suelos enriquecidos con **Cd** y **Zn** exhiben una supresión considerable del crecimiento de brotes y raíces, clorosis de las hojas e incluso la muerte (Moghadam 2016). Hay muchos informes en la literatura sobre el descubrimiento de los efectos inducidos por los HMAs sobre la acumulación de metales en las plantas (Souza *et al.* 2012; Begum *et al.* 2019). Los metales pesados pueden inmovilizarse en las hifas de hongos de origen interno y externo (Ouziad *et al.* 2005) que tienen la capacidad de fijar metales pesados en la pared celular y almacenarlos en la vacuola o pueden quelarse con algunas otras sustancias en el citoplasma. (Punamiya *et al.* 2010) y por lo tanto reducir la toxicidad de los metales en las plantas. Los fuertes efectos de los HMAs en el desarrollo y el crecimiento de las plantas en condiciones de estrés severo

se deben con mayor frecuencia a la capacidad de estos hongos para aumentar los procesos morfológicos y fisiológicos que aumentan la biomasa vegetal y, en consecuencia, la absorción de importantes nutrientes inamovibles como Cu, Zn y P y, por lo tanto, reducción de la toxicidad de los metales en las plantas hospedadoras (Kanwal *et al.* 2015; Miransari 2017). También se cree que un mayor crecimiento o quelación en el suelo rizosférico puede causar la dilución del metal en los tejidos vegetales (Kapoor *et al.* 2013; Audet 2014). Según se informa, los HMAs se unen al **Cd** y **Zn** en la pared celular de las hifas del manto y las células corticales, lo que restringe su absorción y mejora el crecimiento, el rendimiento y el estado de los nutrientes (Andrade & Silveira 2008; Garg & Chandel 2012).

Las micorrizas pueden perturbar la absorción de diferentes metales por las plantas desde la rizosfera y su movimiento desde la zona de las raíces hasta las partes aéreas (Dong *et al.* 2008; Li *et al.* 2015). Los micelios de varios HMAs tienen una alta capacidad de intercambio catiónico y absorción de metales (Takács & Vörös 2003). Los HMAs no adaptados a metales sedimentan los suelos contaminados y reducen la absorción y acumulación de metales pesados, como se observa en el raigrás perenne (*Lolium perenne*) en suelos contaminados artificialmente con varios elementos como **Cd**, **Ni** y **Zn** (Takács & Vörös 2003). Se cree que los HMAs regulan la absorción y acumulación de algunos nutrientes inorgánicos claves. Por ejemplo, se ha informado de una mayor absorción de Si en plantas inoculadas con micorrizas como *Glycine max* (Yost & Fox 1982) y *Zea mays* (Clark & Zeto 2000). Hammer *et al.* (2011) también registraron una absorción considerable de Si en las esporas e hifas de *Rhizophagus irregularis* y su transferencia a las raíces del hospedador. Es pertinente que la baja movilidad y toxicidad del **Cd** también se pueda abordar con HMA aumentando el pH del suelo (Shen *et al.* 2006), restaurando el **Cd** en el micelio extrarradical (Janoušková & Pavlíková 2010) y uniendo el Cd a la glomalina, una glicoproteína. Por ejemplo, en el arroz, los HMAs fueron muy efectivos para reducir los niveles de Cd tanto en las vacuolas como en la pared celular, lo que provocó la desintoxicación del Cd (Li *et al.* 2016a). Wang *et al.* (2012) observaron que la tolerancia mejorada al **Cd** mediada por HMA en alfalfa (*Medicago sativa* L.) posiblemente se debió a la modificación de formas químicas de **Cd** en diferentes tejidos vegetales. Varios procesos que ocurren a través de HMA son la inmovilización/restricción de compuestos metálicos, la precipitación de gránulos de polifosfato en el suelo, la adsorción a la quitina de la pared celular de los hongos y la quelación de metales pesados dentro del hongo (Begum *et al.* 2019).

El estudio de Shi *et al.* (2018) que bajo la contaminación con **Mo** el HMA *Claroideoglossum etunicatum* BEG168 aumentó la absorción de Mo por las plantas de maíz en un suelo con exceso de $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ fitodisponible, pero mejoró el crecimiento de las plantas de maíz, el contenido de P, N, Fe, Mg, Cu, clorofila, carotenoides reduciendo los efectos fitotóxicos de Mo en las plantas. En los suelos contaminados con MoS_2 la inoculación con *Claroideoglossum etunicatum* BEG168 de las plantas de *Sorghum bicolor* (que se utilizan como el cultivo para biocombustible) provocó también el aumento de las concentraciones de **Mo** en los tejidos de las plantas (Shi *et al.* 2020), pero mejoró la eficiencia fotoquímica del fotosistema, la absorción de P, N y S, aumento la producción de biomasa.

La simbiosis AM mejora la tolerancia al **Cr** de la planta (Wu *et al.* 2019) a través de sus roles directos en la estabilización y transformación del Cr y roles indirectos a través de la adquisición de nutrientes mediada por la simbiosis MA y la regulación fisiológica.

7. Temperatura (alta y baja) y MA

A medida que aumentan las temperaturas del suelo, las reacciones de la comunidad vegetal pueden depender de las interacciones con los HMAs para lograr un rendimiento y una producción sostenibles (Bunn *et al.* 2009). El estrés por calor afecta significativamente el crecimiento y desarrollo de las plantas al impartir i) pérdida de vigor de la planta e inhibición de la germinación de semillas, ii) tasa de crecimiento retardada, iii) disminución de la producción de biomasa, iv) marchitamiento y quema de hojas y órganos reproductores, v) abscisión y senescencia de hojas, vi) daño y decoloración de la fruta, vii) reducción del rendimiento y muerte celular (Wahid *et al.* 2007; Hasanuzzaman *et al.* 2013), y viii) aumento del estrés oxidativo (Begum *et al.* 2019). Se ha encontrado que la temperatura y la humedad son factores importantes para el crecimiento y la muerte regresiva de las hifas de HMAs (Hernandez & Allen 2013). Generalmente, las plantas inoculadas con HMA muestran un mejor crecimiento bajo estrés por calor que las no inoculadas con HMA (Gavito *et al.* 2005). Maya & Matsubara (2013) han informado de la asociación de HMA *Glomus fasciculatum* con el crecimiento y desarrollo de las plantas, lo que lleva a cambios positivos en el crecimiento en condiciones de alta temperatura (Begum *et al.* 2019).

Los HMAs pueden aumentar la tolerancia de las plantas al estrés por frío (Smith & Read 2008; Birhane *et al.* 2012; Chen *et al.* 2013; Liu *et al.* 2013). Además, la mayoría de los informes afirman que varias plantas inoculadas con HMA a baja temperatura crecen mejor que las plantas no inoculadas con HMA (Zhu *et al.* 2010b; Abdel Latef & Chaoxing 2011b;

Chen *et al.* 2013; Liu *et al.* 2013). Los HMAs ayudan a las plantas a combatir el estrés por frío y, finalmente, mejoran el desarrollo de las plantas (Gamalero *et al.* 2009; Birhane *et al.* 2012). Además, los HMAs también pueden retener la humedad en la planta hospedadora (Zhu *et al.* 2010a), aumentar los metabolitos secundarios de la planta que fortalecen el sistema inmunológico de la planta y aumentar el contenido de proteínas para ayudar a las plantas a combatir las condiciones de estrés por frío (Abdel Latef & Chaoxing 2011b). Por ejemplo, durante el estrés por frío, las plantas inoculadas con HMA mostraron una mayor capacidad de conservación de agua, así como su mayor eficiencia de uso (Zhu *et al.* 2010b). La relación simbiótica de MA mejora las relaciones entre el agua y las plantas y aumenta el potencial de intercambio de gases y el ajuste osmótico (Zhu *et al.* 2012). Los HMAs mejoran la síntesis de clorofila conduciendo a una mejora significativa en las concentraciones de varios metabolitos en plantas sometidas a condiciones de estrés por frío (Zhu *et al.* 2010a; Abdel Latef & Chaoxing 2011b). También se ha informado que el papel de los HMAs durante el estrés por frío altera el contenido de proteínas en el tomate y otras verduras (Abdel Latef & Chaoxing 2011b).

También se ha documentado que la micorriza arbuscular afecta positivamente el rendimiento de la planta bajo estrés por temperatura: el crecimiento de la planta mejoró con HMA a alta temperatura (Martin & Stutz 2004) y baja temperatura (Wu & Zou 2010; Chen *et al.* 2013), aunque los beneficios proporcionados por los HMAs fueron menores a temperaturas más bajas (8–15°C) (Ruotsalainen & Kytöviita 2004). En relación con el aparato fotosintético, la asociación simbiótica puede aliviar el daño del estrés por frío a través de la atenuación de la peroxidación lipídica de la membrana, el aumento del contenido de pigmentos fotosintéticos, la acumulación osmótica, la mejora de las actividades de las enzimas antioxidantes y la inducción de la producción de metabolitos fitomedicinales secundarios (Latef & He 2011; Bunn *et al.* 2009; Chen *et al.* 2013; Liu *et al.* 2014). Dado que las bajas temperaturas también inhiben fuertemente la asimilación de la sacarosa fotosintética (Stitt & Hurry 2002), lo que en última instancia conduce a la inactivación de Rubisco, las micorrizas arbusculares también podrían mejorar la fotosíntesis al constituir un sumidero de carbono adicional (Kaschuk *et al.* 2009).

El cambio climático global está provocando variaciones rápidas en parámetros como la temperatura del suelo y del aire (Mellander *et al.* 2007). Se espera que la tasa de calentamiento global continúe aumentando si no se realizan esfuerzos de mitigación (Teixeira *et al.* 2013). Para 2080, se espera que los valores de los parámetros alcancen números récord en la mayoría de las áreas de cultivo en todo el mundo (Battisti & Naylor 2009). La producción agrícola y, en consecuencia, la seguridad alimentaria, se ven fuertemente afectadas por la temperatura, que controla la tasa de todos los procesos metabólicos que conducen a la producción de biomasa, frutas y cereales (Hay & Walker 1989). Además, las altas temperaturas pueden aumentar el riesgo de sequía, limitar las tasas de fotosíntesis e inducir estrés oxidativo, y todos estos efectos negativos se exacerban en áreas semiáridas y tropicales. De particular interés son los efectos inducidos por ocurrencias breves de temperaturas extremadamente altas, que también se conocen como eventos de estrés por calor (EC) (Teixeira *et al.* 2013). Los picos de altas temperaturas, incluso cuando ocurren durante unas pocas horas, pueden tener efectos dramáticos en la reducción de la producción de cultivos (Porter & Semenov 2005). El EC tiene efectos directos e indirectos en las plantas, como una menor capacidad de adquisición de agua, cambios en la adquisición de Pi, el metabolismo y la homeostasis (Pacak *et al.* 2016) y daño severo a la membrana plasmática de las células (Uemura *et al.* 2006; Zhu *et al.* 2017). Debido a que es probable que los eventos de EC se vuelvan más frecuentes con el calentamiento global (Tebaldi *et al.* 2006), es importante encontrar alternativas para proteger los cultivos en tales situaciones.

Entre las prácticas agronómicas introducidas en las zonas semiáridas en los últimos 30 años, el uso de invernaderos de plástico se ha vuelto muy popular y ha tenido bastante éxito (Espí *et al.* 2006). El plástico aumenta la calidad y cantidad de la producción al tiempo que reduce el consumo de recursos valiosos (como agua, pesticidas, fertilizantes y energía). Los plásticos también retienen CO₂, protegen del viento y calientan el suelo, preservando así la humedad y reduciendo la lixiviación de pesticidas y fertilizantes. Cuando se blanquean con cal, los plásticos reducen la radiación, lo que reduce la temperatura entre 5 y 8 °C y protege las plantas, las raíces y las estructuras del suelo. Algunas estimaciones indican que, sin plásticos, el 60% de toda la producción de frutas y verduras en estas áreas semiáridas y frágiles estaría en peligro. Una provincia del sureste español, Almería, es paradigmática en el uso de invernaderos de plástico blanqueado. Con un total de ≈32.000 ha cubiertas (Tierra y Mar 2019), este “mar de plástico” que se puede ver incluso desde satélites orbitales ha cambiado la economía y las prácticas agronómicas de la zona, convirtiéndose así en la zona de producción más importante de frutas y hortalizas de Europa y una de las más importantes del mundo. Además, debido a que el cultivo se realiza durante dos ciclos por año para la mayoría de los productos, la superficie real de producción de esta área por año es de 43.086 ha. Tres cultivos agrícolas principales de esta área son tomate (*Solanum lycopersicum* L., 11 081 ha), pimiento (*Capiscum annum* L., 9325 ha) y pepino (*Cucumis sativus* L., 4839 ha), lo que arroja valores de producción total de más de 1 millón de t, 650.000 t y 450.000 t anuales, respectivamente (datos facilitados por Consejería de Agricultura, Pesca y Desarrollo Rural, Junta de Andalucía, España, 2013). Los ingresos

totales generados en esta área por el uso de prácticas agronómicas bajo plástico han alcanzado los 2.333 millones de euros. Es fácil comprender que todo tipo de técnicas innovadoras que mejoren la producción, la protección de cultivos y la gestión ambiental sean de enorme interés en esta zona y, por extensión, en todas las áreas agrícolas similares.

Otra práctica agronómica introducida recientemente es el manejo biológico de la agricultura mediante el uso de macro y microorganismos (por ejemplo, para inducir la polinización, controlar plagas o reducir el uso de agua y fertilizantes), que se ha convertido en una verdadera revolución en los últimos años. Entre los microorganismos utilizados, se ha revelado que los HMAs son cruciales en todas las prácticas sostenibles (Duhamel & Vandenkoornhuyse 2013; Pagano *et al.* 2016). Este grupo de hongos microscópicos del suelo establece una íntima relación simbiótica con la inmensa mayoría de las raíces de las plantas, de modo que las plantas colonizadas ya no tienen una simple raíz; en cambio, tienen un nuevo y poderoso supraorganismo llamado micorriza arbuscular (MA) para la absorción de nutrientes (Azcón-Aguilar & Bago 1994). Los MA están formados por la mayoría de los cultivos económicamente importantes, y su funcionamiento consiste en la transferencia bidireccional de nutrientes entre la planta y el hongo asociado; mientras que la planta proporciona al hongo los recursos de C necesarios para superar su naturaleza biotrófica obligada, el hongo proporciona a la planta agua y nutrientes minerales y orgánicos (especialmente P) del suelo de manera muy eficiente a través de las hifas fúngicas (Smith & Smith 2012). Además, la formación de MA implica toda una serie de cambios en las capacidades de las plantas que incluyen, entre otros, una mayor resistencia contra patógenos (Pozo *et al.* 2013) y una mejor adaptación a ambientes extremos (suelos contaminados, sequía, temperaturas extremas) (Abdel-Latef *et al.* 2016; Lenoir *et al.* 2016). Como consecuencia de esto, se obtienen importantes mejoras en el estado nutricional y el equilibrio fisiológico de las plantas, mayor rendimiento y una producción de cultivos más sana y sostenible (Baum *et al.* 2015).

Diferentes estudios han revelado el importante papel que puede tener la MA en el alivio del estrés por temperatura (Mathur *et al.* 2018; Zhu *et al.* 2017). Para resumir brevemente, y centrándonos en EC, la formación de MA aumenta la biomasa de la planta, lo que reduce las fisiopatías de las hojas y tiene una mejor eficiencia en el uso del agua, capacidad de retención de agua y contenido relativo de agua. El aumento de la producción de enzimas antioxidantes (como superóxido dismutasa, catalasa y ascorbato peroxidasa) y la generación de compuestos con actividad osmótica (como prolina, trehalosa y glomalina) conducen a una mejor conservación de la membrana plasmática de las células vegetales MAs, protegiendo así a los tejidos vegetales contra EC. Las plantas MAs sujetas a EC también tienen tasas fotosintéticas, conductividad estomática, transpiración foliar, eficiencia del fotosistema II, concentraciones de clorofila (a y b) y carotenoides, y potencial fotoquímico mucho mayores. Junto con una mayor tasa en la expresión génica del metabolismo de C, contenido de azúcar soluble, mejor eficiencia de absorción, asimilación y uso de P, y metabolismo mejorado de N (nitrato, amonio y aminoácidos), las plantas MAs están mejor posicionadas para soportar EC y superar sus efectos negativos. Además, recientemente se informó la mitigación de los efectos negativos de la combinación de sequía y EC (Duc *et al.* 2018). Sin embargo, hasta donde sabemos, no se han generado informes sobre el impacto de la simbiosis MA en la producción y calidad de la fruta en situaciones severas de EC, que son los temas más interesantes para cualquier productor.

Este estudio tuvo como objetivo llenar ese vacío al estudiar, bajo condiciones agronómicas de invernadero bajo plástico, el impacto de la inoculación con HMA en un episodio severo (>45°C) de EC mantenido durante 11 días para tres cultivos agrícolas de importancia clave para la horticultura: tomate, pimiento, y pepino. Para conseguirlo, se probó un inoculante MA en gel ultrapuro, suministrado *in vitro* (MYCOGEL®), que ha demostrado ampliamente su eficacia en la producción hortícola y de cultivos extensivos en Almería (España).

8. Compactación del suelo y MA

Las micorrizas arbusculares pueden aliviar hasta cierto punto el estrés de la compactación del suelo. Este efecto se ha observado en el crecimiento del trigo a través de una mayor relación raíz/tallo del trigo en las condiciones de compactación (Miransari *et al.* 2008). Las inoculaciones micorrícicas mejoran la conductividad hidráulica en la raíz (Smith *et al.* 2010; Calvo-Polanco *et al.* 2014) alterando la morfología de la raíz de manera estructural, espacial, cuantitativa y temporal, lo que no solo da como resultado la producción de un mayor sistema radical y una mejor arquitectura del sistema radical (ASR) en las plantas micorrícicas (Bhandari & Garg 2017).

9. HMA y estrés abiótico combinado

Está ampliamente aceptado que los HMAs podrían aliviar diversas tensiones o combinaciones de tensiones que incluyen sequía, salinidad, temperatura, nutrientes y metales pesados. Por ejemplo, la exposición de las plantas a una combinación de sequía y salinidad provoca una mayor producción de las especies reactivas de oxígeno, que pueden ser

muy perjudiciales para las plantas (Baudh & Singh 2012). La desintoxicación de las especies reactivas de oxígeno (ROS) se realiza mediante enzimas que incluyen comúnmente superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), peroxidasa (POD) y glutatión reductasa (GR) (Ahanger & Agarwal 2017). Los HMAs son fundamentales para mejorar el crecimiento y el rendimiento de las plantas bajo estrés (Abdel Latef 2011; Abdel Latef & Chaoxing 2011a; Abdel Latef & Chaoxing 2011b; Abdel Latef & Chaoxing 2014). En la literatura se encuentran disponibles informes de investigación muy raros que demuestran el papel de los HMAs en la mitigación de los efectos combinados de dos o más estreses. La simbiosis MA protege a las plantas contra una variedad de estreses abióticos mediante varios procesos, como una mejor tasa fotosintética, absorción y acumulación de nutrientes minerales, acumulación de osmoprotectores, regulación positiva de la actividad de enzimas antioxidantes y cambios en el ecosistema de la rizosfera (Bárzana *et al.* 2015; Calvo-Polanco *et al.* 2016; Yin *et al.* 2016). Varios estudios han demostrado un mejor estado nutricional de las plantas MAs en condiciones de estrés osmótico (Augé *et al.* 2014; Lehmann *et al.* 2014; Lehmann & Rillig 2015) como resultado del riego deficitario o la salinidad. Pueden producirse similitudes entre los mecanismos de tolerancia en respuesta a adaptaciones de estrés combinadas mediadas por los HMAs. Se propone que las alteraciones mediadas por los HMAs en el perfil de fitohormonas, la captación y asimilación de minerales, la acumulación de osmolitos compatibles y metabolitos secundarios, y la regulación positiva del sistema antioxidante pueden ser los mecanismos comunes inducidos durante diferentes estreses. Sin embargo, los mecanismos específicos como la compartimentación y el secuestro de iones tóxicos, la producción de fitoquelatinas y la expresión de proteínas pueden ser específicos y mostrar un cambio significativo con el tipo de estrés y las especies de HMAs involucradas. Los cambios en las características de las raíces, como las conductividades hidráulicas, pueden mejorar la tolerancia al estrés osmótico a niveles considerables (Evelin *et al.* 2009). Zhang *et al.* (2018b) han demostrado que el HMA protegió el ricino contra el estrés salino al alterar los rasgos de intercambio de gases y los niveles de algunos metabolitos clave. Dichas características de los HMAs pueden elevar la calidad nutracéutica de los cultivos y podrían tener una importancia agronómica considerable para la producción y el manejo de diferentes cultivos agrícolas. Sin embargo, se requieren estudios extensos para desentrañar el papel de los HMAs en contrarrestar los efectos de los estreses combinados (Begum *et al.* 2019).

I.5.7. Superación de las condiciones de estreses bióticos por las plantas mediante MAs

Como los agentes de biocontrol (ABC), los HMAs desarrollan mecanismos que incluyen competencia por fotosintatos o sitios de colonización/infección, mejora de la nutrición de las plantas, producción de cambios morfológicos en el sistema radical, cambios en las poblaciones microbianas de la micorrizosfera y activación de los mecanismos de defensa de las plantas (Pozo *et al.* 2013; Singh *et al.* 2019). La efectividad de los HMAs como agentes de biocontrol (ABC) contra patógenos fúngicos (Hilbig & Allen 2019), oomicetos (Hou *et al.* 2019), nematodos (Poveda *et al.* 2020a) y/o bacterias (Poveda *et al.* 2021), se deben principalmente a estos diferentes mecanismos que frecuentemente operan simultáneamente.

La activación de la resistencia sistémica en la planta frente a patógenos y/o plagas por HMAs es un mecanismo denominado resistencia inducida por micorrizas (RIM) y ampliamente revisado por diferentes autores (Pozo & Azcon-Aguilar 2007; Hohmann & Messmer 2017; Jacott *et al.* 2017). Una vez que la planta y los HMAs entran en contacto, la planta activa sus respuestas defensivas mediadas por el ácido salicílico (AS), similares al contacto con los patógenos biotróficos. Posteriormente, se requiere una regulación a la baja de esta respuesta defensiva para permitir el establecimiento de la simbiosis. Una vez establecida la simbiosis, se induce una respuesta defensiva sistémica controlada por las vías del ácido jasmónico (AJ) y del etileno (ET) (Hohmann & Messmer 2017). Se han informado ejemplos de RIM contra la bacteria *Xanthomonas translucens* en hojas de trigo (Fiorilli *et al.* 2018) o los hongos *Alternaria alternata* en hojas (Nair *et al.* 2015; Song *et al.* 2015) y *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* en raíces (Math *et al.* 2018) de tomate.

HMAs y efecto de entrenamiento (preacondicionamiento) de las resistencias de las plantas al estrés (priming)

La asociación de plantas con HMA y otros microorganismos beneficiosos puede estimular el sistema inmunológico de la planta, haciendo que la planta sea más resistente al ataque de diferentes agresores (Chialva *et al.* 2018). Este estado de "alerta" se conoce como resistencia sistémica inducida (RSI; Choudhary *et al.* 2007; Pieterse *et al.* 2014). Por lo general, RSI implica una activación más rápida y eficiente de las respuestas de defensa de la planta ante

ataques de patógenos o plagas. Así, el *priming* de defensa es una parte intrínseca del RSI, condicionando las plantas para la súper activación de defensas frente a los desafíos ambientales (Martínez-Medina *et al.* 2016; Mauch-Mani *et al.* 2017). El *priming* es una estrategia defensiva de bajo costo ya que las defensas de las plantas no se activan (o solo ligeramente) en ausencia de estrés, pero se activan fuertemente en respuesta a un desafío (Mauch-Mani *et al.* 2017).

La RSI alcanzada en las plantas micorrícicas se conoce como la resistencia inducida por micorrizas (RIM; Pozo y Azcón-Aguilar 2007). Varios informes han demostrado la funcionalidad de la RIM en la protección de plantas contra una amplia gama de agresores subterráneos, como patógenos transmitidos por el suelo, nematodos o insectos masticadores de raíces (Currie *et al.* 2011; Jung *et al.* 2012; Schouteden *et al.* 2015; Olowe *et al.* 2018; Pozo *et al.* 2020). Sin embargo, se han reportado resultados contrastantes con respecto al efecto de las micorrizas en los atacantes aéreos, y la eficiencia de RIM parece estar relacionada con el estilo de vida y el modo de alimentación de los agresores (Pozo & Azcón-Aguilar 2007). De hecho, se acepta generalmente que la RIM es eficaz principalmente contra patógenos necrotróficos e insectos masticadores de hojas generalistas (Hartley y Gange 2009; Jung *et al.* 2012; Roger *et al.* 2013; Song *et al.* 2013; Nair *et al.* 2015; Sánchez-Bel *et al.* 2016; He *et al.* 2017). Sorprendentemente, esos organismos suelen ser sensibles a las defensas de las plantas reguladas por la señalización del ácido jasmónico (AJ). Por lo tanto, el *priming* de las respuestas dependientes del AJ en plantas MA se ha propuesto como el principal mecanismo molecular subyacente para RIM (Jung *et al.* 2012; Song *et al.* 2013; Minton *et al.* 2016; He *et al.* 2017).

La señalización de AJ es un regulador clave de las defensas de las plantas contra los herbívoros masticadores (Erb & Reymond 2019; Gruden *et al.* 2020), a menudo en sinergia con la señalización relacionada con el ácido abscísico (ABA) (Vos *et al.* 2013). Por ejemplo, se sabe que los inhibidores de proteinasas (IP), proteínas antialimentadoras que impactan negativamente en el desarrollo de herbívoros, así como varios metabolitos tóxicos especializados como alcaloides o glucosinolatos, se inducen después de la herbivoría de una manera dependiente de AJ (Orozco-Cardenas *et al.* 1993; Wasternack & Hause 2013; Erb & Reymond 2019). La vía de la oxilipina, responsable de la biosíntesis de AJ y sus derivados, está regulada positivamente por la micorrización en raíces de tomate (López-Ráez *et al.* 2010; Fernández *et al.* 2014; Rivero *et al.* 2015). Las plantas de tomate colonizadas por HMA *Funneliformis mosseae* afectaron negativamente el desempeño de las larvas del herbívoro generalista *Helicoverpa armigera* (Song *et al.* 2013); las plantas de micorrizas mostraron una acumulación de AJ primado y una inducción más fuerte en la expresión de varios genes de la vía de la oxilipina, después del ataque de los herbívoros.

Rivero *et al.* (2021) mostraron que las plantas de tomate colonizadas por HMA *Funneliformis mosseae* provocan mayor mortalidad del gusano masticador de hojas *Spodoptera exigua* en comparación con las plantas no micorrizadas, evidenciando el efecto *priming* o la resistencia inducida por micorrizas. Los de metabolitos primados acumulados en exceso en los folíolos dañados por la alimentación de *S. exigua* en plantas micorrícica estaban relacionados principalmente con los alcaloides, los derivados de ácidos grasos y los conjugados de fenilpropanoide-poliamina. Se confirmó el efecto deletéreo sobre la supervivencia de las larvas de algunos de estos compuestos, incluido el alcaloide *fisostigmina*, los derivados de ácidos grasos *ácido 4-oxododecanodioico* y *ácido azelaico* (Rivero *et al.* 2021).

Defensa vegetal y regulación hormonal

Las plantas inicialmente perciben los HMAs como patógenos putativos, lo que da como resultado la activación temporal de las respuestas de defensa de las plantas durante las etapas iniciales de la colonización (Kaur & Suseela 2020). Las plantas pueden regular sus respuestas de defensa a través de la degradación del elicitor, estimulando los genes involucrados en la regulación de la asociación simbiótica y la regulación hormonal, incluidos el ácido salicílico (AS) y el ácido jasmónico (AJ) (García-Garrido & Ocampo 2002). Durante la etapa inicial de la colonización, el HMA desencadena la producción de AS en las plantas. El AS tiene un fuerte impacto en el establecimiento inicial de HMA, pero no en la colonización final de raíces por HMA (Fernández *et al.* 2014; Medina 2003). Como el mayor contenido de AS reduce la colonización por HMA, esta respuesta inicial se suprime para asegurar una colonización exitosa por HMA. Además, mientras que se observó una regulación positiva de AS durante la fase temprana de la micorrización, se observó una regulación positiva de AJ durante la fase tardía de la micorrización cuando el ácido salicílico disminuye para asegurar el establecimiento de HMA en la planta (Jung *et al.* 2012). La regulación positiva y negativa de estas fitohormonas explica la actividad de HMA contra los patógenos controlados por estas hormonas. Además, el HMA prepara el sistema de defensa de las plantas regulado por el ácido jasmónico. La regulación positiva de la vía de señalización del ácido jasmónico durante la interacción planta-HMA aumenta la producción de compuestos de defensa (Jung *et al.* 2012). Esta preparación del sistema de defensa puede variar con los genotipos de HMA (Pozo *et al.* 2008). El aumento de AJ mejoró la biosíntesis de metabolitos secundarios como los flavonoides y terpenoides (Adolfsson *et al.* 2017). Se ha previsto que los hongos micorrícicos liberen un gran número de efectores fúngicos, lo que podría afectar de forma diferente a las vías de señalización (Kaur & Suseela 2020). De manera similar, se sabe que diferentes especies de HMAs liberan

diferentes proteínas secretadas o efectores fúngicos, por lo que podrían afectar la producción de hormonas de señalización (Lanfranco *et al.* 2018). La regulación precisa de diferentes hormonas vegetales es un factor crítico en el establecimiento exitoso de la simbiosis micorrícica y, por lo tanto, en el resultado de esta relación simbiótica (Pozo *et al.* 2015).

1.5.8. El papel de las MAs en las plantas acuáticas

Hasta la década de 1970 se afirmaba que los hidrófitos no estaban infectados por micorrizas arbusculares (MAs) (Harley 1969; Khan 1974). Pero, desde la primera observación de MA en plantas acuáticas realizada por Søndergaard y Laegaard (1977), muchos otros estudios han registrado la asociación de MA en macrófitas de agua dulce (Bagyaraj *et al.* 1979; Chaubal *et al.* 1982; Clayton & Bagyaraj 1984; Farmer 1985; Khan & Belik 1995; Beck-Nielsen & Madsen 2001). Manjunath *et al.* (1981) observaron una asociación de la MA con el arroz en condiciones semiacuáticas con una tendencia creciente en condiciones no inundadas. Read *et al.* (1976) encontraron niveles muy bajos de colonización por MA en algunas plantas emergentes de un pantano eutrófico. Chaubal *et al.* (1982) registraron la colonización por MA en cinco especies acuáticas y las colonizaciones relacionadas con el secado temporal después de niveles bajos de agua y condiciones oligotróficas. Clayton y Bagyaraj (1984) documentaron la asociación de hongos MAs en 22 especies de plantas acuáticas sumergidas en Nueva Zelanda con registros de hasta 6 m de profundidad de agua en un lago y a 2-3m de profundidad en otros dos lagos.

Hussain *et al.* (1995) informaron una mayor incidencia de HMAs en hidrófitos que crecen en las regiones de Rawalpindi e Islamabad de Pakistán y sus alrededores y lo relacionaron con la disponibilidad de oxígeno disuelto, el efecto del agua corriente o la liberación radial de los tejidos aerénquimatosos de los hidrófitos. Bohrer *et al.* (2004) estudiaron la dinámica estacional de los hongos MAs en diferentes hábitats de humedales. Radhika y Rodrigues (2007) seleccionaron un grupo de especies de plantas acuáticas para la asociación de micorrizas y encontraron la colonización de las raíces con los hongos MAs en 10 de las 14 especies de hidrófitos examinadas y 5 de las 6 especies pantanosas examinadas. También encontraron que un pteridofito sumergido enraizado, *Isoetes coromandelina*, era una micorriza que mostraba colonización vesicular. En este estudio, se encontró que los asociados de MA estaban dominados por *Glomus* seguido de *Scutellospora*, con *Glomus claroideum* detectado en 14 especies de plantas.

Se ha encontrado que la asociación de micorrizas puede beneficiar potencialmente a las plantas acuáticas en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, especialmente concentraciones bajas de P en el tejido vegetal (Chaubal *et al.* 1982; Christensen & Wigand 1998; Wigand *et al.* 1998) y deficiencia de oxígeno disuelto (Tanner & Clayton 1985; Beck-Nielsen & Madsen 2001). A medida que el sistema acuático se transforma de mesotrófico a eutrófico, el papel de las micorrizas supuestamente se vuelve menos importante (Shah 2014b). Esto se evidencia indirectamente por un alto grado de correlación positiva entre la colonización por MA y las bajas concentraciones de nutrientes en los sedimentos (Christensen & Wigand 1998).

Keeley (1980) fue el primero en proporcionar una confirmación experimental de la tolerancia a la inmersión por hongos MAs utilizando plántulas de tupelo (*Nyssa sylvatica* Marsh.). Esto fue confirmado aún más por Crush y Hay (1981) al cultivar trébol micorrícico (*Trifolium repens* L.) en una solución nutritiva aireada, quienes encontraron que las micorrizas no se establecían con soluciones nutritivas normales y solo crecían cuando la concentración de fósforo era equivalente a la de suelos deficientes en fósforo. Keeley (1980) también encontró que las raíces anegadas permanecieron infectadas durante 1 año, con mayor infección cerca de las raíces principales y disminuyendo hacia el exterior. Atribuyó esto al transporte limitado de oxígeno a las raíces distales en condiciones de inundación.

Anderson *et al.* (1986) examinaron la colonización de micorrizas en las praderas de hierba dulce (*Spartina pectinata* Lind.) bajo las condiciones variadas de humedad del suelo que van desde la saturación continua hasta permitir que el suelo se seque a -15 bares. Los resultados de sus experimentos indicaron que la planta hospedadora y los colonizadores MAs pueden actuar independientemente entre sí con respecto a los tratamientos de humedad.

Shah (2014b) resume los papeles posibles de las micorrizas en las plantas acuáticas: (1) altamente beneficiosas bajo las condiciones de pocos nutrientes; (2) ayudan a superar la deficiencia de oxígeno disuelto; (3) mejoran las relaciones hídricas; (4) ayudan a soportar las frecuentes fluctuaciones del nivel del agua; (5) reducen la eutrofización mediante la eliminación de nutrientes.

Los sistemas acuáticos son más diversos y extensos por la unidad de superficie que los hábitats terrestres. Los ecosistemas de agua dulce sustentan casi el 6% de las especies descritas (Hawksworth & Kalin-Arroyo 1995), a pesar de que comprenden solo una pequeña fracción del agua del mundo (0,01%) y la superficie de la Tierra (0,8%) (Gleick 1996).

En este contexto, la comprensión del papel de las micorrizas en el crecimiento y el vigor de las plantas acuáticas, especialmente su rareza o invasividad, adquiere una importancia fundamental (Shah 2014b). Si se prueba más allá de toda duda que las micorrizas tienen algún papel importante en el crecimiento y establecimiento de las plantas acuáticas – estos mutualistas serían la parte de la solución hacia la conservación y el manejo de los recursos vegetales acuáticos (Shah 2014b).

I.6. LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES EN LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA: DE LA REVOLUCIÓN VERDE A LA REVOLUCIÓN BIOLÓGICA

A mediados del siglo XX, las perspectivas de seguridad alimentaria en los países en desarrollo eran sombrías. La producción de alimentos no estaba a la altura de las poblaciones en crecimiento y los cereales tenían una capacidad de respuesta limitada a los aportes de fertilizantes porque se encamaban en las condiciones de alta fertilidad (Khush 2001; Lynch 2007). En respuesta a este desafío, Norman Borlaug y otros desarrollaron genotipos enanos de arroz y trigo que eran capaces de responder a los fertilizantes sin encamado (Lynch 2007; Salvi *et al.* 2013) y resistir la roya de trigo (Smale 1997). La "Revolución Verde" resultante aumentó sustancialmente la producción de granos y evitó el desastre, convirtiéndola en una de las innovaciones agrícolas más importantes del siglo XX (Borlaug 1972; Khush 1999; Chhetri & Chaudhary 2011).

La Revolución Verde impulsó el rendimiento de los cultivos en los países en desarrollo mediante la introducción de genotipos enanos de trigo y arroz capaces de responder a la fertilización sin encamado (Khush 2001). Ahora necesitamos una segunda Revolución Verde, para mejorar el rendimiento de los cultivos cultivados en suelos infértiles por agricultores con poco acceso a fertilizantes, que representan la mayoría de los agricultores del tercer mundo (Lynch 2007; Pingali 2012) y hacer la agricultura más ecológicamente amigable (Herder *et al.* 2010). Así como la Revolución Verde se basó en cultivos que respondían a la alta fertilidad del suelo, la segunda Revolución Verde se basará en cultivos tolerantes a la baja fertilidad del suelo (Lynch 2007).

Hay una gran cantidad de literatura econométrica que utiliza datos de series temporales o de varios países para estimar la relación entre el crecimiento de la productividad agrícola y la pobreza (Pingali 2012). Estos estudios generalmente encuentran altas elasticidades de reducción de la pobreza para el crecimiento de la productividad agrícola (Hazell 2010). En Asia, se ha estimado que cada aumento del 1% en la productividad de los cultivos reduce el número de personas pobres en un 0,48% (Thirtle *et al.* 2003). En la India, se estima que un aumento del 1% en el valor agregado agrícola por hectárea lleva a una reducción del 0,4% en la pobreza a corto plazo y una reducción del 1,9% a largo plazo, esta última como resultado de los efectos indirectos de precios más bajos de los alimentos y salarios más altos (Ravallion & Datt 1996). Para los países de bajos ingresos en general, se ha encontrado que el impacto en el recuento de la pobreza es mayor a partir del crecimiento agrícola en relación con el crecimiento equivalente en el sector no agrícola en un factor de 2,3 veces. En el África subsahariana, la contribución de la agricultura a la reducción de la pobreza se estimó en 4,25 veces la contribución de la inversión equivalente en el sector de los servicios (Christiaensen *et al.* 2011). La inversión en los inóculos micorrízicos arbusculares y su manejo podría contribuir en la lucha contra la pobreza a través del fomento de la agricultura sostenible a través de esta herramienta microbiológica.

I.6.1. Agricultura convencional, ecológica, otros tipos de agricultura

Atkinson y Watson (2000) sugirieron que los sistemas que varían desde cultivos intensivos a través de manejo integrado de plagas/manejo integrado de cultivos (MIP/MIC) y agricultura mixta hasta orgánicos podrían considerarse como una gradación en la que la importancia del impacto ambiental mínimo y del manejo de cultivos y los procesos ecológicos del suelo aumentan (Tab. I.6.1). Los sistemas agrícolas convencionales de altos insumos tienden a estar dominados por modelos de gestión simples, generalmente lineales. Aquí, la identificación de una limitación en el suministro de un nutriente es seguida por la aplicación de ese nutriente como fertilizante (Atkinson *et al.* 2002). Esta filosofía da lugar a un sistema que suele implicar altos niveles de insumos derivados del exterior. "Permite el uso de cualquier producto químico que se considere beneficioso" (Tinker 2000). Los HMAs suelen tener un valor limitado en tales sistemas (Atkinson *et al.* 2002). Los sistemas de "insumos bajos", como los orgánicos, son más difíciles de definir en términos simples.

Los sistemas orgánicos a menudo se definen en términos de lo que no son (Woodward & Lampkin 1990). En la práctica los sistemas orgánicos funcionan a través de la gestión de la naturaleza y equilibrando la demanda de recursos con la disponibilidad a través de la integración de procesos (Atkinson *et al.* 2002). Los sistemas orgánicos siguen un

conjunto definido de reglas. Otros sistemas de insumos bajos apuntan a maximizar el uso de recursos renovables, pero sin algunas reglas definidas.

Los HMA pueden ser útiles en los sustratos estériles, los paisajes artificiales de nueva creación y en los suelos que han sido manejados con los métodos de esterilización no selectivos, como la fumigación (Sánchez-Roque *et al.* 2016).

Tab. I.6.1. Una gradación de los sistemas de cultivo basada en el uso de recursos externos y sus necesidades de desarrollo

Tipo de desarrollo						
Intensivo, de labranza	→	Cultivo consciente con el medio ambiente (MIP/MIC)	→	Agricultura mixta	→	Agricultura orgánica
Necesidades de desarrollo						
<ul style="list-style-type: none"> • Reducción de costes y simulación de gestión • HMA sin importancia 		<ul style="list-style-type: none"> • Optimización del uso de elementos y control biológico • HMA son importantes 		<ul style="list-style-type: none"> • Adicionalmente entre empresas • HMA son importantes 		<ul style="list-style-type: none"> • Gestión de ciclos biológicos y ecológicos • HMA son críticos

Estos incluyen sistemas de cultivo integrados y muchos de los sistemas que se encuentran en situaciones áridas (Yadav *et al.* 2012). En todas las situaciones de bajos insumos, la producción efectiva requiere que el cultivo tenga acceso a nutrientes y agua y que se mantenga relativamente libre del impacto adverso de plagas y enfermedades, pero con un recurso mínimo a insumos adicionales. La provisión de todos estos sistemas puede ser influenciada o proporcionada por HMA (Atkinson *et al.* 2002).

Sistemas orgánicos

Los HMA son la parte normal de un sistema radical saludable. Su impacto se minimiza con la aplicación de productos químicos como ocurre en los sistemas no orgánicos (Atkinson 2020). En los sistemas que favorecen su funcionamiento, modifican el funcionamiento del sistema radical y proporcionan un recurso adicional al poner a disposición un mayor suministro de nutrientes, al mejorar la adaptación del sistema radical al entorno en el que tiene que funcionar y al proporcionar un medios adicionales para minimizar el impacto de los patógenos de las plantas (Tab. I.6.2).

Las fincas con manejos agroecológicos brindan características adecuadas para sustentar una mayor densidad de esporas de micorrizas arbusculares (Lozano Sánchez *et al.* 2015).

Tab. I.6.2. El efecto de los HMA en el funcionamiento de las raíces en los sistemas orgánicos (modificado de Atkinson 2020).

Efecto de HMA	Modificación del sistema radical	Impacto en el sistema de cultivo
Presencia dinámica en suelo y raíces	Modificación de la forma y longevidad de las raíces individuales. Capacidad para infectar una variedad de especies de plantas. Activa algunos genes de plantas y regula a la baja otros, como los relacionados con la absorción de nutrientes.	Proporciona un elemento adicional en la correspondencia de una especie de cultivo con su lugar en la rotación. No limita el diseño de una secuencia rotacional. Aumenta el potencial del sistema de raíces para hacer uso de bajas concentraciones de nutrientes disponibles en la solución del suelo.
Longevidad variable de la infección	Un componente de la plasticidad de la raíz. Un regulador potencial de la presencia de raíces y su adaptación a las demandas de recursos del cultivo.	Sistemas que permiten que la flexibilidad tenga impacto. Una de las pocas herramientas disponibles para modificar el sistema radical durante el ciclo de cultivo.
Flujo mejorado de C en el suelo	Modifica la vida de raíces individuales y sistemas de raíces y aumenta el requerimiento de flujo de mor C a la parte subterránea de la planta.	Mayor contenido de materia orgánica del suelo y flujo de C a las comunidades microbianas del suelo.
Penetración mejorada en todo el volumen del suelo	Aumenta la capacidad del sistema de raíces para absorber los recursos del suelo, aumentando así la importancia funcional de cualquier densidad de raíces dada.	Adaptación más eficaz del uso de los recursos del suelo a las demandas de los cultivos. Mayor aprovechamiento potencial del volumen de suelo disponible por parte de las raíces.
Penetración en poros de suelo de diámetro pequeño	Permite que las raíces accedan a partes del suelo a las que no tienen acceso directo. Señala la necesidad de un cambio en la actividad de las raíces en respuesta al cambio de los recursos disponibles del suelo.	Un mecanismo que permita al cultivo relacionar mejor sus necesidades con la variación temporal de los recursos del suelo, especialmente el agua.
Interacciones con otros microorganismos del suelo	Mejora la resistencia de las raíces de las plantas a los organismos patógenos. Interacción con las BPCPs (como <i>Rhizobium</i> y otras bacterias fijadoras de N, bacterias movilizadoras de P, K, Fe etc., bacterias productoras de fitohormonas y otras sustancias bioestimulantes)	La capacidad de resistir y tolerar organismos patógenos. Mayor capacidad de crecimiento y obtención de nutrientes de suelo, aumento de la productividad del cultivo y calidad de cosechas, mayor sostenibilidad económica y mediambiental.

1.6.2. Impacto de diferentes condiciones ambientales y prácticas agrícolas en las MAs (y viceversa)

Las prácticas agronómicas convencionales pueden afectar negativamente la eficiencia y el impacto potencial de estos microsimbiontes (Tab. 1.6.3). Los HMAs también están condicionados por los factores del suelo (Panwar *et al.* 2008). Se encuentra que el pH juega un papel importante en la distribución de los HMAs. Los suelos ácidos a neutros tienen una gran cantidad de HMAs. Hayman (1974) describió el efecto de la luz sobre los HMAs. La humedad del suelo ejerce influencia en la asociación de micorrizas (Redhead 1977). Las especies y cepas de HMAs difieren en sus rangos de propiedades fisicoquímicas del suelo (Abbott & Robson 1982). Los factores del suelo no solo influyen en la fertilidad del suelo, sino que también afectan el inóculo de micorrizas. Las condiciones del suelo como la salinidad, el anegamiento, la erosión, los tipos de suelo, la capacidad de retención de agua, la porosidad del suelo y el estado de fertilidad, la vegetación, etc., influyen apreciablemente en la asociación, distribución, composición y actividad de los HMAs (Manoharachary 2004). Por lo tanto, en general, se puede concluir que las prácticas de gestión agrícola convencional reducen la población de HMAs, mientras que el sistema orgánico de bajos insumos sería un proponente viable para aumentar su actividad, así como para el desarrollo agrícola sostenible (Panwar *et al.* 2008).

Tab. 1.6.3. Resumen de algunos de los efectos potenciales de las prácticas de manejo agrícola sobre los HMAs en el campo. (modificado de Atkinson *et al.* 2002).

Factores	Efecto potencial sobre				Referencias
	Eficacia de la simbiosis	Presión del anfitrión	Poblaciones de esporas y viabilidad.	Hifas extrarradi-culares	
Enmiendas					
Inoculantes	√		√		Kahiluoto & Vestberg 1998
Cal (cambios de pH)	√		√	√	Frey & Ellis 1997
Fungicidas y fumigantes	√		√		Fitter 1986; Jawson <i>et al.</i> 1993; Johnson & Pflieger 1992
Herbicidas		√	√		Kurle & Pflieger 1998; Schwab <i>et al.</i> 1983; Johnson & Pflieger 1992
Tratamientos de semillas	√		√		Ryan <i>et al.</i> 1994
Nitrógeno	√	√	√		
Fósforo	√				Abbott & Robson 1998; Hayman 1986
Abonos orgánicos y residuos de cultivos	√				Douds <i>et al.</i> 1997
Gestión (manejo)					
Elección de cultivo		√			Black & Tinker 1977; Douds <i>et al.</i> 1997; Harinikumar & Bagyaraj 1988
Elección de variedad	√			√	
Secuencia (rotación)	√	√	√	√	Baltruschat & Dehne 1988
Cultivos de cobertura		√	√		Boswell <i>et al.</i> 1998; Gálvez <i>et al.</i> 1995; Kabir & Koide 2000
Labranza		√		√	Kabir <i>et al.</i> 1997; McGonigle & Miller 2000
Drenaje	√			√	
Período de barbecho		√	√		Thompson 1987; Kabir & Koide 2000
Sistemas de cultivo					
Orgánico, bajo aporte, convencional	√	√	√	√	Douds <i>et al.</i> 1993; Kahiluoto y Vestberg 1998

Agricultura de secano

Los HMAs aumentan el rendimiento de los cultivos al mejorar la biomasa de los brotes debido a la mejora de la nutrición de las plantas, la fotosíntesis y la resistencia al estrés en los campos de secano (Wu *et al.* 2022), lo que mejora la productividad sostenible en agroecosistemas de secano. Los resultados del estudio de Wu *et al.* (2022) mostraron que en condiciones de secano los HMAs aumentaron un 23% el rendimiento de los cultivos, un 24% la biomasa media de los tallos (de fijadores de N, garbanzos, trébol amarillo, trigo, etc.), un 30% la biomasa de las raíces, también aumentaron la concentración de N y P de los brotes, la fotosíntesis y la resistencia al estrés.

Técnicas agrícolas (labranza, cultivos de cubierta, rotaciones, etc.)

En la producción de cultivos comerciales, los agricultores deben preparar la tierra para la siembra, proteger las plantas de las plagas y enfermedades, proporcionar un suministro adecuado de nutrientes y agua y garantizar una cosecha oportuna (Goss *et al.* 2017). Un requisito previo para el manejo de micorrizas arbusculares (MAs) en los sistemas agrícolas es el mantenimiento de una población de HMAs abundante, diversa y mutualista en el suelo. En consecuencia, es fundamental comprender cómo las diversas técnicas disponibles para su uso dentro de los sistemas de producción afectan los HMAs y su diversidad (Millner 1991; Helgason *et al.* 1998; Krishnakumar *et al.* 2013). Los sistemas de cultivos agrícolas deben reconocer la importancia de las relaciones HMA-hospedador para mejorar la diversidad biológica de HMAs y su contribución potencial a la agricultura sostenible (Goss *et al.* 2017). A continuación se describen las relaciones entre diferentes técnicas agrícolas (labranza, rotaciones, cultivos de cobertura, quema de rastrojos, uso de glifosato) y la micorriza.

Labranza (laboreo) y MA

La preparación de la tierra implica labranza y, a menudo, alguna medida adicional de control de malezas. La labranza para la producción sostenible varía mucho según los suelos y el clima locales (Goss *et al.* 2017, ver Tab. 2.1), y estas variaciones de labranza tienen diferentes efectos posibles sobre la micorriza arbuscular. La labranza ha sido un componente esencial de los sistemas de producción de cultivos ya que se utiliza para preparar el lecho de siembra, manejar la estructura del suelo e históricamente ha sido el principal mecanismo utilizado para controlar las malezas (Hobbs *et al.* 2008).

La aplicación de las prácticas invasivas convencionales de gestión de la tierra, como la labranza convencional (LC), provoca la incapacidad de los HMAs para sobrevivir a la homogeneización y aireación de un perfil de suelo que rompe las redes miceliales de MA (Sosa-Hernandez *et al.* 2019) importantes en adquisición de nutrientes y propagación de HMAs. Kabir (2005) identificó la labranza intensiva es un factor reductor importante de la abundancia y diversidad de los HMAs, por lo que sería oportuno de evitar hacerla dentro de lo posible (Sosa-Hernandez *et al.* 2019). Sale *et al.* (2015) investigó la diversidad y abundancia de HMAs a través del análisis de esporas del suelo a una profundidad de 40 cm a partir de sistemas de labranza reducida (LR) y LC. Sus hallazgos respaldaron el trabajo de Kabir (2005) que muestra una reducción en la abundancia y diversidad de HMAs debido a las labranzas invasivas. Sin embargo, Sale *et al.* (2015) también pudieron demostrar que la diversidad de abundancia de HMAs fue mayor en suelos de más de 40 cm de profundidad. Los hallazgos de Kabir (2005) y Sale *et al.* (2015) apoyan la noción de que la LC tiene implicaciones negativas para el daño y la ruptura de una comunidad de los HMAs en el suelo, reduciendo la naturaleza simbiótica de los HMAs. Una posible solución para esto es manejar los suelos a través de una práctica de labranza cero (L0), una práctica que eliminó la inversión del suelo que daña el micelio. En comparación con los volteos del suelo con LC, L0 tiene muy poca o ninguna alteración del suelo. Un posible inconveniente de un sistema de L0 es un aumento en la densidad aparente del suelo, el uso de agroquímicos para el control de malezas y la movilidad reducida de nutrientes y fertilizantes a través del perfil del suelo (Sosa-Hernandez *et al.* 2019).

La tabla I.6.4 hace una comparación entre los tipos de labranza y sus impactos en el suelo. A partir de la gestión de los suelos, resultante de la LC, se reduce la agregación del suelo y aumenta la erosión del suelo por medio del viento y del agua (Zheng *et al.* 2018). Mientras que en los suelos de L0 se observa una reducción de la erosión y un aumento de la agregación. Con la agregación mejorada, la descomposición de los residuos de cultivos está protegida (Zhao *et al.* 2017), en su turno influyendo positivamente en la agregación del suelo (Ferrira *et al.* 2020). Crittenden *et al.* (2015) investigaron la importancia del manejo de la labranza en la estabilidad de los agregados del suelo y encontraron que el carbono orgánico del suelo (COS) sirve para aumentar la agregación, mientras que Sheehy *et al.* (2015) pudieron demostrar que el COS tiene mayores propiedades estabilizadoras de agregados para los macroagregados y debería usarse como un indicador de la pérdida de carbono resultante de las prácticas de manejo de la labranza. A través de una serie de experimentos a más largo plazo, se observó que con L0 aumentan los microagregados y mejoran los niveles totales de COS (Dai *et al.* 2015). Esto conduce a reducciones en la erosión del suelo por el viento y el agua, y también se observan reducciones de las emisiones de dióxido de carbono (Wilkes 2021).

Los micelios de los HMAs actúan como el inóculo principal de las raíces de las plantas hospedadoras (Smith & Read 2008). La aplicación de la labranza en los suelos rompe las delicadas redes miceliales (Evans & Miller 1990; Brito *et al.* 2012) reduciendo su potencial de colonización. Los fragmentos de micelio dispondrán de niveles reducidos de recursos que pueden provocar la muerte de muchos fragmentos miceliales, lo que reduce aún más la cantidad de los HMAs en los suelos con la LC (Castillo *et al.* 2006). Además, esto tiene implicaciones negativas y perjudiciales para la agregación del suelo (Curaqueo *et al.* 2010, 2011). Los HMAs pueden encontrarse en los suelos con bajo contenido de

oxígeno, sin embargo, se encuentran en simbiosis con una planta hospedadora y son capaces de utilizar recursos derivados de plantas (Bernola *et al.* 2018).

Las prácticas de L0 no dañan las redes micorrícicas en los suelos superficiales (<10 cm), lo que les permite permanecer intactas y pueden comenzar la colonización de raíces para la simbiosis micorrícica (Galvez *et al.* 2001; Wilkes 2021). Los estudios de Galvez *et al.* (2001) y Sharma-Poudyal *et al.* (2017) mostraron que las prácticas de manejo de tierras agrícolas de una orientación más protectora para el suelo, alejadas de la LC, tienen implicaciones positivas para el crecimiento de los hongos del suelo tanto en abundancia como en diversidad.

Tab. I.6.4. Resumen de tipos de labranza seleccionados y sus características de impacto mecánico asociadas sobre suelos y hongos micorrícicos arbusculares (Grangeet *et al.* 2005; Moroke *et al.* 2009; Moussa-Machraoui *et al.* 2010; Stanila *et al.* 2013; Ita *et al.* 2014; Saglam *et al.* 2020; Wilkes 2021).

Tipo de labranza	Equipo empleado	Características de labranza	Impacto en el suelo y los hongos micorrícicos arbusculares
Convencional (LC)	Arado de vertedera	Inversión máxima del suelo de 30 cm; Hace menos compacto y airea el suelo; Entierra residuos de cultivos de cultivos anteriores.	Reduce la abundancia y diversidad de HMAs; Aumenta la erosión del suelo; Reduce el carbono del suelo y aumenta las emisiones de CO ₂ ; Incrementa la aireación del suelo; Reduce la densidad aparente del suelo en la zona de labranza.; Reduce las malas hierbas; Reduce patógenos fúngicos selectos.
Reducida (LR)	Disco rotatorio	Perturbación máxima del suelo de 15 cm.	Reduce la erosión del suelo en comparación con la LC; No siempre es eficaz contra la reducción de malezas.
Mínima (en banda) (LM)	Equipo especializado: Abridor de disco; Reja.	Perturbación máxima del suelo de 15 cm; Solo se alteran los suelos de bandas a sembrar; Efecto de secado del suelo de LC.	La reducción de malezas puede ser difícil; Es posible que se requieran más pasadas de equipo pesado; La eliminación de un cultivo de cobertura puede resultar difícil; Airea la capa superficial del suelo; C, N y P del suelo son inferiores a la labranza cero.
Cero (L0)	Sembradora directa	Siembra directa de semillas en la capa superior del suelo; Poca o ninguna alteración del suelo; No apto para suelos con mal drenaje de agua; Los residuos de cultivos permanecen en la superficie del suelo.	Aumenta la abundancia y diversidad de HMAs; Disminuye la erosión del suelo; Incrementa el carbono (la materia orgánica) del suelo; Aumenta de la densidad aparente del suelo; Aumenta patógenos fúngicos selectos; Necesita los agroquímicos para reducir las malezas.

Los sistemas de labranza cero son beneficiosos para los HMAs y, por consiguiente, para la mejora de la glomalina y materia orgánica del suelo, la formación de macroagregados estables en agua y la mitigación de la erosión del suelo (Wilkes *et al.* 2021).

En comparación con la labranza de inversión, la labranza cero puede cambiar las condiciones del suelo a aquellas más propicias para los HMAs, incluido el aumento de la materia orgánica en la capa superficial y una mejor retención de agua, pero con menor erosión, menor alteración de las hifas extrarradicales y menor uniformidad en la distribución de nutrientes (Goss *et al.* 2017).

La colonización por HMAs en los cultivos bajo labranza cero comienza antes y se desarrolla más rápido debido a la presencia en el suelo de un micelio extrarradical (MER) intacto que mejora el papel de los HMAs en la absorción de nutrientes (Martins & Read 1997; Fairchild & Miller 1988; Miller 2000) y la bioprotección frente a los niveles excesivos de los iones metaloides (Brito *et al.* 2014; Alho *et al.* 2015). Usando el inóculo de HMAs procedente de la labranza convencional y del manejo sin labranza a largo plazo, Köhl *et al.* (2014) encontraron que la absorción de P mejoró en una mezcla de plantas de pastizales, lo cual fue consistente con la longitud de hifas dos veces mayor en las plantas inoculadas con HMAs de labranza cero que en el suelo cultivado convencionalmente.

Los efectos de los sistemas de labranza intermedia sobre la abundancia y diversidad de HMAs no son tan claros. Se han informado efectos positivos de los sistemas de labranza reducida (Celik *et al.* 2011; Säle *et al.* 2015), pero también hay informes que presentan impactos negativos comparativos de los sistemas de labranza reducida y convencional en relación con la labranza cero (Kabir *et al.* al. 1998). No se ha encontrado una evaluación detallada de los efectos de los sistemas de labranza en surcos (caballones) sobre la abundancia y diversidad de HMA. Estos sistemas de labranza tienen el potencial de crear una gran diversidad de nichos ecológicos en el suelo y podrían ser una buena alternativa para mejorar el papel de los HMAs dentro de los sistemas agrícolas, particularmente en regiones donde el rendimiento de los cultivos con labranza cero es consistentemente más pobre que con el uso de arado (Goss *et al.* 2017).

Rotaciones de cultivos y MA

La importancia de la rotación de los cultivos aumenta en sistemas de labranza reducida o cero donde los residuos de los cultivos se acumulan en la superficie del suelo y son un elemento esencial de los sistemas de agricultura de conservación (Corsi & Muminjanov 2019). Para mejorar la contribución potencial de los HMAs en los sistemas agrícolas,

el diseño de la rotación de cultivos (incluidos los cultivos de cobertura) también debe tener en cuenta que la planta hospedadora es un aspecto clave del mantenimiento de la diversidad biológica de los HMAs (Goss *et al.* 2017). La diversidad biológica de los HMAs depende del ecosistema, la mayor riqueza se encuentra en los bosques tropicales mientras que los hábitats con influencia antrópica tienen la menor diversidad (Öpik *et al.* 2006). Es importante destacar que el número de especies de HMAs presentes parece estar relacionado con el número de las especies hospedadoras (Öpik *et al.* 2009).

Aunque se puede encontrar una gran abundancia de HMAs en monocultivos (Sasvár *et al.* 2011), el efecto positivo de una rotación de cultivos rica en la diversidad de HMAs está bien establecido (Vestberg *et al.* 2005; Hijri *et al.* 2006). Sin embargo, la inclusión de cultivos de barbecho desnudo prolongado (Troeh & Loynachan 2003; Johnson *et al.* 2003), así como cultivos no micotróficos en una rotación (Gavito & Miller 1998; Vestberg *et al.* 2005; Monreal *et al.* 2011) puede disminuir en gran medida la colonización por HMAs en el siguiente cultivo. La alternancia de cereales y leguminosas parece mejorar los beneficios de los HMAs, lo que podría estar relacionado con el hecho de que las gramíneas y las plantas herbáceas de hoja ancha parecen actuar como grupos distintos de plantas hospedadoras funcionales (Lekberg *et al.* 2013). Los mecanismos de retroalimentación negativa sobre los HMAs asociados con el maíz y la soja (Johnson *et al.* 1992) parecen indicar que la rotación de gramíneas y leguminosas brinda una buena oportunidad tanto para mejorar la biodiversidad de los HMAs como para capturar más beneficios de la simbiosis. En los sistemas agrícolas mixtos, la posibilidad de incluir praderas plurianuales o forrajes anuales, que consisten en especies de plantas estrechamente asociadas, es muy eficiente para mejorar la biodiversidad de HMAs en los sistemas agrícolas (Oehl *et al.* 2003).

Cultivos de cobertura y MA

Junto con los cultivos principales en las rotaciones los cultivos de cobertura también deben ser considerados como un elemento clave en el manejo de la diversidad y abundancia de los HMAs, siempre que sean micotróficos (Goss *et al.* 2017), además de otros beneficios generalmente reconocidos en los sistemas de cultivos. Los cultivos de cobertura con especies mixtas o rotaciones que involucran leguminosas, cereales y otros grupos pueden aumentar la diversidad y el número de HMA individuales.

La renovación de las raíces y los desechos de las plantas también contribuyen a la formación de la estructura del suelo, pero también se considera que el material con una relación C:N baja mejora los microorganismos beneficiosos que pueden mejorar la eficacia de los beneficios simbióticos de la MA. El nitrógeno procedente de la descomposición de los residuos, así como la mejora de las relaciones entre el agua y la planta del suelo, junto con los HMAs y los microorganismos beneficiosos, pueden mejorar el crecimiento de los cultivos (Goss *et al.* 2017). Los cultivos de cobertura son particularmente importantes para restaurar el potencial de inóculo de HMA en el suelo después de la colza (planta no micorrizotrófica), barbechos o después de largos períodos que se vuelven desfavorables para el crecimiento de las plantas debido a la sequía o las bajas temperaturas (Kabir & Koide 2002; Lehman *et al.* 2012). Sin embargo, hay evidencia de que las hifas intactas pueden sobrevivir y permanecer infectivas después de un verano cálido y seco en un ambiente mediterráneo (Jasper *et al.* 1989a; Brito *et al.* 2011) o un invierno muy frío (Miller 2000). Por lo tanto, la capacidad de los cultivos de cobertura para mejorar el inóculo de HMA podría aumentar en los sistemas de labranza intensiva, aunque los beneficios para el cultivo principal subsiguiente podrían ser aún mayores en la labranza cero, ya que el micelio extrarradical desarrollado por el cultivo de cobertura permanece intacto y altamente infeccioso (Brito *et al.* 2014; Alho *et al.* 2015). La combinación de cultivos de cobertura, compuestos por una mezcla de diferentes especies de plantas y la labranza cero, podría ser otra forma de mejorar la biodiversidad de HMAs dentro de los sistemas agrícolas (Kabir *et al.* 1998; Kabir & Koide 2002).

El núcleo del sistema de cultivo arable y de la mayoría de los otros sistemas de bajos insumos es la rotación de cultivos (Atkinson *et al.* 2002). En la figura 1.6.1 se muestra un ejemplo de rotación para hacer la producción agrícola de cultivos más sostenible. Uno de los objetivos de la rotación de cultivos es modificar la microflora del suelo, incluidos los HMAs, y a través de esto y la actividad de la planta cambiar la disponibilidad de nutrientes del suelo y reducir beneficiosamente los organismos nocivos en beneficio de la sanidad de los cultivos. Así pues, la gestión agrícola influye tanto en la presencia de HMAs como en su actividad. La agricultura orgánica se utiliza aquí como modelo para otros sistemas de bajos insumos.

Hace unos 60 años, Sir Albert Howard, uno de los fundadores del movimiento orgánico, sugirió que "la presencia de una simbiosis micorrízica efectiva es esencial para la salud de las plantas" (Howard 1943).

La práctica de cultivos de cobertura reduce potencialmente la erosión del suelo y del viento (Thorup-Kristensen 2001), mejora la materia orgánica del suelo (Snapp *et al.* 2005), inhibe el establecimiento de malas hierbas (Björkman & Shail 2013) y aumenta la abundancia y la actividad de los HMAs (Karasawa & Takahashi 2015). De hecho, los cultivos

con HMAs tienen una mayor capacidad para absorber fósforo (P), zinc (Zn) y agua (Karasawa & Takahashi 2015) que los cultivos sin HMAs. Esta mayor capacidad generalmente da como resultado un crecimiento sólido de los cultivos en condiciones de disponibilidad limitada de nutrientes o sequía. Los HMAs también contribuyen a aumentar la resistencia de las plantas contra los patógenos y ayudan a que los cultivos sean más saludables en general (Smith & Read 2008; Mensah *et al.* 2015; Sawers *et al.* 2017). Los HMAs también contribuyen indirectamente a la salud de los cultivos debido a sus efectos en los procesos del suelo en entornos agrícolas (Rillig 2004a; Xie *et al.* 2015). En particular, pueden contribuir a la salud del suelo, la formación de agregados del suelo y la estabilidad del suelo al aumentar el ciclo de nutrientes y el contenido de materia orgánica del suelo (Miller & Jastrow 1992; Rillig 2004b). Sin embargo, ciertas prácticas agrícolas tienen influencias negativas en la abundancia y funciones de los HMAs (Brito *et al.* 2012; Higo *et al.* 2013). Por ejemplo, los sistemas de labranza convencionales, incluidos el arado con cincel, la labranza rotatoria y la grada de discos, pueden interrumpir la red de hifas de HMA (Kabir 2005), inhibir el desarrollo de HMA y disminuir la abundancia de HMA en el suelo (Rosner *et al.* 2018). El barbecho durante el invierno también disminuye la abundancia de HMA en el suelo y reduce el beneficio de HMAs en los cultivos (Tomson 1987; Higo *et al.* 2015). Por el contrario, los sistemas de labranza cero o labranza reducida pueden aumentar la abundancia y la red de hifas de HMAs en el suelo (Kabir 2005; Dai *et al.* 2015). La introducción de los cultivos de cobertura como cultivos previos puede aumentar la abundancia de HMAs autóctonos en el suelo y la colonización de raíces por HMA, mejorando así el crecimiento y el rendimiento de los cultivos posteriores (Karasawa & Takahashi 2015; Karasawa *et al.* 2002; Higo *et al.* 2018, 2019). Además, la introducción de cultivos previos con micorrizas combinados con un sistema de labranza cero aumenta el crecimiento del maíz en etapa temprana (*Zea mays* L.) y la colonización de HMA en mayor medida que los cultivos previos con micorrizas combinados con un sistema de labranza rotativa (Usuki *et al.* 2007). Por lo tanto, la combinación de sistemas de cultivos de cobertura con labranza de conservación puede brindar muchos beneficios que mejoran el rendimiento de los cultivos posteriores.

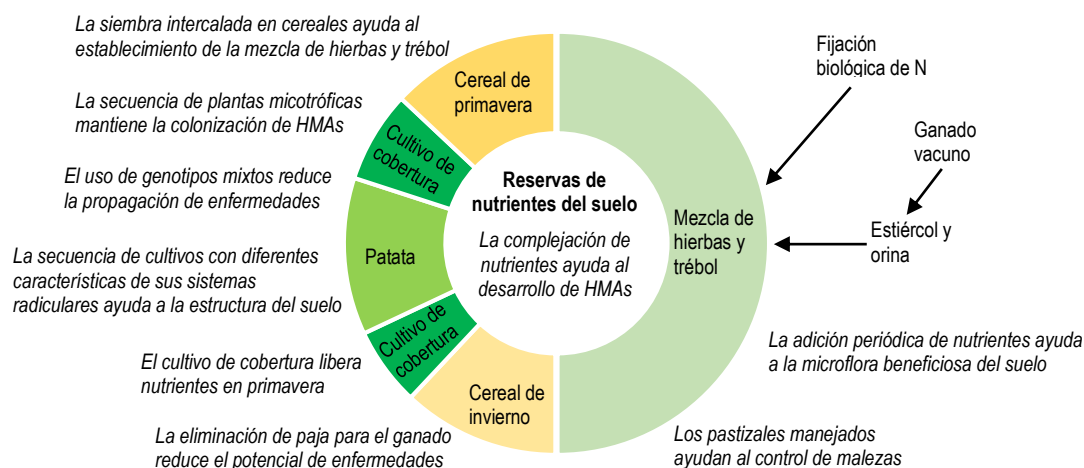


Fig. 1.6.1. Una rotación mixta típica de ganado/cultivo y algunas de sus influencias, incluidas aquellas mediadas por HMAs (Atkinson *et al.* 2002).

Quema de rastrojos y MA

La quema de rastrojos es uno de los principales contribuyentes a la contaminación atmosférica en el mundo, que libera partículas y contaminantes gaseosos con efectos graves sobre la salud humana y el medio ambiente (Sharma *et al.* 2010; Abdurrahman *et al.* 2020). A escala mundial, la quema de rastrojos constituye aproximadamente una cuarta parte de la quema total de biomasa (incluidos los incendios forestales) (Yadav & Devi 2019; Zhang *et al.* 2016).

La quema de rastrojos también afecta la productividad del suelo (Singh *et al.* 2018), lleva a la pérdida de los nutrientes esenciales, es decir, nitrógeno, fósforo y potasio (NPK) (Jain *et al.* 2014). También eleva la temperatura del suelo a aproximadamente 42°C, desplazando o matando los microorganismos importantes en el suelo a una profundidad de aproximadamente 2,5 cm (Jain *et al.* 2014). Esto genera un gasto adicional de recuperar la fertilidad del suelo mediante la aplicación de fertilizante o compost.

La quema de rastrojos tiene efectos negativos sobre las micorrizas arbusculares. Reis *et al.* (1999) estudiaron 14 variedades de caña de azúcar en tres regiones geográficas de Brasil y observaron una mayor riqueza de especies de HMA y abundancia de esporas en los campos de cosecha sin quema, en comparación con la quema antes de la cosecha. Sin embargo, es difícil determinar si estas diferencias se debieron a distintas prácticas de manejo de aprovechamiento

o diferentes historias de uso de la tierra. Por otro lado, Azevedo *et al.* (2014) encontraron que el desarrollo de micorrizas en la caña de azúcar bajo el sistema de manejo sin quema fue mayor en comparación con la quema antes de cosechar.

En una pradera de pastos altos en Kansas (EE. UU.), Gibson y Hetrick (1988) encontraron que *Glomus fasciculatum* era la única especie afectada por la quema, en comparación con los sitios que se queman anualmente y con poca frecuencia. En México, se observaron cambios menores en la riqueza de HMA, la abundancia de esporas y la colonización de raíces después de la conversión de un bosque seco tropical en pastizal por tala y quema (Aguilar-Fernández *et al.* 2009). Por el contrario, O'dea (2007) describió niveles más bajos de colonización de raíces después de la quema en un suelo de pastizal semiárido (Arizona, EE. UU.). Del mismo modo, Korb *et al.* (2004) informaron que la colonización por HMAs en una planta de maíz fue menor en los suelos debajo de las pilas de rastrojos quemados (de un bosque de pinos) que en los suelos apartados.

Las prácticas de no quema contribuyen a la entrada de materia orgánica al suelo después de cada cosecha anual (Galdos *et al.* 2009), mientras que la quema puede afectar el estado de las micorrizas (Eom *et al.* 1999; Klopatek *et al.* 1988). Los incendios afectan negativamente a las comunidades de HMAs en los bosques Chaco Serrano en Argentina (Longo *et al.* 2014) y en Grandes Montañas Khingan en China (Xiang *et al.* 2015) aunque estas comunidades podrían tener cierta recuperación 11 años después de un incendio (Xiang *et al.* 2015).

Nasim (2011) demostró que la quema de rastrojos de trigo en Pakistán influye negativamente en el número de propágulos de HMAs y la viabilidad de los restantes en el suelo hasta la profundidad de 20 cm (Fig. 1.6.2. Esta práctica amenaza a persistencia de HMAs (como *Glomus monosporum*, *Acaulospora bireticulata* y *Sclerocystis pakistanica*), y Nasim (2011) sugiere que debería ser prohibida.

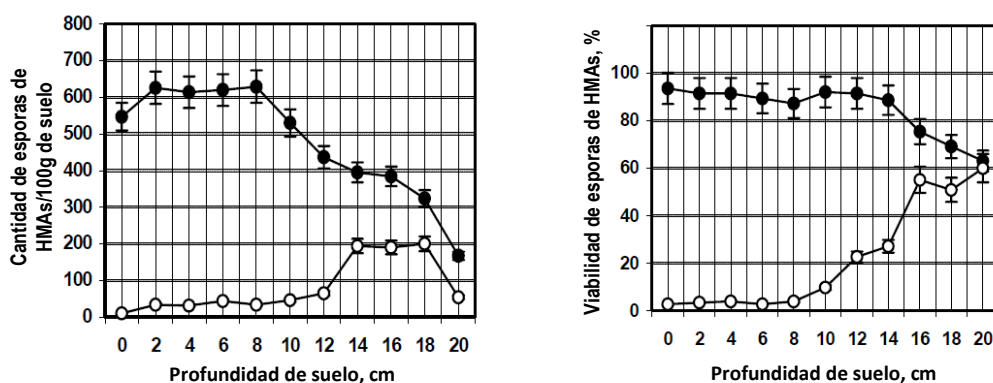


Fig. 1.6.2. Cantidad y porcentaje de viabilidad de esporas de HMAs en 100g de suelo de los campos de trigo (Nasim 2011) con rastrojos quemados (círculos en blanco) y no quemados (círculos en negro).

Los estudios analizados sobre la quema de rastrojos sugieren que esta práctica agrícola debería ser anulada si queremos aumentar la sostenibilidad de los campos y sustituida por otros manejos más beneficiosos con suelo, medioambiente y salud humana. La restitución de las micorrizas arbusculares en los campos afectados por el fuego es muy deseable para promover su sostenibilidad.

Glifosato y MA

El glifosato es el plaguicida más ampliamente aplicado en todo el mundo (Myers *et al.* 2016) que controla y erradica gramíneas y malezas de hoja ancha en cultivos (EFSA 2017). En 2014, los agricultores rociaron suficiente glifosato para aplicar ~ 1,0 kg/ha en cada hectárea de tierra cultivada en EE.UU. y casi 0,53 kg/ha en todas las tierras de cultivo en todo el mundo (Benbrook 2016). El uso excesivo de glifosato ha inducido problemas como la contaminación en diferentes ecosistemas: las aguas superficiales, la disminución de la fertilidad de los suelos, los efectos adversos en la microbiota del suelo y una posible incorporación en las cadenas alimentarias (Singh *et al.* 2020). El largo período de vida media del glifosato y de sus metabolitos en diferentes condiciones ambientales es una preocupación importante actual y del futuro (Singh *et al.* 2020).

El glifosato residual en el suelo y los ecosistemas acuáticos afecta negativamente a la población, la estructura de la comunidad y las actividades de las comunidades bacterianas asociadas a la rizosfera del suelo (Newman *et al.* 2016). Mostró los efectos adversos en la tasa de crecimiento de microorganismos benéficos, lo que resultó en una disminución de la actividad nitrogenasa, menor producción de ácido indol-3-acético y giberelina y menores actividades de solubilización de fosfato y zinc (Madhaiyan *et al.* 2006). El glifosato también obstaculiza el crecimiento de las comunidades rizosféricas beneficiosas al reducir la profusión de pseudomonas fluorescentes, bacterias reductoras de Mn, bacterias productoras de ácido indol acético (Zobiolo *et al.* 2011a).

Druille *et al.* (2013) mostraron que el glifosato obstaculiza el crecimiento radial de las hifas en los HMAs (que colonizan *Lolium multiflorum*) al influir en su capacidad de colonización de raíces, la densidad de propágulos y la viabilidad de esporas. El glifosato también reduce la micorrización de las raíces en *Trifolium repens* inoculado y la biomasa de esporas de HMA en el suelo (Zaller *et al.* 2014).

Helender *et al.* (2018) mostraron que el glifosato afecta negativamente a los HMAs tanto en las plantas de malezas-objetivo (*Elymus repens*) como en las plantas gramíneas forrajeras (*Festuca pratensis*) que eran no objetivo de control con el herbicida. El glifosato tiene un impacto negativo en el crecimiento de los HMAs en el cultivo de trigo de invierno y dificulta la recuperación posterior de la población micorrícica (Wilkes *et al.* 2020).

Savin *et al.* (2009) determinaron que en suelo pasteurizado el glifosato disminuyó el porcentaje de colonización micorrícica en el maíz, aumentó la colonización en el algodón y no afectó significativamente la colonización en la soja. Cuando el suelo no fue pasteurizado, el glifosato no alteró significativamente la colonización por micorrizas en ningún cultivo. Por lo tanto, el potencial del glifosato para alterar la infección por hongos MA en plantas tolerantes al glifosato puede depender de si las comunidades microbianas del suelo se ven comprometidas por otros factores (Savin *et al.* 2009).

En las plantas de pimiento (*Capsicum annuum* L.) las aplicaciones de glifosato (diferentes dosis) redujeron el grado de colonización de las raíces (al 34%) y el porcentaje de formación de arbusculos y la abundancia de vesículas (Ronco *et al.* 2008). Pero la micorrización mejoró diferentes parámetros de vigor de las plantas. Las plantas inoculadas tuvieron mayor biomasa, altura total y área foliar. En las concentraciones más altas de glifosato, las plantas inoculadas con glifosato tenían el doble de biomasa que las plantas no inoculadas. Los contenidos de clorofila y proteína de las hojas fueron más altos en las plantas inoculadas que en las no inoculadas en todas las concentraciones de glifosato probadas. Las plantas inoculadas con HMA aumentaron dos veces y más su área de raíces con o sin glifosato; también aumentaron la cantidad de raíces laterales, la longitud total de raíces y el diámetro. Por lo tanto, la micorrización sería una estrategia favorable para permitir a las plantas hacer frente a los efectos adversos de las aplicaciones de glifosato (Ronco *et al.* 2008).

Uso de fertilizantes y su relación con las micorrizas arbusculares

Los fertilizantes aumentan considerablemente la nutrición disponible para los cultivos, por lo que pueden mejorar los servicios ecosistémicos de los suelos que contribuyen, directa e indirectamente, al 95% de la producción mundial de alimentos (FAO 2019). La debida utilización de los nutrientes también puede favorecer la producción de biomasa y contribuir a aumentar la materia orgánica de los suelos y la salud de estos. Sin embargo, los efectos de los fertilizantes, si no se utilizan correctamente, comprenden la contribución al cambio climático mundial, la degradación del suelo, los recursos hídricos y la calidad del aire y el agotamiento de los nutrientes del suelo, así como posibles daños para la salud humana, animal y de los suelos. En algunos estudios se ha puesto de manifiesto que las alteraciones de los flujos biogeoquímicos de nitrógeno y fósforo debido a su producción para uso agrícola han excedido los márgenes de seguridad para las actividades humanas (FAO 2019).

Se estima que aproximadamente 50% de la producción agrícola actual se debe a la aplicación de fertilizantes (Norton *et al.* 2015) y, sea cual sea la cantidad de fertilizante que se aplique, los cultivos solo absorben aproximadamente 50 % de los fertilizantes aplicados (Liu *et al.* 2010), aunque para su producción se utiliza una gran cantidad de energía y recursos como esquistos y otras fuentes de hidrocarburos. Parihar *et al.* (2019) estiman que la eficiencia de uso de fertilizantes (EUF) para N es 30-50%, para P – 15-20%, para K – 70-80%, para S elemental – 8-10%, para los micronutrientes – 2-5%.

Las reservas minerales naturales de minerales primarios de N, P y K son muy limitadas (Parihar *et al.* 2019) y durarán solo unos pocos cientos de años (Van Vuuren *et al.* 2010). La porción no utilizada del fertilizante aplicado está recibiendo más atención, ya que está asociada con la contaminación ambiental, como la emisión de gases de efecto invernadero, la eutrofización y la contaminación aguas abajo (Parihar *et al.* 2019). Los nutrientes pueden perderse del sistema de diferentes maneras (Parihar *et al.* 2019), posiblemente dependiendo de la movilidad de los nutrientes. Los elementos móviles como el nitrato (NO_3^-) y el sulfato (SO_4^{2-}) se filtran fácilmente (Carmo *et al.* 2017) y dejan de estar disponibles para las raíces de las plantas, mientras que los nutrientes inmóviles, en su mayoría P y Zn, forman quelatos y se precipitan como complejos órgano-minerales (Hesterberg 2010). Sin embargo, estos metales quelados o unidos están disponibles para las plantas a un ritmo muy lento que es insuficiente para reponer sus necesidades. La pérdida de nutrientes también está sujeta a las prácticas de uso del suelo, la variabilidad climática, la composición de las especies de plantas, el tipo de suelo, la estructura del suelo y los organismos del suelo que influyen en el ciclo de los nutrientes además de la movilidad de los nutrientes (van der Heijden 2010).

La pérdida de nutrientes a través del movimiento vertical (lixiviación), así como el movimiento lateral (escorrentía, erosión), en conjunto, hacen una declaración significativa hacia la baja eficiencia en el uso de nutrientes. Aparte de la lixiviación, las pérdidas gaseosas de nitrógeno como el óxido nitroso (N_2O) y el gas dinitrógeno (N_2) también son importantes desde las perspectivas económica y ambiental (Butterbach-Bahl *et al.* 2013) de diferentes ecosistemas. Una concentración atmosférica de N_2O , que es un gas de efecto invernadero 265 veces más potente que el dióxido de carbono (CO_2) (Canadell & Schulze 2014), ha aumentado un 20 % desde 1750 debido a las actividades antropogénicas (Allen *et al.* 2014). Además de la preocupación ambiental, una mayor retención de nutrientes dentro del ecosistema del suelo es igualmente importante para sostener nuestra producción agrícola y satisfacer la demanda de alimentos de la creciente población. Por lo tanto, es un requisito comprender las posibles pérdidas, la naturaleza y el comportamiento de estos nutrientes en el sistema suelo-planta para mejorar la eficiencia de uso de nutrientes y reducir las pérdidas potenciales del agroecosistema (Schlesinger 2009).

El uso de fertilizantes inorgánicos NPK a nivel mundial en 2019 (FAO 2021, *Tab. 15*) fue 107.753.800 t de N, 43.405.100 t de P_2O_5 y 37.391.200 t de K_2O (en total 188.532.100 t con el crecimiento de 39,9% desde el año 2000). La aplicación de los fertilizantes inorgánicos a nivel mundial en 2019 (FAO 2021, *Tab. 16*) fue 69,8 kg/ha de N, 28,0kg/ha de P_2O_5 y 24,2kg/ha de K_2O .

En España en 2019 utilizaron 1.011.300 t de N, 479.800 t de P_2O_5 y 369.100 t de K_2O (en total 1.860.200 t con la reducción de 13,5% desde el año 2000). La aplicación de los fertilizantes inorgánicos en los campos españoles en 2019 (FAO 2021, *Tab. 16*) fue 60,3 kg/ha de N, 28,6kg/ha de P_2O_5 y 22,0kg/ha de K_2O .

El presupuesto medio de nitrógeno en los suelos agrícolas a nivel mundial en 2018 (FAO 2021, *Tab. 53*) se compone de N que entra en el suelo (11,1 kg/ha de N depositado de la atmósfera, 21,9kg/ha de N fijado biológicamente, 17,4kg/ha de N de estiércol aplicado al suelo y 69,3kg/ha de N de los fertilizantes sintéticos) y N removido del suelo con las cosechas (salida de N) – 54,3kg/ha, lo que deja un saldo positivo de N en el suelo de 65,5kg/ha. Este saldo creció en más de 10kg/ha desde el año 2000 (FAO 2021, *Tab. 53*). El exceso de N que queda en el suelo luego por diferentes vías termina en los ríos, lagos, océanos contaminando el medio ambiente y perjudicando así la salud y el bienestar de la población humana. Con un manejo óptimo de N en los suelos agrícolas las entradas de N deberían ser iguales a sus salidas – en esta ecuación las entradas de N a través de los fertilizantes sintéticos a nivel global deberían ser reducidas a tal solo 3,9 kg/ha, y todo el N que entra al suelo debería ser aprovechado a 100%. La aportaciones de las micorrizas podrían tener un papel muy importante en el aumento de la eficacia de uso de N en el suelo, reducción de los aportes de N de fertilizantes sintéticos y en la mejoría del balance de N para mayor sostenibilidad agrícola, medioambiental y económica, teniendo en cuenta los altos precios actuales de los fertilizantes.

La interacción de los microorganismos con las raíces de las plantas altera significativamente la disponibilidad de nutrientes y, como parte integral del ciclo de nutrientes (Rillig 2004), también afecta sus pérdidas. Se informó que HMA es el socio de raíces de plantas más extendido en diferentes hábitats naturales (Smith & Read 2008) ya que regula su disponibilidad de nutrientes (Fellbaum *et al.* 2012) a cambio de carbono vegetal (Parihar *et al.* 2019). HMA forma una extensa red de hifas que puede extenderse hasta 12 cm más allá de la superficie de la raíz (Jakobsen *et al.* 1992). Esta red extendida de hifas explora un gran volumen de suelo (Sanders & Tinker 1973) y adquiere nutrientes inmóviles (Nye & Tinker 1977) más allá de la zona de agotamiento de nutrientes rizosféricos (Rouphael *et al.* 2015). Muchos estudios han informado que la colonización de las raíces de las plantas con HMAs mejora el contenido de nutrientes esenciales de las plantas, como N, P, K, azufre (S), calcio (Ca), magnesio (Mg), cobre (Cu), hierro (Fe), manganeso (Mn) y Zn en las raíces (Faber *et al.* 1990; Marschner & Dell 1994) en condiciones de privación de nutrientes (Azcón *et al.* 2001; Parihar & Rakshit 2016; Tarraf *et al.* 2017). El posible mecanismo detrás de la mayor absorción de nutrientes por HMAs es la disolución y el transporte de nutrientes ligados a las rocas por una gran red de hifas fúngicas (Parihar *et al.* 2019). HMA tiene la capacidad de mineralizar la materia orgánica (Atul-Nayyar *et al.* 2009; Cheng *et al.* 2012) y utiliza estos nutrientes derivados de la mineralización (Jayachandran *et al.* 1992; Koide & Kabir 2000; Hodge & Fitter 2010). Sin embargo, los HMAs pueden utilizar compuestos orgánicos directamente (Whiteside *et al.* 2009, 2012) para reducir la lixiviación de nitrógeno orgánico disuelto (Bender *et al.* 2015). Algunos estudios han concluido que los HMAs reducen la lixiviación de compuestos de P reactivos (Jakobsen *et al.* 1992; Jansa *et al.* 2013) debido a la mayor explotación de un mayor volumen de suelo para facilitar una mejor adquisición de nutrientes o utilización de compuestos de P inorgánicos insolubles (Bolan *et al.* 1987; Bender *et al.* 2015). Sin embargo, las pérdidas totales por lixiviación de P también pueden depender del tipo de suelo, textura, estructura, presencia de materia orgánica, etc. (Parihar *et al.* 2019).

Hay literatura limitada disponible sobre la capacidad de los HMAs para regular las emisiones de N_2O , sin embargo, algunos investigadores confirmaron positivamente el potencial de reducción de N_2O por los HMAs (Bender *et al.* 2014; Lazcano *et al.* 2014), mientras que otros favorecen una mayor absorción de N pero sin efecto en las emisiones de N_2O del suelo. (Cavagnaro *et al.* 2012). Augé (2004) informó que la simbiosis de HMA influye en la emisión de gases de efecto

de invernadero al cambiar la capacidad de retención de agua del suelo y causaría un impacto significativo en diferentes procesos biogeoquímicos del suelo (Cavagnaro *et al.* 2006).

La absorción de nutrientes como P, N, Na, K, Mg, Ca, B, Fe, Mn, Cu y Zn está influenciada por la colonización de micorrizas (Sanders & Tinker 1971; Bago *et al.* 1996; Chu 1999; Cardoso & Kuyper 2006; Meding & Zasoski 2008; Javaid 2009) y será descrita más detalladamente a continuación.

Fósforo fertilizante y MA

El fósforo (P), un macronutriente crucial para las plantas (Bieleski 1973; Raghothama & Karthikeyan 2005) que participa en varias rutas metabólicas, es un componente clave de los ácidos nucleicos, ATP y fosfolípidos (Vance *et al.* 2003; Abel 2017). La deficiencia de fósforo es un factor limitante importante para la producción de cultivos en muchas regiones del mundo (Withers & Jarvie 2008; Vitousek *et al.* 2010; Johnston *et al.* 2014; Liao *et al.* 2020), debido a su baja movilidad y disponibilidad en la mayoría de los suelos (Schachtman *et al.* 1998). Las adaptaciones morfológicas de las raíces, los cambios fisiológicos que incluyen la exudación de compuestos orgánicos y la cooperación microbiana son las principales estrategias utilizadas por las plantas para superar la limitación de P y aumentar la adquisición de P (Lambers *et al.* 2006; Smith & Read 2008).

Con el rápido crecimiento de la demanda mundial de alimentos el aporte de fertilizante químico de P ha aumentado considerablemente (Tilman *et al.* 2011, Nedelciu *et al.* 2020, Tian *et al.* 2021), especialmente en sistemas agrícolas intensivos (Chen & Graedel 2016, Chen *et al.* 2017, 2018, Nesme *et al.* 2018). Las estadísticas muestran que el consumo global de fertilizantes P (P_2O_5) aumentó desde 11,0 millones de toneladas (Mt) en 1961 a 43,3 Mt en 2019 (IFASTAT 2022) y 49,6 Mt en 2021 (Quinn 2021). Sin embargo, la eficiencia en el uso de P (EUP) de los cultivos en todo el mundo disminuyó entre un 18 % y un 20 %, y la EUP de los granos y las partes aéreas fue en promedio del 9,1 % y el 12,4 %, respectivamente (Yuan *et al.* 2018, Umar *et al.* 2020; Yu *et al.* 2021). Por lo tanto, una gran cantidad de aplicación de P en el suelo conduce a una saturación gradual de la capacidad de acumulación y adsorción de P del suelo, lo que aumenta el riesgo de pérdida de P del suelo a los cuerpos de agua (Pizzeghello *et al.* 2011, Xu *et al.* 2020a, Li *et al.* 2021). Usando a China como ejemplo, en 2010, la tierra cultivable china experimentó un excedente de P del suelo estimado en 5,9 Mt, y entre el 0,3 y el 7,2 % de la tierra cultivable tenía un riesgo grave de pérdida por lixiviación de P (Li *et al.* 2015a). Esta información sugiere que los procesos biogeoquímicos de P en el suelo no solo afectan directamente la biodisponibilidad de P en humanos y plantas, sino que también están estrechamente relacionados con los efectos ambientales (Steffen *et al.* 2015, Swaney & Howarth 2019, Bindraban *et al.* 2020).

A escala mundial, estamos extrayendo cinco veces la cantidad de fósforo que los humanos consumen en los alimentos (Tirado & Krishnan 2014). En general, si simplemente relacionamos la ingesta humana con los agroinsumos, alrededor del 90 % del P que ingresa al sistema se pierde en el medio ambiente. Por ejemplo, en la agricultura, solo entre el 15 y el 30 % del fertilizante fosfatado aplicado en las tierras de cultivo es absorbido por los cultivos cosechados anualmente y el resto permanece en el suelo (Tirado & Krishnan 2014). Si la erosión del suelo es un problema, el fósforo perdido termina en los sistemas de agua causando una contaminación generalizada en lagos, ríos y áreas costeras, proliferación de algas y zonas muertas en los océanos (junto con el nitrógeno). Así, irónicamente el fósforo representa tanto un recurso escaso no renovable para los seres vivos como un contaminante para los sistemas vivos (Tirado & Krishnan 2014).

La aplicación de fósforo (P) de fertilizantes sintéticos a menudo se requiere para lograr una alta productividad debido a las fuertes interacciones de P con compuestos del suelo como el hierro y el aluminio (Lynch 2007). Además, una mayor aplicación de fertilizantes sintéticos puede conducir a procesos de mineralización y solubilización mediados por microorganismos menos activos, y aumentar el riesgo potencial de contaminación ambiental (Bai *et al.* 2013). También se pronostica que el pico global esperado en la producción de P ocurrirá alrededor de 2030, cuando se prevé que aumente la demanda de P (Cordell *et al.* 2009). Además, las reservas globales actuales de P pueden agotarse en 50 a 100 años (Cordell *et al.* 2009). Los costos promedio globales de producción en efectivo de roca fosfórica crecieron desde 11 USD/tonelada en 1970 hasta 31 USD/t en 1987, 450 USD/t en 2008, 99 USD/t en 2017 y 177 USD/t en diciembre de 2021 (Khabarov & Obersteiner 2017; The Global Economy 2022; World Bank 2022).

El aumento del 800% en el precio de los fertilizantes de fósforo en 2007–2008 conmocionó a los mercados y condujo a un aumento significativo en los precios de los alimentos (Cordell & White 2011). También desvió la atención hacia el fósforo (P) como un recurso escaso y provocó el surgimiento de un discurso de "pico de suministro de fósforo", centrado en la escasez global de roca fosfórica como fuente de fertilizantes fosfatados (Cordell *et al.* 2009; Ragnarsdottir *et al.* 2011; de Rodder *et al.* 2012). Este "pico de suministro de fósforo" se prevé para los años 2030 (Cordell *et al.* 2009), después tanto la cantidad como la calidad de fosfatos para la agricultura irá disminuyendo mientras que sus precios irán aumentando.

A pesar de la presencia de incertidumbre y la falta de consenso sobre el cronograma de las reservas de fósforo, es muy probable que, a menos que cambiemos intencionalmente la forma en que obtenemos y usamos el fósforo, terminaremos en una situación de "aterrizaje forzoso" (Cordell & White 2011). No solo se ampliará la brecha entre la oferta y la demanda, sino que los costos ambientales y económicos seguirán creciendo. Por ejemplo, incluso si las reservas son mayores de lo que se pensaba anteriormente, la concentración geopolítica de las reservas y el aumento de los costos significa que las naciones importadoras y sus sistemas de producción de alimentos siguen siendo muy vulnerables a las fluctuaciones en la disponibilidad y la volatilidad de los precios. Dichos países deberán garantizar que todos los agricultores tengan acceso a corto y largo plazo a suficiente cantidad de fósforo para producir los cultivos suficientes para alimentar a una población en crecimiento. Es probable que esto requiera un enfoque integrado que incluya (a) diversificar las fuentes de fósforo, invirtiendo en fertilizantes de fósforo renovable y/o una alta tasa de recuperación de todas las fuentes de fósforo de la cadena alimentaria (residuos de cultivos, estiércol, desechos de alimentos, excrementos humanos); y (b) una gran reducción en la demanda de fósforo provocada a través de medidas que van desde aumentar la eficiencia en el uso agrícola hasta reducir las pérdidas en la cadena alimentaria y cambiar las dietas (Fig. 1.6.3). En el escenario sostenible de la Fig. 1.6.3, el suministro de roca de fosfato se desvía antes del año "pico de suministro de P", para (a) tener en cuenta la incertidumbre si el pico real es anterior y (b) debido a los problemas ambientales y geopolíticos sustanciales asociados con un dependencia de una sola fuente (Cordell & White 2011).

Los aumentos recientes en el precio de los fertilizantes (2021-2022) en los tres nutrientes primarios (NPK) han causado una gran preocupación entre los productores de EE.UU. – para la campaña de 2022, los productores están experimentando una sorpresa desagradable por la subida brusca de los precios ("sticker shock") y una escasez de productos (Outlaw *et al.* 2022). Los precios de fosfato diamónico (DAP) subieron desde 306 \$/t en 2019 hasta 745\$/t (+143%) (World Bank 2022); los precios de superfosfato triple subieron desde 295 \$/t en 2019 hasta 687€ en diciembre de 2021 (+133%); los precios de roca fosfórica subieron desde 88 \$/t hasta 177 \$/t en diciembre de 2022 (+101%) (World Bank 2022).

El mercado global de la roca de fosfato está valorado en 6850,4 millones USD en 2019 (360 Market Updates 2021), el tamaño del mercado alcanzará los USD 7350,4 millones para fines de 2026, con un crecimiento de 1,0% de la tasa de crecimiento anual compuesto (TCAC; [CAGR en inglés]) durante 2021-2026.

La escasez de P (tanto por cantidad como por precios altos, especialmente en países pobres) puede presentar amenazas para la seguridad alimentaria a nivel regional y mundial (Bonilla-Cedrez *et al.* 2021; Cordell 2010; Schröder *et al.* 2010). Por lo tanto, se requiere gestionar la disponibilidad de P del suelo para mantener la producción de cultivos agrícolas (Mishima *et al.* 2003). El manejo de las micorrizas arbusculares para manejar mejor el P presente y aportado al suelo podría contribuir a mayor sostenibilidad de los sistemas agrícolas y alimentarios (Fig. 1.6.3).

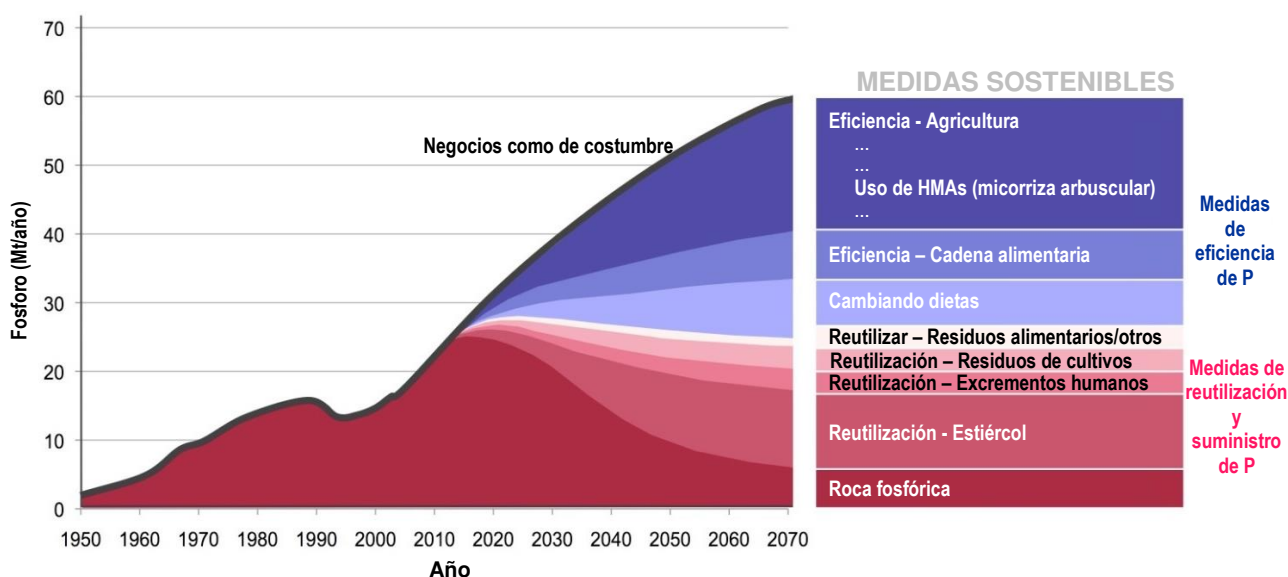


Fig. 1.6.4. Un escenario preferido para satisfacer la demanda mundial de fósforo a largo plazo: medidas integradas de gestión de la demanda (eficiencia) (azul) y medidas del lado de la oferta (reutilización) (rojo) (modificado de Cordell & White 2011; fuente: redibujado de Stewart *et al.* 2005).

Según un estudio de Johnson *et al.* (1991), hubo un vínculo entre la disminución del rendimiento bajo el cultivo continuo de soja y el cambio en las comunidades de HMAs. El cultivo continuo selecciona las especies de HMAs de más rápido crecimiento y esporulación, lo que disminuye el rendimiento del cultivo con el tiempo. Esta abundancia de especies de HMAs perjudiciales conduce a una disminución de las especies de HMA beneficiosas (Johnson *et al.* 1991).

Además, la introducción de cultivos de cobertura de micorrizas durante la temporada de invierno puede ser necesaria para mantener y aumentar el inóculo o la diversidad de HMA autóctonos en el suelo y las raíces para cultivos posteriores (Higo *et al.* 2010, 2015a, 2016). Por lo tanto, la introducción de cultivos de cobertura en ecosistemas agrícolas templados, como el trigo, la cebada, la colza o cultivos de leguminosas, como la veza peluda, el trébol rojo y el trébol blanco, reduce el barbecho estacional y, por lo tanto, brinda muchos beneficios para los cultivos posteriores y la fertilidad del suelo (Karasawa & Takahashi 2015). Además, una diversidad y composición de especies de HMAs puede maximizar los beneficios de los HMAs (Maherali & Klironomos 2007; Powell *et al.* 2009). A su vez, la diversidad de comunidades de HMAs puede contribuir a la nutrición de las plantas (van der Heijden *et al.* 1998; Verbruggen *et al.* 2013). Además, se ha sugerido que el aumento de la diversidad de los HMAs en los agroecosistemas tiene la capacidad de impulsar el crecimiento de los cultivos, la absorción de nutrientes y la sostenibilidad puede generalizarse (Hart & Forsythe 2012). La diversidad de las comunidades de HMAs puede verse influenciada por prácticas de manejo agrícola como el tipo de uso de la tierra (Zhao *et al.* 2017), rotación de cultivos (Higo *et al.* 2013, 2015a), labranza (Alguacil *et al.* 2008), fertilización (Xiang *et al.* 2016) y aplicación de P (Kahiluoto *et al.* 2009, 2012; Wang *et al.* 2017). Estudios recientes han demostrado que la diversidad de las comunidades de HMAs en los suelos no se vio afectada (Jansa *et al.* 2014; Islas *et al.* 2016) o se redujo la aplicación de P (Lin *et al.* 2012; Camenzind *et al.* 2014). Además, la aplicación de P puede disminuir (Alguacil *et al.* 2010; Liu *et al.* 2012; Gosling *et al.* 2013) o no afectar (Beauregard *et al.* 2013; Liu *et al.* 2016) la diversidad de HMAs en raíces.

Nitrógeno fertilizante y MA

Los fertilizantes minerales como el nitrógeno (N) son en la actualidad la principal fuente de nutrientes aplicada a los suelos (Verzeaux *et al.* 2017), aunque el aporte de estiércol animal sigue siendo importante en las zonas donde hay ganado en las inmediaciones. Después de la Revolución Verde en la década de 1960, los fertilizantes nitrogenados sintetizados por el proceso Haber-Bosch se han utilizado ampliamente para aumentar el rendimiento de los cultivos, lo que permitió la producción de alimentos para casi la mitad de la población mundial (Erisman *et al.* 2008). A pesar de un aumento de casi diez veces en la aplicación de fertilizantes minerales nitrogenados, el aumento general en el rendimiento ha sido menos de tres veces (Tilman *et al.* 2002). Esto indica que la eficiencia en el uso de N (EUN), definida como el rendimiento obtenido por unidad de N disponible suministrado por el suelo y por fertilizante de N aplicado, ha disminuido considerablemente en los últimos 50 años. La EUN se compone de la eficiencia de absorción, es decir, la capacidad de las plantas para absorber N del suelo y la eficiencia de utilización, es decir, la capacidad de las plantas para utilizar N para producir biomasa, en particular granos (Verzeaux *et al.* 2017). Por lo tanto, se ha vuelto crucial que la EUN se mejore en todo el mundo, tanto para los beneficios ambientales como económicos (Fowler *et al.* 2015). Una de las principales razones de la disminución de la EUN ha sido que la mayoría de los cultivos modernos se desarrollaron en presencia de las condiciones de fertilización mineral no limitantes, en particular N. Por lo tanto, las oportunidades para seleccionar genotipos productivos a niveles bajos de la fertilización mineral u orgánica se han perdido. Esto incluye la capacidad de los genotipos para desarrollar asociaciones no simbióticas con las bacterias fijadoras de N₂ y simbióticas con HMAs (Han *et al.* 2015). Será necesario mejorar la EUN en países que no se benefician del uso intensivo de fertilizantes nitrogenados, mediante la selección de genotipos productivos que puedan crecer en condiciones de bajo contenido de N, especialmente en las regiones tropicales. Además de las estrategias de mejoramiento para mejorar la EUN de los cultivos, se necesitan los cambios en la política gubernamental, incluida una disminución en el uso de fertilizantes nitrogenados, para reducir el efecto de los aportes de N en la salud humana, el clima y los ecosistemas (Fowler *et al.* 2015).

Más del 50 % del N aplicado al suelo no es utilizado por la planta de cultivo y puede ser absorbido por el microbioma del suelo (Liu *et al.* 2016). En los sistemas de producción agrícola intensivos, que se utilizan actualmente en todo el mundo, es probable que esta absorción desplace la acumulación de N hacia la biomasa bacteriana. El N también se pierde por volatilización (Pan *et al.* 2016) o por lixiviación (Raun & Johnson 1999). En algunos agroecosistemas, la volatilización del N puede llegar al 50 % (Roodhe *et al.* 2006). La pérdida de N, principalmente en forma de nitrato NO₃⁻ (Cameron *et al.* 2013), que puede escurrirse hacia las aguas superficiales o fluir hacia las aguas subterráneas, puede tener un impacto perjudicial en los organismos vivos, especialmente en los animales y los seres humanos (Habermeyer *et al.* 2015). Además, el NO₃⁻ puede tener un efecto importante en el medio ambiente al provocar la eutrofización de los ecosistemas marinos y de agua dulce (Withers *et al.* 2014) y a través de la emisión de gases nitrogenados como el N₂O en suelos agrícolas muy fertilizados con nitrógeno, lo que tiene un potente efecto invernadero (Cameron *et al.* 2013; Davidson *et al.* 2014).

Será necesario aumentar la producción agrícola en 1,7 veces hacia 2050, si queremos alimentar a la creciente población mundial (Etingoff 2014). El impacto perjudicial del uso excesivo de fertilizantes nitrogenados en el medio

ambiente se puede minimizar si se acompaña de prácticas agrícolas sostenibles, como la racionalización del uso de fertilizantes (Hirel *et al.* 2011). Además, el uso de la rotación de cultivos, el establecimiento de una cubierta vegetal y el entierro de los residuos de cultivos serán valiosos, preferiblemente con las plantas que fijen dinitrógeno (N_2) y utilicen las asociaciones simbióticas con HMAs (Hirel *et al.* 2011). Paradójicamente, la fijación de N_2 , que se lleva a cabo principalmente por la asociación simbiótica entre las leguminosas y bacterias Rhizobiales (Peix *et al.* 2015), es una de las fuentes más importantes de N reducido en los sistemas agrícolas (Liu *et al.* 2011). Esta es también la razón por la cual se están realizando investigaciones intensivas para expandir la fijación simbiótica de N_2 a una mayor diversidad de plantas de cultivo (Mus *et al.* 2016). Un número creciente de estudios ha demostrado que la labranza de conservación que utiliza sistemas de cultivo de plantas permanentes y sin labranza también mejora significativamente el potencial de colonización de plantas por HMAs en comparación con la labranza convencional (Verzeaux *et al.* 2016). También se ha sugerido la ocurrencia de simbiosis tripartitas aún más eficientes entre leguminosas, Rhizobiales y HMAs (de Varennes & Goss 2007). Por lo tanto, el uso de las leguminosas como los cultivos de cobertura y el desarrollo de la agricultura sin labranza o ambos, también podrían ser atractivos para aumentar la EUN a través de la acción beneficiosa de los HMAs en la eficiencia de absorción de N, con respecto tanto a la disponibilidad de N del suelo como a la transferencia de N del suelo a la planta hospedadora. El desarrollo de tales prácticas agrícolas sostenibles implica que se necesitan más estudios para una mejor comprensión de los mecanismos biológicos involucrados en el establecimiento y funcionamiento de simbiosis más eficientes con Rhizobiales y HMAs, ya que comparten una vía de señalización inicial común cuando desarrollan una asociación simbiótica con una planta (Oldroyd 2013).

La capacidad de HMAs para aumentar la absorción de nutrientes a través de la red de hifas ofrece una estrategia interesante para limitar el uso bastante ineficiente de N aplicado por los cultivos (Verzeaux *et al.* 2017). Los HMAs podrían desempeñar un papel útil en el reciclaje del N del suelo al variar la disponibilidad del N mineral del suelo, a través de cambios en la composición de la comunidad microbiana de la rizosfera al modificar el desarrollo de bacterias de vida libre o simbióticas desnitrificantes, nitrificantes y diazotróficas. Esto podría deberse a los cambios en los recursos y condiciones abióticas, así como a la generación de interacciones alelopáticas mediadas por los HMAs (Veresoglou *et al.* 2011). Sin embargo, los efectos potenciales de los HMAs en la comunidad bacteriana de la micorrizosfera es un proceso muy complejo y se requiere más investigación para evaluar la importancia de estos efectos en el reciclaje del N del suelo y si tienen un impacto significativo en la nutrición del N de las plantas (Verzeaux *et al.* 2017).

En algunas investigaciones recientes realizadas en condiciones semicontroladas en un suelo rico en N mineral y cuando el CO_2 atmosférico se incrementó dos veces, se informó un impacto positivo en la absorción de N del trigo, la acumulación de N y la EUN en presencia de HMA (Zhu *et al.* 2016). Estos hallazgos importantes destacan el papel que los HMAs podrían desempeñar para mejorar la absorción de NO_3^- en respuesta al aumento actual de CO_2 en la atmósfera (Terrer *et al.* 2016).

El material orgánico residual presente en el suelo también pudo aumentar el crecimiento de hifas, independientemente de la planta hospedadora, lo que probablemente explica por qué, en la ausencia de labranza y de fertilización con N, mejoró el desarrollo de HMA (Verzeaux *et al.* 2016), así como la densidad de esporas fúngicas (Verzeaux *et al.* 2017a). Además, la absorción de N y la producción de biomasa aérea por parte de las plantas no variaron significativamente entre las parcelas labradas, fertilizadas con N mineral a la tasa recomendada y las parcelas sin labranza que no habían sido fertilizadas con N mineral (Verzeaux *et al.* 2017). La agricultura sin labranza es, por lo tanto, un sistema agrícola sostenible que puede permitir una reducción gradual en el uso de fertilizantes nitrogenados al promover la utilización de nutrientes orgánicos y mejorar el crecimiento de HMAs, mientras que al mismo tiempo aumentar la EUN (Verzeaux *et al.* 2016; Adesemoye *et al.* 2008). Por lo tanto, existe un gran potencial para desarrollar el uso de MAs en la agricultura sostenible y la necesidad de seguir desarrollando tecnologías apropiadas adaptadas a la agricultura de conservación para muchos cultivos y en diversos entornos y condiciones climáticas templadas y tropicales (Rillig *et al.* 2016).

El efecto beneficioso de la inoculación con HMAs en la absorción de N se destacó recientemente en un metanálisis de más de 300 experimentos de campo. Los datos mostraron que la inoculación en el campo podría ser rentable para aplicaciones agronómicas a gran escala (Pellegrino *et al.* 2015), mientras que en otro estudio reciente se demostró que se debe tener en cuenta la diversidad genética y funcional de los HMAs (Mensah *et al.* 2015). Los aislados fúngicos de rendimiento alto, medio y bajo se diferenciaron en términos de producción de biomasa y nutrición tanto de N como de P, lo que indica que la adaptabilidad del hongo a la planta hospedadora juega un papel importante en el rendimiento simbiótico de ambos socios. De manera similar al transporte de P (Jeong *et al.* 2015), será importante establecer si la variabilidad genética de las plantas y las interacciones genotípicas de los HMAs son determinantes importantes para los sistemas de absorción de N orgánico y mineral tanto en los hongos como en las plantas hospedadoras (Verzeaux *et al.* 2017).

Potasio fertilizante y MA

El potasio (K) es uno de los principales nutrientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de las plantas y otros organismos. Este catión (K^+) participa en diferentes procesos importantes, como la activación enzimática, la síntesis de proteínas, la polarización de la membrana plasmática, la fotosíntesis, el crecimiento, la modulación de la apertura estomática, la adaptación a los cambios ambientales y la calidad de los productos (Broadley & White 2005; Wang & Wu 2013; Anschütz *et al.* 2014; Shabala & Pottosin 2014). En las plantas, representa de 2 a 10 % de la biomasa seca, y aproximadamente 100 a 200 mM es su concentración citoplasmática óptima para la actividad enzimática (Leigh & Wyn Jones 1984). El suministro inadecuado de K conduce a un aumento en la susceptibilidad de las plantas a enfermedades y plagas (Troufflard *et al.* 2010). El manejo imprudente y la extracción continua de K del suelo a través de la retirada de las cosechas conducen a agravar la deficiencia de K en los sistemas agrícolas intensivos. La reserva total de K del suelo es bastante suficiente, aunque no se refleja proporcionalmente al K disponible. La distribución de diferentes reservas de K (soluble en agua, intercambiable y no intercambiable) difiere de un suelo a otro debido a las composiciones minerales del suelo. Las diversas reservas de K en el suelo existen en equilibrio dinámico. La porción de K disponible para la planta en el suelo es típicamente baja en comparación con el requerimiento de la planta, y más del 90% del K total existe en el suelo como minerales insolubles, particularmente minerales de silicato. El agotamiento del K disponible (en solución y K intercambiable) en el suelo debido a la absorción de la planta y la actividad microbiana conduce a la liberación de K del depósito no intercambiable al intercambiable (Sparks 1987). La reserva de K (en solución e intercambiable) disponible debe recargarse continuamente para mantener el suministro de K para un crecimiento óptimo del cultivo. La cantidad óptima de K disponible para las plantas en el suelo se puede mantener ya sea mediante la utilización de K de reserva (K mineral y no intercambiable) o mediante el suministro externo de fertilizantes K (Wang *et al.* 2000).

El mantenimiento adecuado de una concentración elevada de K^+ en las células vegetales es vital para el buen funcionamiento de dichos procesos fisiológicos y metabólicos (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016). Este catión es también el tercer componente crítico de la mayoría de los fertilizantes para cultivos (después del nitrógeno (N) y el fósforo (P); Benito & González-Guerrero 2014; Benito *et al.* 2014; Shin & Adams 2014). Los iones K^+ son más abundantes en el suelo y su disponibilidad es baja debido a su fuerte adsorción de minerales. Según el tipo de suelo, la concentración de K^+ en la solución del suelo es de ~0,1 a 1 mM (Asher & Ozanne 1967). Esta baja disponibilidad combinada con la demanda constitutiva de las plantas conduce a la formación de áreas agotadas alrededor de las raíces (Drew & Nye 1969). En consecuencia, las plantas deben utilizar estrategias eficientes para mejorar su adquisición de K^+ del suelo (Nieves-Cordones *et al.* 2014; Zörb *et al.* 2014), como la captación de sistemas de transporte de alta afinidad o el establecimiento de asociaciones planta-microorganismo.

La deficiencia de potasio ocurre en áreas significativas de suelos agrícolas en el mundo, particularmente en suelos tropicales altamente meteorizados distribuidos en el Sudeste Asiático, África y América Latina (Leonardos *et al.* 1987). Además, la eficiencia de uso de K del fertilizante K soluble es muy baja en suelos de textura ligera del ambiente tropical. La baja capacidad de intercambio catiónico (CIC) del suelo en condiciones tropicales muy meteorizadas con fuertes lluvias da como resultado la lixiviación de K más abajo de la zona de raíces inmediatamente después de la aplicación de fertilizante potásico (Leonardos *et al.* 2000; Basak 2019). El precio de los fertilizantes de K comerciales se multiplicó en todo el mundo en los últimos años: el precio de la potasa es mayor a 470 \$US/t desde 2011 (Basak *et al.* 2022) y llegó a 807 \$US/t en enero de 2022 (Quinn 2022). La situación es peor en muchos continentes (Sudeste de Asia, África y América Latina) debido a la falta de yacimientos de mineral de potasio adecuados para la fabricación de fertilizantes de potasio convencionales, como muriato de potasio y sulfato de potasio, y esos países son totalmente dependiente de la importación de países extranjeros (Basak *et al.* 2018). Además, en ciertas condiciones, como las prácticas de agricultura orgánica y ecológica, el uso de fertilizantes químicos K está completamente prohibido (Codex Alimentarius Commission 2007). Se necesitan enfoques novedosos para hacer que el K esté disponible a partir de minerales nativos del suelo para sostener el crecimiento y la nutrición de las plantas con un consumo mínimo de costosos fertilizantes de potasio. En esas condiciones, se ha sentido durante mucho tiempo la necesidad de una alternativa adecuada de fertilizante químico K para minimizar la dependencia de los costosos fertilizantes K (Basak *et al.* 2022).

Existen muchos estudios que demuestran una mejora en la nutrición de K^+ en las plantas a través de la simbiosis MA (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016). Clark *et al.* (1999) observaron que la adquisición de K^+ en comparación con la de calcio y magnesio mejoraba especialmente en el pasto varilla (*Panicum virgatum*) micorrizado cultivado en suelo ácido. Se ha observado enriquecimiento de K^+ de plantas micorrizadas con el aislado *Glomus* Br1 en las estelas de raíces de *Zea mays* (Kaldorf *et al.* 1999). Además, cuando se aplicaron inóculos de dos especies de HMAs, *Glomus mosseae* y *G. intraradices*, en el suelo en función del peso, se registró un aumento en la absorción de K^+ por parte de un cultivo de maíz (Wu *et al.* 2005). Miransari *et al.* (2009a, 2009b) investigaron los efectos de diferentes especies de hongos

micorrícicos, incluidos *Glomus etunicatum* y *G. mosseae*, sobre la absorción de nutrientes en maíz y trigo en suelo compactado. Indicaron que los hongos micorrícicos pudieron aliviar los efectos desfavorables de la compactación en el crecimiento del maíz y el trigo al mejorar la absorción de varios nutrientes, como K, Mg y Ca. Cimen *et al.* (2010) mostraron que el HMA *Glomus intraradices* aumenta las concentraciones de P, K, Mg, Fe, Mn, Zn y Cu en las hojas de tomate (*Lycopersicon esculentum* L.).

En las raíces de *Lotus japonicus* se identificó un transportador de potasio (TM0445.37) que estaba 44 veces regulado al alza con la micorrización por *Gigaspora margarita* (Guether *et al.* 2009), lo que sugeriría su papel putativo en la asociación micorrícica (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016). Estrada *et al.* (2013) informaron que un canal SKOR, que participa en la liberación de K⁺ en el xilema (Munns 2005), en *Zea mays* estaba regulado al alza por la colonización de MA en respuesta a la salinidad. La regulación selectiva por HMAs de la absorción y acumulación de iones en plantas con efectos posteriores en la relación K⁺/Na⁺ se correlaciona con la expresión de genes de transportadores de plantas (Estrada *et al.* 2013). Se requieren análisis futuros para dilucidar las bases moleculares de la adquisición de potasio (K⁺) a través de la interfaz planta-hongo (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016).

Se encontró que la colonización MA mejoraba la adquisición de potasio (K⁺) en las plantas, mientras que el contenido de sodio (Na⁺) se mantuvo en un nivel bajo cuando se aplicaron condiciones de estrés salino a *Glycine max* (Sharifi *et al.* 2007), *Vicia faba* (Rabie & Almadini 2005), *Ocimum basilicum* (Zuccarini & Okurowska 2008), *Zea mays* (Estrada *et al.* 2013), *Acacia nilotica* (Giri *et al.* 2007) y *Olea europaea* (Porrás-Soriano *et al.* 2009). Los datos indicaron que la simbiosis MA mejora la tolerancia a la sal de la planta hospedadora al cambiar el equilibrio K⁺/Na⁺. Este hallazgo fue corroborado por la detección de altas concentraciones internas de potasio (K⁺) en muchos HMAs recolectados en sitios salinos naturales (Hammer *et al.* 2011). Sin embargo, se conoce muy poca información sobre los mecanismos fisiológicos y moleculares que mejoran esta adaptación (García & Zimmermann 2014). Recientemente, Estrada *et al.* (2013) informaron sobre los niveles de expresión diferenciales durante la colonización MA para tres sistemas de transporte de potasio (K⁺) de *Zea mays* que supuestamente están involucrados en la homeostasis de Na⁺/K⁺ (ZmSOS1), carga/descarga del floema (ZmAKT2) y liberación del xilema (ZmSKOR). Estos resultados allanan el camino para la elucidación de las proteínas vegetales involucradas en el transporte de potasio (K⁺) que surgen a través de hongos micorrícicos, especialmente durante condiciones de estrés salino (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016).

La simbiosis MA alivia los efectos adversos de la salinidad al aumentar significativamente el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes, incluidos los de P, K, Mg y Zn, y al disminuir la absorción de Na⁺ y Cl⁻ (Miransari 2013). La alta absorción de K a través de la simbiosis micorrícica en condiciones de salinidad es un parámetro importante que alivia los efectos desfavorables de la salinidad al ajustar la adquisición de Na⁺ y Cl⁻ por parte de la planta hospedadora. Los investigadores también han indicado que las asociaciones de micorrizas aumentan el crecimiento de las plantas en condiciones de salinidad al mejorar la adquisición de P, K, Fe, Cu y Zn (Al-Karaki *et al.* 2001; Al-Karaki 2006). Mardukhi *et al.* (2011) determinaron que, en condiciones de invernadero, la inoculación simple o simultánea de los HMAs en trigo aumentó significativamente la absorción de varios nutrientes por parte de la planta hospedadora, incluidos Ca, N, K, P, Mg, Zn, Cu, Mn y Fe. Además, se demostró que las concentraciones más altas de K⁺ y Ca²⁺ resultan de la inoculación de micorrizas bajo estrés por salinidad (Mardukhi *et al.* 2011).

Las proporciones de Ca²⁺ a Mg²⁺, Ca²⁺ a Na⁺ y K⁺ a Na⁺ también se modifican por el tratamiento fúngico bajo salinidad. Se demostró que las concentraciones de micronutrientes de Mn²⁺, Zn²⁺, Cu y Fe aumentaron en los tejidos vegetales por los hongos en relación con el tratamiento de control (Dominguez-Nuñez *et al.* 2016). En consecuencia, los hongos micorrícicos alivian el estrés por salinidad al aumentar la integridad de las membranas celulares (disminuyendo la fuga de electrolitos) y aumentando la absorción de nutrientes en condiciones de salinidad (Evelin *et al.* 2012). Estos nutrientes son capaces de ajustar el comportamiento hídrico de las plantas modificando el potencial hídrico celular y la entrada de nutrientes a la célula a través de la membrana celular (Marschner 2012; Miransari 2011).

Además, el impacto de las simbiosis MA sobre la resistencia al estrés por sequía en diferentes plantas ha sido bien estudiado (Smith & Read 2008; Al-Karaki 1998; Porcel & Ruiz-Lozano 2004). Se ha observado que la mejora de la tolerancia al estrés hídrico va acompañada de una elevación de las concentraciones de potasio (K⁺), por ejemplo, en el mandarino (Wu & Xia 2006), lo que implica un papel de la simbiosis MA a través de la adquisición de potasio (K⁺) que se requiere para ajuste osmótico. El-Mesbahi *et al.* (2012) encontraron que la conductividad hidráulica de *Zea mays* colonizada por HMA y cultivada en estrés hídrico aumentó a través del suministro de potasio (K⁺) en el medio externo. Además, se encontró que el nivel de expresión de la acuaporina vegetal ZmPIP2 está modulado por el suministro de potasio (K⁺) bajo estrés hídrico, lo que sugiere un estrecho vínculo entre la adaptación de las plantas MA al estrés por sequía y la disponibilidad de recursos de potasio (K⁺).

La influencia del potasio (K⁺) en la acumulación de ¹³⁴Cs también ha sido reportada en simbiosis MA para *Medicago truncatula* colonizada por *Rhizophagus irregularis*. La acumulación del cesio radioactivo en las plantas parece

estar inversamente correlacionada con el contenido de potasio (K^+) en el medio externo (Gyuricza *et al.* 2010a). En base a estos resultados, la simbiosis MA, asociada con una alta concentración de potasio (K^+) en el medio externo, es importante para evitar la acumulación de ^{134}Cs en plantas que crecen bajo suelo contaminado. Curiosamente, la P externa provoca los mismos efectos que el potasio (K^+) en la adquisición de ^{134}Cs bajo la colonización MA de *M. truncatula* (Gyuricza *et al.* 2010b), lo que refuerza la noción de una estrecha relación entre P y K^+ a través de la síntesis, el almacenamiento y el transporte de polifosfatos (García & Zimmermann 2014).

La aplicación de fertilizantes químicos en combinación con HMA *Glomus intraradices* y bacterias movilizadoras de potasio (BMKs) (*Frateuria aurantia*) en el cultivo de tabaco aumentó sustancialmente la disponibilidad de P y K en el suelo, mejoró los parámetros de calidad de la hoja y mejoró el crecimiento y el vigor de las plantas (Subhashini 2016), lo que sugiere el uso potencial de HMAs y BMKs como biofertilizantes en la producción sostenible de cultivos agrícolas.

Azufre fertilizante y MA

El azufre (S) es un nutriente esencial vital para el crecimiento y desarrollo de las plantas, particularmente para la formación de aminoácidos y proteínas. En la producción agrícola actual, algunos científicos, productores e industrias clasifican a S como el cuarto nutriente vegetal más aplicado después de N, P y K (Messick *et al.* 2005; TSI 2018). Zhao *et al.* (2001) revelaron que S no solo ha mejorado el valor nutricional de los cultivos de cereales, sino también el rendimiento de los cultivos. La deficiencia de S puede conducir a una reducción sustancial del rendimiento de hasta un 50% en los cereales (Zhao *et al.* 2001).

En un informe de 2020 de la USEPA (USEPA 2020), la deposición de azufre disminuyó en un 77% desde el período 2000-2002 hasta 2017-2019. Esto se corrobora a menor escala mediante una evaluación de datos a largo plazo de drenaje de suelo y ríos en dos cuencas hidrográficas de Illinois. David *et al.* (2016) vieron saldos negativos de azufre de 11,5 a 20,5 libras de azufre por acre por año como resultado de que la exportación de azufre de los cultivos cosechados fue mayor que la entrada de azufre. Se espera que el nivel de aplicación de S aumente a medida que los suelos se vuelvan cada vez más deficientes en S debido a la baja emisión de S industrial, la alta remoción de cultivos y la inmovilización (Sutar *et al.* 2017). Se espera que la demanda de S y otros nutrientes para los cultivos aumente aún más con el aumento proyectado de la demanda mundial de alimentos (Tilman *et al.* 2011).

Si bien las reducciones en la deposición de azufre atmosférico están bien documentadas, no siempre se discuten los cambios en el estado del azufre de los suelos; sin embargo, las pruebas de suelo indican que los valores de azufre del suelo están disminuyendo. En un informe basado en datos de laboratorios de análisis de suelos de EE.UU., las muestras que se analizaron por debajo de 3 ppm aumentaron en ~7,5%, mientras que las muestras que analizaron por encima de 3 ppm disminuyeron en una cantidad equivalente entre 2001 y 2015 (IPNI 2015). Con estas tendencias observadas, una pregunta a considerar es ¿con qué eficiencia utilizan los sistemas de cultivo el azufre? Un análisis reciente de la eficiencia en el uso de azufre (EUA) estimó que la EUA mundial del azufre aplicado en fertilizantes es del 18% (Aula *et al.* 2019).

El estudio de Aula *et al.* (2019) indica que la eficiencia del uso de azufre (EUA) para cultivos de cereales se estimó en 18%. Este baja EUA puede atribuirse a la lixiviación de S del perfil del suelo, la inmovilización, la retención de residuos y la adsorción. Dado que es probable que se apliquen mayores cantidades de fertilizante S en el futuro para satisfacer la creciente demanda de alimentos, la EUA podría disminuir por debajo del 18%.

Los efectos combinados del sulfato de zinc ($ZnSO_4$) y el HMA sobre la acumulación de biomasa y la producción de maíz fueron investigados por Sajedi *et al.* (2010). Las plantas fueron tratadas con tres niveles diferentes de $ZnSO_4$ (0, 25 y 45 kg ha⁻¹). Los resultados mostraron que el crecimiento del maíz no se ve afectado significativamente por HMA en condiciones de riego abundante. Sin embargo, la aplicación de HMA en combinación con $ZnSO_4$ mejoró significativamente la biomasa del maíz y el rendimiento en condiciones de déficit hídrico. Los autores llegaron a la conclusión de que la aplicación combinada de $ZnSO_4$ (45 kg ha⁻¹) y HMA podría utilizarse como un método eficaz para mejorar el crecimiento y la productividad del cultivo de maíz.

Calcio fertilizante y MA

El calcio (Ca) es un importante macronutriente necesario para el crecimiento y desarrollo de las plantas y representa del 0,1 al 5 % de toda la biomasa seca de las plantas (Marschner 1995; White & Broadley 2003). El papel de señalización del calcio en las células vegetales responde a una amplia gama de señales ambientales y, entre los nutrientes inorgánicos, el Ca puede ser el más involucrado en las comunicaciones moleculares y en la transmisión de señales metabólicas en las células eucariotas (Thor 2019). Además de actuar como mensajero secundario, se ha demostrado que el Ca interviene como mediador químico en varios procesos biológicos, como la división celular, la elongación celular, la fotomorfogénesis y las respuestas al estrés biótico y abiótico (Hepler 2005; Reddy *et al.* 2011).

La participación del Ca^{2+} en el desencadenamiento del proceso simbiótico entre planta y hongo es análoga a lo que se demuestra en la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa. Los componentes de la vía de señalización mediada por Ca^{2+} son compartidos por las dos simbiosis (Riely *et al.* 2006). En la vía de transducción de señales de las micorrizas, se ha especulado durante mucho tiempo sobre la participación del Ca^{2+} , en base a las similitudes observadas con la fijación simbiótica de nitrógeno (Oldroyd *et al.* 2005).

La percepción de los factores de la nodulación difusible (Nod) y de los factores micorrícicos (Myc) liberados por los simbiontes rizobianos y micorrícicos arbusculares, respectivamente, inducen oscilaciones de calcio en y alrededor del núcleo del pelo radical, las células epidérmicas y corticales de las plantas hospedadoras (Ehrhardt *et al.* 1996; Miwa *et al.* 2006; Capoen *et al.* 2011; Sieberer *et al.* 2012; Genre *et al.* 2013; Granqvist *et al.* 2015; Sun *et al.* 2015). Los mutantes de leguminosas con las deficiencias en la generación de estas oscilaciones de calcio son defectuosos tanto para la simbiosis raíz-nódulo como para la MA, lo que demuestra que las oscilaciones nucleares de calcio activan los programas endosimbióticos en respuesta a las señales microbianas (Parniske, 2008; Charpentier & Oldroyd, 2013).

El rendimiento puede verse limitado por una deficiencia de Ca^{2+} intercambiable en el suelo, lo que también puede provocar un aborto embrionario temprano en el cacahuete (Yang *et al.* 2017; Jain *et al.* 2011). Cui *et al.* (2019) demostraron que la simbiosis MA aumentó el contenido de Ca^{2+} de las plántulas de cacahuete y el desarrollo de la simbiosis MA. En este estudio, investigaron una combinación de cambios transcripcionales, hormonas y análisis metabolómicos en raíces de plántulas de cacahuete inoculadas mediante la aplicación de HMA y Ca^{2+} , y compararon los cambios observados con los de plantas MAs o plantas tratadas con Ca^{2+} . Observaron que los cambios en los metabolitos secundarios en las raíces de las plantas MAs y las plantas tratadas con Ca^{2+} coinciden con la regulación transcripcional de las vías de biosíntesis relacionadas. Se consideró que estas alternancias, como los aumentos en el contenido de ácido giberélico (GA3) y flavonoides, estaban involucradas en la mejora del crecimiento de las plántulas de cacahuete por la sinergia de HMA con la aplicación de Ca^{2+} . Además, el aumento en el contenido de Ca^{2+} mejoró el nivel de K en las plantas al mejorar las transcripciones de los genes que codifican el canal de K y, junto con la simbiosis MA, mejoró la absorción de nutrientes de las plantas, aumentando así el peso seco de los brotes y las raíces. Estos resultados indicaron que la interacción entre la simbiosis MA y el Ca^{2+} exógeno benefició el crecimiento de las plántulas de cacahuete y podría explicar por qué la aplicación de Ca^{2+} fortalece el papel de la simbiosis MA en el crecimiento de las plantas al regular aún más una importante superposición de los cambios transcripcionales en las raíces de la planta MA.

Según un estudio de Khalil *et al.* (1994) la inoculación de las plantas de soja y maíz con HMAs *Glomus intraradices* o *Gigaspora margarita* provocó un aumento en la absorción total por planta de N, P, K, Ca, Mg y Zn, pero redujo la concentración de N, Mg y Ca. En el experimento realizado por Buwalda *et al.* (1983), se aclaró que, al aumentar la concentración de fósforo en el suelo, aumentaba su cantidad en el tejido de las plantas de trigo sin reducir las concentraciones de Ca, Mg y Na de manera estadísticamente significativa ($\alpha=0,05$).

El análisis taxonómico del microbioma del suelo salino alcalino cultivado con las plantas de cacahuete (*Arachis hypogaea* L.) reveló que el tratamiento con HMAs (*Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae*) y Ca^{2+} aumentó la abundancia de Proteobacteria y Firmicutes a nivel de filo (Ci *et al.* 2021). La bacteria fijadora de nitrógeno *Sphingomonas* fue el género dominante en este suelo a nivel de género, y las actividades de invertasa y ureasa del suelo también aumentaron después del tratamiento con HMAs y Ca^{2+} , lo que implica que los HMAs y Ca^{2+} mejoraron efectivamente el entorno de vida de las plantas bajo estrés salino. Además, el tratamiento combinado de HMAs con Ca^{2+} fue mejor que HMAs o Ca^{2+} solos para alterar la estructura bacteriana y mejorar el crecimiento del cacahuete en el suelo salino alcalino. Juntas, las aplicaciones de HMAs y Ca^{2+} favorecen la adaptación de cacahuete a la salinidad al regular la comunidad bacteriana en el suelo alcalino salino (Ci *et al.* 2021).

Con menor Ca en el tejido, la colonización de raíces se redujo de más de 30% a menos de 10% de la longitud de raíz, y la esporulación se redujo de más de 1200 a cerca de 200 esporas por una planta de cebolla, 10 semanas después del trasplante y el inicio de la aplicación de nutrientes (Jarstfer *et al.* 1998). Estos efectos sobre la colonización y la esporulación fueron independientes de los cambios en la concentración de P tisular. Los resultados de Jarstfer *et al.* (1998) confirman la importancia del Ca para el mantenimiento de una micorriza funcional.

Los suelos con mayor contenido de calcio presentaron mayor abundancia de glomerosporas de HMAs (Santana Medeiros *et al.* 2021).

La concentración de Ca en las plantas de *Brachiaria decumbens* fue incrementada por los HMAs cuando no se aplicó cal, pero se redujo a 4,5 y 6 g de cal por kg de suelo (Siqueira *et al.* 1990). La variación de contenido de Ca en las plantas de hierba braquiaria tratadas con diferentes niveles de cal fue mucho menor en las variantes con HMAs (entre 0,48 y 0,69%) en comparación con las plantas no micorrizadas (entre 0,39 y 1,13%) (Siqueira *et al.* 1990), lo que podría significar el poder regulador de la micorriza arbuscular para mantener los niveles de calcio en un rango óptimo para el

crecimiento de las plantas, mientras que en las plantas de control estos niveles de Ca para algunas concentraciones de cal aplicado podrían ser o demasiado bajas o demasiado altas para un desarrollo equilibrado de las plantas.

Magnesio fertilizante y MA

Se ha observado mayor contenido total Mg en varias plantas colonizadas con diferentes aislados de HMAs en comparación con plantas que no micorrizadas (Saif 1987; Siqueira *et al.* 1990), mientras que las diferencias de concentraciones de Mg fueron variables (sin diferencias estadísticamente significativas entre las variantes de HMAs y control no micorrizado para la mayoría de las plantas, seguidas por mayor concentración de Mg en ciertas plantas con HMAs y con pocas especies de las plantas donde las concentración de Ca fue menor en las variantes con HMAs).

Kothari *et al.* (1990) no encontraron evidencia experimental directa concluyente de la absorción y el transporte de Mg en las hifas micorrícicas.

Jarstfer *et al.* (1998) demostraron que las aplicaciones de altos niveles de $MgSO_4$ dieron como resultado una colonización y esporulación de raíces reducidas por *Glomus* sp. (aislado INVAM FL329) con el boniato y la cebolla en cultivo aeropónico y en arena, respectivamente. La aplicación de magnesio deprimió los niveles de Ca en los tejidos. Las concentraciones tisulares altas de Mg vs las concentraciones bajas de Ca indujeron la senescencia prematura de las raíces, lo que puede haber interrumpido la asociación micorrícica (Jarstfer *et al.* 1998).

Micronutrientes (Fe, Zn, Mn, Cu) en agricultura y MA

Gran proporción de suelos a nivel mundial tiene deficiencia de micronutrientes, por ejemplo, ≈50% de los suelos agrícolas son deficientes en Zn, 1/3 en boro y 40% en cobre, molibdeno y manganeso (Sillanpää 1990). Las deficiencias de micronutrientes son muy frecuentes en los suelos de las regiones áridas y semiáridas, donde la mayor parte de los suelos son calcáreos, lo que suprime la disponibilidad de micronutrientes (Khademi *et al.* 2006). Los cultivos alimentarios que crecen en tales suelos producen granos con cantidades deficientes de micronutrientes que causan desnutrición en los humanos. Se ha estimado que más de 3 mil millones personas en todo el mundo se ven afectados por deficiencias de micronutrientes (Cakmak *et al.* 2010). La deficiencia de zinc en humanos causa deterioro en el desarrollo del cerebro y la cicatrización de heridas y aumenta la susceptibilidad a enfermedades infecciosas (Black *et al.* 2009). La deficiencia de hierro provoca condiciones anémicas en humanos y reduce la productividad en adultos (Kennedy *et al.* 2003). La desnutrición de micronutrientes es una preocupación principal en los países en desarrollo, donde la deficiencia causa dolencias y enfermedades generalizadas (WHO 2002; Al Jawaldeh *et al.* 2019). De hecho, la deficiencia de micronutrientes en los suelos afecta a toda la cadena alimentaria. Prasad (2010) ha informado que los cultivos forrajeros cultivados en suelos deficientes para alimentar al ganado causan el peso bajo y menor número de crías al nacer además de afectar a los humanos que consumen la leche deficiente.

El suelo con deficiencia de nutrientes afecta en última instancia a la absorción del cultivo y la concentración de nutrientes en los tejidos y, posteriormente, a la producción de alimentos. La eficiencia en el uso de micronutrientes de los fertilizantes aplicados es <5%, debido a la fijación/estabilización del suelo, la baja movilidad o la mala sincronización entre la liberación de nutrientes del fertilizante y la demanda de las plantas (Monreal *et al.* 2016). La baja disponibilidad de micronutrientes puede persistir inherentemente o debido a una menor solubilidad y movilidad de los nutrientes bajo la influencia de varios factores edáficos. El único uso de fertilizantes con micronutrientes como medida correctiva en suelos deficientes no es un enfoque prometedor bajo la baja eficiencia de uso de los fertilizantes aplicados con alta fijación o pérdidas por lixiviación del sistema. Por lo tanto, el uso de microorganismos mutualistas y sus productos derivados (Parihar *et al.* 2019) presentes en la rizosfera de la raíz puede ser viable para explotar los micronutrientes ya disponibles en el suelo y reducir su aplicación externa para pasar de una agricultura sostenible de altos insumos a una de bajos insumos. En este contexto la respuesta de los HMAs sobre la disponibilidad de micronutrientes es variable: positiva (Sharma *et al.* 1994; Clark & Zeto 2000; Javaid 2009; Adiova *et al.* 2013; Lehmann *et al.* 2014), negativa (Arines *et al.* 1989; Kothari *et al.* 1990; Gao *et al.* 2007) y sin ningún efecto (George *et al.* 1992; Aryal *et al.* 2003; Toler *et al.* 2005; van der Heijden *et al.* 2006).

De manera similar, una concentración excesiva de los micronutrientes en el suelo puede reducir la colonización de las raíces por HMAs y el crecimiento de hifas (Sathiyadash *et al.* 2017). Las hifas de HMAs como una extensión de la raíz brindan más oportunidades para explorar el mayor volumen de suelo con mayor área de superficie de absorción (Clark & Zeto 1996). Las hifas fúngicas pueden acceder a la región inexplorada del suelo más allá de la zona de agotamiento de la raíz y minimizar la distancia de difusión para aumentar la absorción de nutrientes inmóviles (Parihar *et al.* 2019). Sin embargo, la mayor disponibilidad de micronutrientes no está exclusivamente relacionada con la aplicación de HMAs, sino que también depende de la identidad de la planta, los cambios en la fisiología del hospedador,

la comunidad microbiana en la hifosfera (Filion *et al.* 1999), los factores edáficos y otras condiciones ambientales (Cavagnaro 2008).

La absorción de Zn y Cu es influenciada por la concentración de P en el suelo y, en su mayoría, su concentración en los tejidos disminuye con la aplicación más alta de P (Lambert *et al.* 1979; Lambert & Weidensaul 1991; Liu *et al.* 2000). A veces, una mayor concentración de Cu en las hifas micorrícicas no está necesariamente asociada con la absorción de la planta, tal vez debido a que se une a los gránulos de polifosfato presentes en los hongos (White & Brown 1979) e indica la incapacidad de las micorrizas en la translocación de nutrientes dentro de la planta (Wu *et al.* 2011). Los HMAs son capaces de trasladar el P y el Zn al menos a 50 mm de la superficie de la raíz (Jansa *et al.* 2003).

La disponibilidad de Mn y Fe depende principalmente del potencial de oxidación y reducción del suelo (Liu *et al.* 2000). Las bacterias reductoras de Mn están relacionadas negativamente (Posta *et al.* 1994), mientras que las bacterias oxidantes de Mn están relacionadas positivamente (Arines *et al.* 1992) con los HMAs en la rizosfera. Las plantas prefieren una forma reducida de Mn y, debido a la menor actividad de las bacterias reductoras de Mn en presencia de HMA, la disponibilidad general de Mn disminuye para las plantas. Bajo una alta concentración de micronutrientes, los HMAs regulan su absorción utilizando un mecanismo de filtro secuestrando gránulos de manganeso con la ayuda de gránulos de polifosfato (Turnau *et al.* 1993). Generalmente, una mayor adquisición de Fe en la micorrizosfera se debe a una mayor secreción de agentes quelantes como los fitosideróforos y ácidos orgánicos como el cítrico, oxálico y fenólicos (Marschner & Römheld 1994; Marschner 1998). Los HMAs apoyan a las plantas en condiciones de estrés, como la acidez y la toxicidad del aluminio (Al), cuando se utilizan aislados nativos de HMAs (Clark *et al.* 1999). Por lo tanto, la disponibilidad de micronutrientes mediada por la MA descrita anteriormente interactúa de manera compleja con especies de hongos y plantas, varios factores edáficos y niveles de nutrientes para determinar el efecto resultante (Parihar *et al.* 2019).

Subramanian *et al.* (2013) demostraron que la simbiosis MA facilita la disponibilidad tanto de Fe y Zn en los granos de maíz, ayuda en la biofortificación de los granos con minerales y, por lo tanto, puede ser un factor importante para lograr la seguridad nutricional en el contexto de la gravedad de las deficiencias de micronutrientes en las regiones áridas y semiáridas.

Hierro fertilizante y MA

El hierro (Fe), uno de los oligoelementos necesarios, tiene varias funciones fisiológicas y bioquímicas importantes en el crecimiento de las plantas (Huang & Wu 2017). Generalmente, la mayor parte del Fe de la hoja (alrededor del 80%) se localiza en el cloroplasto (Terry & Abadia 1986), y en los complejos moleculares Fe participa en las reacciones del proceso fotosintético en las plantas, incluida la cadena de transporte de electrones fotosintéticos y la síntesis de clorofila (Bozorgi 2012; Vigani *et al.* 2013). El Fe en sistemas enzimáticos puede activar varias enzimas (citocromo oxidasa y citocromo), mejorando así el desempeño de los fotosistemas (Hewitt 1983). El Fe también participa como co-factor en otros procesos celulares como la respiración mitocondrial y la formación de las estructuras de proteínas en las plantas (Zhang *et al.* 2019).

El papel vital del Fe en el ciclo de vida de las plantas no puede ser reemplazado o compensado por otros elementos nutritivos (Huang & Wu 2017). Sin embargo, la absorción de Fe por las plantas es insuficiente en algunas condiciones del suelo (p. ej., suelos calcáreos, suelos alcalinos), que está muy extendido en la naturaleza (Nenova 2006; Masalha *et al.* 2000). Así, la deficiencia de Fe caracterizada por estrés de Fe es un problema agrícola generalizado, especialmente en suelos calcáreos con altos niveles de HCO_3^- y pH (Abadía *et al.* 2011; Álvarez-Fernández *et al.* 2011; Nadi *et al.* 2013; Vigani *et al.* 2015). La deficiencia de Fe es un factor limitante para el crecimiento de las plantas y afecta negativamente el rendimiento de los cultivos (Kobayashi & Nishizawa 2012). La deficiencia de Fe disminuye significativamente el crecimiento reflejado en la longitud de raíces y brotes y en la biomasa fresca y seca de las plantas de guisantes (Nenova 2009). En consecuencia, la falta de Fe hace que las hojas jóvenes tengan un color amarillo (clorosis) con una disminución de la actividad de fotosíntesis, lo que resulta en un desarrollo pobre de la planta (Briat *et al.* 2007; Kabir *et al.* 2013; Want *et al.* 2015).

El HMA generalmente mantiene un papel positivo en la regulación del crecimiento de las plantas bajo deficiencia de Fe (Huang & Wu 2017). Li *et al.* (2015) informaron que la colonización de *Glomus versiforme* promovió notablemente el crecimiento de *Poncirus trifoliata* bajo deficiencia de Fe inducida por estrés por bicarbonato de calcio, mostrando una mayor biomasa en el brote y la raíz, en comparación con las plantas sin micorrizas, independientemente de los niveles de suministro de Fe. Wang *et al.* (2007) también informaron que la inoculación de *Poncirus trifoliata* con *G. versiforme* dio como resultado una mayor altura de la planta, diámetro del tallo y peso seco tanto de los brotes como de las raíces en comparación con las plántulas sin micorrizas con deficiencia de Fe. El mayor crecimiento de las plantas inducido por HMA puede deberse a la mejora del metabolismo primario, como la fotosíntesis, que proporciona la energía material

para el crecimiento y la reproducción de las plantas (Birhane *et al.* 2012; Gamalero *et al.* 2009). En consecuencia, el aumento de los parámetros de crecimiento de las plantas inducido por HMA bajo deficiencia de Fe puede deberse a la mejora de los nutrientes de Fe y la fotosíntesis (Huang & Wu 2017).

Se demostró que los HMAs exhibieron una mayor absorción de Fe en condiciones deficientes en Fe (Haselwandter 1995). El nivel de Fe extraíble en los suelos aumentó significativamente después de 80 días de crecimiento de soja (*Glycine max* L.) inoculada con *Clariodeoglossum etunicatum* o *G. macrocarpum*, en comparación con el tratamiento no inoculado (Nogueira *et al.* 2007).

En respuesta a un entorno de baja disponibilidad de Fe, los hongos AM pueden excretar quelantes específicos de Fe(III) (sideróforos) para movilizar el nutriente de Fe, utilizando así el sistema reductor de asimilación de Fe (Haselwandter 1995; Haas 2003). Las hifas extrarradicales de MA tienen una alta capacidad de intercambio de cationes (Joner *et al.* 2000) y también pueden extenderse a un área más amplia más allá de las zonas de agotamiento de la rizosfera de la planta para la absorción de nutrientes, lo que resulta en una mayor concentración de nutrientes en las plantas micorrizadas que en las plantas sin micorrizas (Smith & Smith 2011; Abbaspour *et al.* 2012; Hart & Forsythe 2012). Además de la absorción directa de hifas extrarradicales para el nutriente Fe, las enzimas metabólicas asociadas con la reducción de Fe³⁺ en las raíces son estimuladas por HMA bajo estrés por deficiencia de Fe (Huang & Wu 2017). Se evaluó que la actividad de F(III)-quelato-reductasa de la raíz aumentaría en condiciones de deficiencia de Fe, y la actividad de F(III)-quelato-reductasa como un índice de diagnóstico de deficiencia de Fe se aplicaría ampliamente en plantas gramíneas y xilofitas (Yi & Guerinot 1996; Chouliaras *et al.* 2004). Wang *et al.* (2008a) informaron que la naranja trifoliada inoculada con *G. versiforme* mostró una mayor actividad de F(III)-quelato-reductasa en las raíces y menores proporciones de P/Fe y 50(10P + K)/Fe en las hojas, lo que posteriormente incrementó el contenido de Fe total y Fe activo en las hojas. Además, las micorrizas pueden excretar H⁺, lo que puede aumentar la solubilidad del Fe en el suelo de la rizosfera, lo que facilita la adquisición de Fe (Li *et al.* 1991; Jin *et al.* 2014). Además, la MA mejoró el desarrollo de las raíces de las plantas y la absorción de P, lo que podría estar involucrado en una mayor absorción de Fe (Clark & Zeto 1996). Por lo tanto, la MA puede poseer múltiples enfoques para regular la absorción de Fe de las plantas bajo estrés por deficiencia de Fe (Huang & Wu 2017).

Los HMAs alivian los síntomas de deficiencia de Fe en girasol al aumentar la absorción de Fe y su disponibilidad junto con la defensa antioxidante (Kabir *et al.* 2020).

Rhizophagus intraradices y *Funneliformis mosseae* mejoraron el crecimiento de las plántulas de membrillo bajo la limitación de Fe (Rahimi *et al.* 2021). Los HMAs indujeron las actividades de fenilalanina amoniaco-liasas y quelato férrico reductasa, los compuestos fenólicos jugaron un papel clave en el alivio del estrés por Fe en el membrillo (Rahimi *et al.* 2021).

Baradar *et al.* (2021) estudiaron el impacto de dos cepas de *Pseudomonas fluorescens* (VUPf5 y F140) junto con dos especies de micorrizas arbusculares, *Funneliformis mosseae* (*Glomus mosseae*) y *Rhizophagus intraradices* (*Glomus intraradices*), así como dos tipos de quelantes químicos de hierro (EDTA y EDDHA) individualmente y en combinación contra *Rhizoctonia solani* AG3, que causa el cancro de la patata. Esta investigación reveló que cada agente benéfico y su inoculación combinada tienen un potencial diferente para controlar *R. solani* y afectar positivamente los parámetros de crecimiento en condiciones de invernadero. Como observación final, el uso de la combinación triple de VUPf5+F. *mosseae*+EDTA resultó en la reducción de los chancros en tubérculos y en tallos de la patata y mejoró los parámetros de crecimiento, la concentración de Fe y Zn, y también los contenidos de clorofila y carotenoides (Baradar *et al.* 2021).

Zinc fertilizante y MA

La desnutrición por zinc (Zn) es un importante problema de salud mundial para las personas que dependen de los alimentos a base de cereales como fuente principal de energía y minerales (Cakmak & Kutman 2018). Se estimó que el 17,3% de la población mundial está en riesgo de una ingesta dietética inadecuada de Zn (Wessells & Brown 2012). Este problema es especialmente pertinente en las regiones donde la disponibilidad de Zn para las plantas (en lugar del Zn total) en los suelos es bajo (Cakmak 2008). En consecuencia, encontrar las soluciones para aumentar las concentraciones de Zn en las porciones comestibles de las plantas de cultivo es un obstáculo importante para mejorar la cantidad y calidad de los alimentos, especialmente en el contexto de una población humana mundial en aumento y un clima cambiante (Myers *et al.* 2014).

La falta de Zn suficiente en las plantas puede afectar la síntesis y la función de una amplia gama de macromoléculas y, como consecuencia, disminuir el rendimiento y la calidad de los cultivos (Alloway 2009; Cakmak 2008; Cavagnaro 2008; Watts-Williams *et al.* 2017). Además, los alimentos producidos a partir de cultivos deficientes en Zn (considerados como < 15 y < 20 mg/kg de Zn de masa seca, en granos y tallos, respectivamente) pueden resultar en una deficiencia humana de Zn, lo que a su vez puede tener un impacto en el bienestar humano, al reducir las

funciones inmunitarias del cuerpo y aumentar el riesgo de retraso en el crecimiento en los niños o el riesgo de los resultados adversos del embarazo en las mujeres (Alloway 2009; Hess 2017).

Las plantas adquieren Zn del suelo principalmente en forma de iones libres (Zn^{2+} y $ZnOH^+$). Numerosos factores edáficos del suelo limitan la fitodisponibilidad del Zn, entre ellos: baja concentración total de Zn, alto $CaCO_3$, alto contenido de materia orgánica (>3%), pH neutro o alcalino, bajas condiciones de reducción-oxidación, alta concentración de ligandos capaces de formar complejos con Zn y altas concentraciones de micronutrientes o macronutrientes (especialmente P) (Alloway 2009; Lehmann *et al.* 2014; Lindsay 1972). Sin embargo, el Zn también puede ser tóxico para las plantas cuando está presente en exceso en el suelo (Palmgren *et al.* 2008). Previamente se ha estudiado el aumento de la adquisición de Zn por parte de las plantas en suelos deficientes en Zn (Cakmak 2008; Cavagnaro *et al.* 2010; Velu *et al.* 2012, 2014; Welch & Graham 2004). Por ejemplo, en el sudeste asiático, el programa interdisciplinario HarvestPlus continúa desarrollando y lanzando nuevas variedades de trigo y otros cultivos que han sido mejorados para acumular una mayor concentración de Zn en el grano (Pfeiffer & McClafferty 2007).

El zinc activa y regula varias enzimas en el sistema metabólico de la planta. Xing *et al.* (2016) analizaron las hojas con deficiencia de Zn e informaron que la deficiencia de Zn redujo la tasa fotosintética neta, el contenido de clorofila y la actividad de superóxido dismutasa (SOD). La actividad de peroxidasa y catalasa pareció aumentar en las hojas deficientes en Zn en comparación con las hojas suficientes. La tasa fotosintética disminuyó debido a la reducción de la actividad de la enzima anhidrasa carbónica. El zinc actúa como cofactor de esta enzima, que implica la fijación de CO_2 , el intercambio iónico, la respiración, la regulación del pH y la fijación fotosintética. La deficiencia de Zn inhibe la síntesis de proteínas y la fotosíntesis debido a la reducción de la actividad de la anhidrasa carbónica (Xing *et al.* 2016). Es la segunda enzima más presente en el cloroplasto, después de Rubisco (Escudero-Almanza *et al.* 2012). Hafeez (2013) indicó que el Zn también está involucrado en la floración, las respuestas a patógenos, la fotomorfogénesis y su deficiencia afecta estos procesos.

La deficiencia de Zn generalmente aumenta la producción de oxígeno radical, distorsionando las cadenas dobles de ácido poliinsaturado y fosfolípidos de membrana, y altera su permeabilidad, lo que resulta en la pérdida de nutrientes (K^+), aminoácidos y azúcares de la célula (Saboor *et al.* 2021). Esta oxidación lipídica provoca necrosis de los tejidos vegetales (Cakmak 2000). En caso de ausencia o deficiencia severa de Zn, los ribosomas se desintegran (Mendoza-Cózatl & Moreno-Sánchez 2006). Cuando los contenidos de Zn caen por debajo de 100 $\mu g/g$ de peso seco en los tejidos de meristemas caulinares de arroz, se produce la desintegración ribosómica.

Los HMAs alteran las actividades bioquímicas, como estimular la actividad de las enzimas deshidrogenasa y fosfatasa, aumentar la biomasa de carbono en el suelo y la secreción de proteínas del suelo relacionadas con la glomalina, todas estas actividades son responsables de la regulación de la absorción de Zn (Saboor *et al.* 2021). Los estudios isotópicos de ^{65}Zn revelaron que el HMA *Rhizopagus irregularis* puede aportar 24,3 % de la absorción total de Zn por parte de las plantas en trigo y 12,7% en cebada (Coccina *et al.* 2019), aumentando la influencia de la micorriza arbuscular a niveles menores de Zn. La productividad de grano de trigo aumentó con los tres niveles de Zn en el suelo (bajo –0,7mg/kg, medio 12,9mg/kg y alto 41,4mg/kg) con la aplicación de HMA (Coccina *et al.* 2019). Los HMAs reducen el pH rizosférico y, por lo tanto, liberan el Zn inmovilizado para que lo absorban las plantas (Subramanian *et al.* 2009). Balakrishnan y Subramnian (2012) analizaron que la producción de sideróforos aumentó en las plantas inoculadas con HMA en comparación con las plantas de maíz no inoculadas. También se informó un aumento en la concentración de Zn de las plantas en las plantas inoculadas con HMA, independientemente de la condición del suelo.

Jansa *et al.* (2003) realizaron un estudio sobre la absorción de Zn por plantas de maíz. El experimento se llevó a cabo en un contenedor que tenía compartimento de solo hifas. Se añadió Zn marcado a 15 cm de distancia de las raíces. Los resultados mostraron que las plantas inoculadas con *Glomus intraradices* [*Rhizopagus irregularis*] mostraron una mayor concentración de Zn marcado en comparación con las plantas no inoculadas.

Seymour *et al.* (2019) realizaron un estudio para determinar cuantitativamente el papel de HMA *Funneliformis mosseae* en el apoyo al crecimiento de las plantas en varios niveles de Zn y P simultáneamente. Se cultivó el lino (*Linum usitatissimum* L.) en un vertisol negro en un rango de aplicación de P (0–400 mg/kg de suelo) y Zn (0–60 mg/kg de suelo) con y sin HMA en un experimento de invernadero. Sin HMA, el lino no respondió a la aplicación de P o Zn solos; se requerían niveles muy altos de P (400 mg/kg) y Zn (15 mg/kg) para maximizar el crecimiento. Las plantas con HMA sobrevivieron mejor con una aplicación de 50 mg P/kg y 3,75 mg Zn/kg. El HMA aumentó notablemente el contenido de P de la parte aérea de lino en todos los niveles de fertilizantes de P y Zn y aumentó el contenido de Zn en presencia de dosis de fertilizante de P de hasta 200 mg P/kg. El HMA demostró ser muy eficaz en la reducción de las aportaciones de fertilizantes para la producción de plantas dependientes de micorrizas (Seymour *et al.* 2019), lo que permite un uso más eficiente de los fertilizantes de P y Zn ahorrando en los insumos costosos de recursos en declive.

Audet y Charest (2006) realizaron un experimento de invernadero sobre micoremediación, en el que se utilizan los HMAs. Evaluaron el efecto de la colonización micorrícica (*Glomus intraradices* [*Rhizophagus irregularis*]) sobre el tabaco "silvestre" (*Nicotiana rustica* L.), bajo diferentes niveles de Zn (0, 50, 100, 250 mg/kg de suelo). Los resultados mostraron que, al aumentar la concentración de Zn en la raíz micorrícica, la colonización aumentó gradualmente. No hubo diferencias significativas en los atributos de rendimiento, pero el contenido de zinc en la raíz y en el tallo aumentó a medida que aumentaba la concentración de Zn en el suelo en plantas micorrizas y no micorrizas. Pero, con el nivel más alto de Zn en el suelo, la planta micorrizada tuvo una reducción significativa del 50 % en el contenido de Zn que las plantas no micorrizadas. Estos resultados revelaron que las plantas con micorrizas tienen un papel defensivo en la reducción de la contaminación con Zn a través de su inmovilización en comparación con las plantas sin micorrizas (Audet & Charest 2006).

Plagas y micorriza arbuscular

1. Enfermedades de plantas por virus y MA

Las interacciones entre los HMAs y las infecciones virales de las plantas pueden ser tanto beneficiosas como perjudiciales para las plantas hospedadoras (Tab. 1.6.5; Dowarah *et al.* 2021). En 1999, Shaul *et al.* informaron que la gravedad de la enfermedad aumentó en las plantas micorrícicas de tabaco colonizadas por *Rhizophagus irregularis* e infectadas con el virus del mosaico del tabaco (TMV), en comparación con las plantas no micorrícicas. Por consiguiente, Sipahioglu *et al.* (2009) han demostrado que las plantas de papa colonizadas por *R. irregularis* eran más susceptibles al virus de patata Y (PVY), con una multiplicación mejorada de PVY. El mayor potencial fisiológico de las plantas de MA puede promover la multiplicación de virus y debería ser responsable de una mejor propagación dentro de las plantas completas (Dehne 1982). Miozzi *et al.* (2011) observaron que la colonización por *Funneliformis mosseae* aumentó la multiplicación del virus del marchitamiento manchado del tomate (TSWV) en plantas de tomate, debido a una atenuación de la regulación de los genes vegetales que responden a la infección por virus, lo que lleva a una menor acumulación de las proteínas relacionadas a patogenia. Elsharkawy *et al.* (2012) no observaron diferencias significativas en la infección por el virus del mosaico del pepino entre plantas de pepino colonizadas por *Funneliformis mosseae* y plantas de control. Maffei *et al.* (2014) han informado de un efecto protector de la micorriza arbuscular contra la infección por virus, con plantas de tomate colonizadas por *F. mosseae* menos infectadas por el virus de Cerdeña del rizo de la hoja amarilla del tomate (TYLCSV). En su estudio, las plantas micorrícicas de tomate exhibieron síntomas más leves y presentaron una menor concentración de ADN viral. Khoshkhatti *et al.* (2020) observaron las relaciones positivas y negativas entre HMA y diferentes tipos de virus en las plantas de tomate.

La infección de las plantas con los virus puede tener un impacto negativo sobre los niveles de micorrización de las plantas (Nemec & Mvhere 1984), positivos (Maffei *et al.* 2014) y nulo (Sipahioglu *et al.* 2009). Finalmente, Rúa *et al.* (2013) observaron que solo con las concentraciones elevadas de CO₂ la infección por el virus de enanismo amarillo de cebada (BYDV) y el virus de enanismo amarillo de cereales (CYDV) aumentaba la colonización de las raíces por *Rhizophagus irregularis*, lo que sugiere que, en este caso y condición, el HMA y el virus interactúan para estimularse mutuamente el éxito.

Miozzi *et al.* (2019) en su análisis de los estudios de interacciones entre los HMAs y los virus de las plantas sugieren un efecto perjudicial predominante de los HMAs sobre la infección por virus de plantas, para el cual los autores propusieron el término "susceptibilidad inducida por micorrizas" (SIM). De hecho, la interacción entre virus, HMA y planta es un sistema complejo en el que varios factores (incluido el estilo de vida del patógeno viral, el estado nutricional de la planta y el momento de la interacción) pueden mover el equilibrio dinámico hacia el establecimiento final de un resultado de SIM o de resistencia inducida por micorriza (RIM) (Miozzi *et al.* 2019). Es probable que la interferencia hormonal desempeñe un papel clave que sintoniza con precisión las interacciones planta-HMA y planta-virus. En la etapa inicial de la colonización de HMA, RIM se ha asociado con el priming de genes dependientes de ácido salicílico (AS) similar a la resistencia adquirida sistémica (RAS), mientras que, en la etapa posterior, RIM coincide con el priming de las defensas dependientes del ácido jasmónico (AJ) y etileno. Además, el ABA se ha propuesto como un nuevo candidato que actúa como una señal complementaria de larga distancia que controla RIM, y varios informes consideraron al AJ y sus derivados (es decir, oxilipinas) como señales clave que operan en este proceso (Cordier *et al.* 1998; Van Wees *et al.* 2008; Van der Ent *et al.* 2009; Jung *et al.* 2012; Song *et al.* 2013, 2015).

La complejidad de la interacción HMA-planta-virus puede aumentar aún más si se considera que las micorrizas pueden afectar otros niveles tróficos como la interacción entre plantas e insectos (Gehring & Bennett 2009), incluidos los que actúan como vectores virales. De hecho, el HMA *Rhizophagus irregularis* puede mejorar la supervivencia del

pulgón *Macrosiphum euphorbiae*, vector del virus de mosaico de pepino, mejorando así posiblemente la propagación viral, pero también activa las defensas indirectas, atrayendo al parasitoide del pulgón *Aphidius ervi* (Volpe *et al.* 2018).

Además, dado que hasta ahora solo se han analizado pocos HMAs, los estudios futuros deberían considerar diferentes especies y aislados de HMAs (Sikes 2010; Turrini *et al.* 2018) e incluso consorcios de HMAs para detectar posibles efectos sinérgicos/antagonistas.

Tab. I.6.5. Especies de HMAs y sus efectos sobre patógenos virales de plantas

Especie de HMA	Virus fitopatógeno	Hospedador	Condiciones experimentales	Momento de aplicación de HMA	Efecto de HMA sobre el hospedador ^a	Referencias
<i>Funnelliformis geosporum</i>	Virus de mosaico de <i>Arabis</i>	Petunia	CC	AIP	-	Daft & Okusanya. (1973)
<i>Funnelliformis geosporum</i>	Virus de mosaico de tomate (<i>aucuba</i>)	Tomate	CC	AIP	-	Daft & Okusanya. (1973)
<i>Funnelliformis geosporum</i>	Virus de patata Y	Fresa	CC	AIP	-	Daft & Okusanya. (1973)
<i>Glomus etunicatum</i>	Virus de Tristeza T-3	Naranja agria	CC	AIP	-	Nemec & Mvhere (1984)
<i>Glomus etunicatum</i>	Virus de Tristeza T-1	<i>Citrus macrophylla</i>	CC	AIP	+	Nemec & Mvhere (1984)
<i>Glomus etunicatum</i>	Virus rugoso de la hoja de cítricos	<i>Citrus × paradisi</i>	CC	AIP	+	Nemec & Mvhere (1984)
<i>Rhizophagus intraradices</i>	Virus de mosaico de tabaco	Tabaco	CC	AIP	-	Shaul <i>et al.</i> (1999)
<i>Rhizophagus intraradices</i>	Virus de patata Y	Patata	CC	DIP	-	Sipahoglu <i>et al.</i> (2009)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Virus de marchitamiento manchado de tomate	Tomate	CC	AIP	-	Miozzi <i>et al.</i> (2011)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Virus del mosaico del pepino	Pepino	CC	AIP	0	Elsharkawy <i>et al.</i> (2012)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Virus de Cerdeña de enrollamiento de la hoja amarilla de tomate	Tomate	CC	AIP	+	Maffei <i>et al.</i> (2014)
<i>Funnelliformis geosporum</i>	Virus rugoso de la hoja de cítricos	Tomate	CC	AIP	+	Maffei <i>et al.</i> (2014)
<i>Glomus intraradices</i>	Virus de patata Y	Patata	CC	DIP	+	Thiem <i>et al.</i> (2014)
<i>Rhizophagus intraradices</i>	Virus de la vid en abanico	Portainjerto de vid	CC	AIP	+	Hao <i>et al.</i> (2018)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	Virus de patata Y	Patata	CC	DIP	-	Deja-Sikora <i>et al.</i> (2020)
<i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Virus de enanismo arbustivo de tomate	Tomate	CC	AIP	+	Khoshkhatti <i>et al.</i> (2020)
<i>Rhizoglyphus irregularis</i>	Virus de mosaico de tomate	Tomate	CC	AIP	-	Khoshkhatti <i>et al.</i> (2020)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Virus de mosaico de pepino	Pepino	CC	AIP	+	Miozzi <i>et al.</i> (2020)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	Virus de Irán de punta rizada de remolacha	Tomate	CC	AIP	-	Ebrahimi <i>et al.</i> (2020)

CC – condiciones controladas; AIP – antes de la inoculación con patógeno, DIP – después de la inoculación con patógeno.

^a "+" indica la acción de los HMAs como antagonista de los fitopatógenos, "-" indica la acción de los HMAs que actúan en sinergia con el fitopatógeno hacia la virulencia y "0" indica que los HMAs no tienen ningún efecto en el hospedador en relación con fitopatógeno.

2. Enfermedades bacterianas y fitoplasmáticas y MA

Existen pocos ejemplos de protección conferida por HMAs contra bacterias fitopatógenas en la literatura (Tab. I.6.6), pero varios estudios demostraron un efecto protector de HMA contra *Xanthomonas campestris*, lo que lleva a menos lesiones necróticas en alfalfa colonizada por varios HMAs (Liu *et al.* 2007) o plantas de tomate colonizadas por *Rhizophagus irregularis* (Mora-Romero *et al.* 2015a; Cervantes-Gómez *et al.* 2016). La micorrización también condujo a una reducción de los síntomas causados por los fitoplasmas, que son parásitos obligados similares a bacterias especializadas de los tejidos del floema de las plantas, transmitidos por insectos vectores. Se observó una reducción de la enfermedad causada por un fitoplasma del grupo Stolbur en plantas de tomate colonizadas por *Funnelliformis mosseae* que presentaban síntomas menos severos (Lingua *et al.* 2002). Además, D'Amelio *et al.* (2007) demostraron que la colonización del crisantemo por *F. mosseae* redujo el número de plantas infectadas con el fitoplasma amarillo del crisantemo. Además, la presencia de HMA ralentizó el desarrollo de la enfermedad. En conjunto, estos estudios sugieren que la micorrización confiere resistencia contra los fitoplasmas.

Tab. I.6.6. Especies de HMAs y sus efectos sobre patógenos bacterianos de plantas

Especie de HMA	Bacteria o fitoplasma fitopatógena	Hospedador	Condiciones experimentales	Momento de aplicación de HMA	Efecto de HMA sobre el hospedador ^a	Referencias
<i>Glomus versiforme</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	Tomate	CC	SE	+	Zhu & Yao (2004)
<i>Entrophospora infrequens</i>	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>glycinia</i>	Soja	CC	AIP	+	Malik <i>et al.</i> (2016)
<i>Gigaspora intraradices</i> , <i>G. gigantean</i> , <i>G. versiforme</i>	<i>Xanthomonas campestris</i>	<i>Medicago truncatula</i>	CC	AIP	+	Liu <i>et al.</i> (2007)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Candidatus Phytoplasma asteris</i>	<i>Vinca minor</i>	CC	AIP	-	Kamińska <i>et al.</i> (2010)
<i>Funnelliformis mosseae</i>	<i>Xanthomonas translucens</i>	Trigo	CC	AIP	+	Fiorilli <i>et al.</i> (2018)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Candidatus Liberibacter solanacearum</i>	Tomate	CC	AIP	+	Tienebo <i>et al.</i> (2019)

CC – condiciones controladas; SE – sin especificar; AIP – antes de la inoculación con patógeno. ^a "+" indica la acción de los HMAs como antagonista de los fitopatógenos, "-" indica la acción de los HMAs que actúan en sinergia con el fitopatógeno hacia la virulencia.

3. Enfermedades fúngicas y MA

Los estudios sobre las interacciones de HMAs y las enfermedades fúngicas de las plantas son bastante numerosos (Tab. I.6.7), en la mayoría de los cuales se observan los efectos beneficiosos de HMA sobre el hospedador. La mayoría de los estudios sobre el papel de la HMA en la bioprotección frente a patógenos aéreos se centraron en agentes fúngicos, principalmente del género *Alternaria* (de la Noval *et al.* 2007; Nair *et al.* 2015b; Song *et al.* 2015), *Fusarium* (Dugassa *et al.* 1996; Nair *et al.* 2015a), *Botrytis* (Shaul *et al.* 1999; Møller *et al.* 2009; Pozo *et al.* 2010; Fiorilli *et al.* 2011) y *Colletotrichum* (Lee *et al.* 2005; Chandanie *et al.* 2006; Saldajeno & Hyakumachi 2011) o en oomycota del género *Phytophthora* (Vestberg *et al.* 1994; de la Noval *et al.* 2007; Alejo-Iturvide *et al.* 2008; Gallou *et al.* 2011; Li *et al.* 2013). El nivel de protección conferido por HMA contra tales patógenos parece depender en gran medida del estilo de vida del atacante, ya sea necrotrofo, hemibiotrofo o biotrofo (Pozo & Azcón-Aguilar 2007; Jung *et al.* 2012).

En cuanto a los hongos necrotrofos, que matan los tejidos del huésped y extraen nutrientes de las células muertas del huésped, la presencia de HMA a veces aumenta la susceptibilidad de las plantas a las enfermedades (Shaul *et al.* 1999; de la Noval *et al.* 2007). Møller *et al.* (2009) mostró que *F. mosseae* por sí sola aumentó la gravedad de los síntomas de la enfermedad del moho gris causada por *Botrytis cinerea* en las rosas en macetas, mientras que se observó una reducción de la incidencia de la enfermedad en las rosas micorrícicas bajo estrés por oscuridad. Sin embargo, una gran cantidad de otros estudios informaron un efecto protector de los HMAs en las plantas contra los hongos necrotrofos. Fritz *et al.* (2006) reportaron menos necrosis y clorosis causadas por *Alternaria solani* en plantas de tomate colonizadas por *R. irregularis*. Del mismo modo, de la Noval *et al.* (2007) y Nair *et al.* (2015b) observaron una reducción de los daños foliares debidos a *Alternaria solani* o *Alternaria alternata*, respectivamente, en plantas de tomate colonizadas por *Glomus fasciculatum*. Cuando fueron colonizadas por *F. mosseae*, las plantas de tomate también exhibieron menos síntomas en sus hojas tras el ataque de *A. solani*, así como una menor incidencia de enfermedades y un desarrollo de la enfermedad más lento (Song *et al.* 2015). Las plantas de tomate colonizadas por *F. mosseae* también mostraron menos síntomas de la enfermedad causada por *B. cinerea* (Pozo *et al.* 2010; Fiorilli *et al.* 2011). Finalmente, Mora-Romero *et al.* (2015a) reportaron diámetros reducidos de lesiones causadas por *Sclerotinia sclerotiorum* en hojas de frijol común colonizadas por *R. irregularis*.

Tab. I.6.7. Especies de HMAs y sus efectos sobre patógenos fúngicos de plantas

Especie de HMA	Hongo fitopatígeno	Hospedador	Condiciones experimentales	Momento de aplicación de HMA	Efecto de HMA sobre el hospedador ^a	Referencias
<i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus monosporum</i>	<i>Phytophthora fragariae</i>	Fresa	CC	AIP	+	Norman & Hooker (2000)
<i>Glomus etunicatum</i>	<i>Erysiphe graminis</i>	Cebada	CC	AIP	-	Gernns <i>et al.</i> (2001)
<i>Glomus proliferum</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>G. versiforme</i>	<i>Cylindrocladium spathiphylli</i>	Banano	CC	AIP	+	Declerck <i>et al.</i> (2002)
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i>	<i>Phytophthora parasitica</i>	Tomate	CC	AIP	+	Pozo <i>et al.</i> (2002)
<i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus intraradices</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Patata	CC	AIP	+	Yao <i>et al.</i> (2002)
<i>Glomus deserticola</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	Chile (ají)	CC	AIP	+	Idoia <i>et al.</i> (2004)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Alternaria solani</i>	Tomate	CC	AIP	+	Fritz <i>et al.</i> (2006)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Garbanzo	CC	AIP	+	Siddiqui & Akhtar (2006)
<i>Glomus mosseae</i> , <i>G. fasciculatum</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>Gigaspora margarita</i>	<i>Phytophthora capsici</i>	Pimiento	CC y CA	AIP	+	Ozgonen & Erkilic (2007)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Phytophthora nicotianae</i>	Tomate	CC	AIP	+	Lioussanne <i>et al.</i> (2008)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Fresa	CC	AIP	+	Li <i>et al.</i> (2010)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Botrytis cinerea</i>	Tomate	CC	AIP	+	Fiorilli <i>et al.</i> (2011)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i>	Cebada	CC	AIP	+	Castellanos-Morales <i>et al.</i> (2011)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Phytophthora sojae</i>	Soja	CC	AIP	+	Yuanjing <i>et al.</i> (2013)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Tomate	CC y CA	DIP y simultaneo	+	Kareem & Hassan (2014)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i>	Soja	CC	AIP	+	Marquez <i>et al.</i> (2018)
<i>Rhizoglomus intraradices</i>	<i>Magnaporthe oryzae</i>	Arroz	CC	AIP	+	Tian <i>et al.</i> (2019)
<i>Rhizoglomus irregularis</i>	<i>Botrytis cinerea</i>	Tomate	CC	AIP	+	Sanmartin <i>et al.</i> (2020)
<i>Glomus claroidium</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Pepino	CC	AIP	+	Ahmed <i>et al.</i> (2020)
<i>Funnelliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Tomate	CC	SE	+	Singh <i>et al.</i> (2020)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Magnaporthe oryzae</i>	Arroz	CC	AIP	+	Campo <i>et al.</i> (2020)

CC – condiciones controladas; CA – condiciones de campo; AIP – antes de la inoculación con patógeno; DIP – después de la inoculación con patógeno; SE – sin especificar. ^a "+" indica la acción de los HMAs como antagonista de los fitopatógenos, "-" indica la acción de los HMAs que actúan en sinergia con el fitopatógeno hacia la virulencia.

Con respecto a los hongos hemibiotróficos u oomycota, que inicialmente dependían de las células huésped vivas como los biotrofos y cambiaban a un estilo de vida necrotrofico en las etapas posteriores de la infección, el impacto de los HMAs también fue controvertido. Dependiendo de los estudios informados, su impacto varía desde ningún efecto hasta una reducción significativa de la enfermedad. Chandanie *et al.* (2006) no observaron ningún impacto de *F. mosseae* en la protección del pepino micorrícico contra *Colletotrichum orbiculare*, mientras que Lee *et al.* (2005) y Saldajeno & Hyakumachi (2011) mostraron que la colonización de raíces de pepino por *R. irregularis* y *F. mosseae*, redujo la gravedad de la enfermedad causada por este agente patógeno. Además, *Fusarium oxysporum* f.sp. *lini* mostró una reducción en el lino colonizado por *R. irregularis* (Dugassa *et al.* 1996) y, más recientemente, en plantas de tomate colonizadas por *G. fasciculatum* (Nair *et al.* 2015a). Asimismo, se han obtenido resultados contrastantes para el control de la oomycota hemibiotrófica *Phytophthora* spp. en varios cultivos y hortalizas colonizadas por *Glomus* spp. o *R. irregularis*. Por lo tanto, la presencia de estos HMAs puede reducir (Alejo-Iturvide *et al.* 2008; Gallou *et al.* 2011; Li *et al.* 2013) o aumentar (Vestberg *et al.* 1994; de la Noval *et al.* 2007) la gravedad de los síntomas. Otro estudio demostró que el hongo hemibiotrófico *Magnaporthe oryzae* desarrolló lesiones en hojas de plantas de arroz micorrícico en la etapa inicial del proceso de infección, pero el desarrollo de la lesión pareció bloquearse en etapas posteriores, lo que sugiere un efecto bioprotector de *R. irregularis* durante la fase necrotrofica del desarrollo de *M. oryzae* (Campos-Soriano *et al.* 2012). Es probable que los HMAs operen de diferentes maneras, dependiendo de si el patógeno fúngico invade el tejido del huésped de manera biotrófica o necrotrofica. Estos resultados apoyan la idea de que el estilo de vida de los patógenos afecta el nivel de protección conferido por los HMAs contra los patógenos aéreos (Comby *et al.* 2017).

La mayoría de los casos de falta de protección se han encontrado en el caso de fitopatógenos biotróficos, que colonizan tejidos vegetales vivos y obtienen nutrientes de células hospedadoras vivas. Larsen y Yohalem (2004) no observaron ningún efecto significativo de *R. irregularis* sobre el mildiú polvoroso causado por *Podosphaera xanthii* en plantas de pepino micorrícico. Sin embargo, Dugassa *et al.* (1996) observaron un aumento en el índice de enfermedad y la tasa de esporulación de *Oidium lini* en lino colonizado por *R. irregularis*. En cebada colonizada por *Glomus etunicatum*, la tasa de esporulación de *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* fue dos veces mayor que en las plantas de control (Gernns *et al.* 2001). Sin embargo, Feldmann y Boyle (1998) informaron de un estudio en el que el establecimiento de simbiosis micorrícica arbuscular podría proteger a las plantas contra un patógeno aéreo biotrófico. Los autores sugirieron que la colonización de las raíces de la begonia por *G. etunicatum* podría reducir la extensión de la infección causada por *Oidium begoniae*. Más recientemente, Mustafa *et al.* (2016; 2017) han informado sobre el efecto bioprotector de *F. mosseae* y *R. irregularis* contra *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* sobre trigo. *F. mosseae* proporcionó el nivel de protección más alto, y su efecto protector se asoció a la reducción del número de conidios con haustoria, que son hifas de infección especializada que forman estructuras invaginadas en las células hospedadoras.

4. Plagas herbívoras (insectos, ácaros) y HMAs

Las simbiosis de HMAs también pueden afectar la infestación por insectos-plaga (Tab. 1.6.8). El efecto parece depender del estilo de vida de los insectos y del grado de especialización. La presencia de HMA generalmente afecta a los insectos generalistas negativos, capaces de alimentarse de una amplia gama de huéspedes y susceptibles a las respuestas de defensa de las plantas (Gange & West 1994; Vicari *et al.* 2002). En particular, los HMAs pueden modular el metabolismo de los glicósidos iridoides y los compuestos orgánicos volátiles, involucrados en las defensas directas e indirectas de la planta (Fontana *et al.* 2009). Por el contrario, los insectos especializados, que se alimentan de uno o pocos hospedadores y muestran un alto grado de adaptación a sus hospedadores, generalmente se desempeñan mejor en las plantas micorrícicas, probablemente debido a una menor sensibilidad a las respuestas de defensa de las plantas combinada con una mejor calidad nutricional de las plantas micorrícicas (Gehring & Bennett 2009; Hartley & Gange 2009).

El nivel de protección también depende del gremio de alimentación del insecto atacante. Los masticadores de hojas y los minadores generalmente se ven afectados negativamente por el establecimiento de la simbiosis micorrícica. Gange y West (1994) reportaron un número reducido de larvas de *Arctia caja* en la micorriza *Plantago lanceolata*, y Vicari *et al.* (2002) han demostrado que la colonización de *Lolium perenne* por *F. mosseae* disminuyó la supervivencia y el crecimiento de larvas de la polilla *Phlogophora meticulosa*. Es probable que tales reducciones estén relacionadas con la rápida activación de las defensas de las plantas después de su alimentación. De hecho, su alimentación provoca daños masivos en los tejidos de las hojas, cuyas defensas se potencian en las plantas micorrícicas. Sin embargo, los insectos chupadores de floema, como los pulgones, producen un daño mínimo en las hojas mientras se alimentan y, por lo tanto, evitan su detección por parte del sistema inmunológico del hospedador. Por tanto, Gange y West (1994) informaron que el insecto chupador *Myzus persicae* se desarrollaba bien en las plantas micorrícicas, posiblemente beneficiándose de su mayor valor nutricional.

Tab. I.6.8. Especies de HMAs y sus efectos sobre plagas herbívoras

Especie de HMA	Plaga	Hospedador	Condiciones experimentales	Momento de aplicación de HMA	Efecto de HMA sobre el hospedador ^a	Referencias
<i>Glomus sp.</i>	<i>Polyommatus icarus</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	CC	AIP	-	Goverde <i>et al.</i> (2000)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Aphidius rhopalosiphi</i>	<i>Phleum pratense</i>	CC	AIP	-	Hempel <i>et al.</i> (2009)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>	CC	AIP	-	Hoffmann <i>et al.</i> (2009)
<i>Glomus clarum</i> , <i>Glomus custos</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Acalymma vittatum</i>	Pepino	CC y CA	AIP	±	Barber <i>et al.</i> (2013)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Helicoverpa arimigera</i>	Tomate	CC	AIP	+	Song <i>et al.</i> (2013)
<i>Glomus spp.</i> , <i>Acaulospora spp.</i> , <i>Gigaspora spp.</i> , <i>Intraspora spp.</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Maíz	CC	AIP	-	Real-Santillan <i>et al.</i> (2019)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Trichoplusia ni</i>	Patata	CC	AIP	+	Schoenherr <i>et al.</i> (2019)
<i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>Glomus aggregatum</i> , <i>Funnelformis mosseae</i> , <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	<i>Aphis nerii</i>	<i>Asclepias incarnate</i> , <i>Asclepias curassavica</i>	CC	AIP	±	Meier & Hunter (2019)
<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Medicago truncatula</i>	CC	AIP	+	Garzo <i>et al.</i> (2020)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Spodoptera litura</i>	Mungo	CC	AIP	+	Selvaraj <i>et al.</i> (2020)
<i>Glomus mosseae</i> , <i>Gigaspora sp.</i> , <i>Scutellospora sp.</i>	<i>Spodoptera litura</i>	<i>Brassica juncea</i>	CC	AIP	+	Sharma & Mathur (2020)
<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Glomus aggregatum</i> , <i>Funnelformis mosseae</i> , <i>Claroideoglomus etunicatum</i>	<i>Lissorhoptus oryophilus</i>	Arroz	CA	Ya en el campo	+	Bemaola & Stout (2021)

CC – condiciones controladas; CA – condiciones de campo; AIP – antes de la infestación con plaga. ^a "+" indica la acción de los HMAs como antagonista de las plagas, "-" indica la acción de los HMAs que actúan en sinergia con la plaga hacia la virulencia.

5. Nematodos fitopatógenos y MA

Los nematodos parásitos de las plantas (NPPs) consisten en una amplia gama de especies con diferentes estilos de vida (Sato *et al.* 2019) y se encuentran entre las plagas agrícolas más devastadoras en muchos cultivos importantes del mundo, con una pérdida mundial anual de los cultivos estimada en alrededor de 80 mil millones de dólares (Jones *et al.* 2013).

Los HMAs pueden proteger a su planta hospedadora contra la infección por NPPs (Tab. I.6.9; Schouteden *et al.* 2015). Se han propuesto varios mecanismos para desempeñar un papel en el efecto de control biológico de HMAs contra NPPs (Schouteden *et al.* 2015) que incluyen:

- **Una mayor tolerancia de las plantas** debido a
 - Mayor absorción de nutrientes;
 - Compensación de daños causados por patógenos;
 - Morfología de raíz alterada (mayor crecimiento y ramificación; Hewezi T & Baum T (2012);
- **Competición directa por nutrientes y espacio;**
- **Resistencia sistémica inducida (RSI)** incluyendo
 - Protección de raíz local y sistémica;
 - Dirigida desde raíces hasta tallos;
 - Interrelacionada probablemente con la resistencia sistémica adquirida (RSA);
- **Interacciones de la rizosfera alterada** debido a
 - Exudación radical modificada;
 - Hallazgo dificultado del hospedador por nematodo (Fig. 1.6.4) (Vos *et al.* 2012b; 2012c);
 - Microbioma diferente de la rizosfera (Sood 2003; Dong & Zhang 2006; Koffi *et al.* 2013).

Vos *et al.* (2012b, c) realizaron ensayos muy curiosos en los cuales investigaron el efecto de los exudados de las raíces micorrícicas sobre el comportamiento de los nematodos. Usando una configuración experimental de cámara doble con plantas de tomate, se inocularon los nematodos juveniles de *Meloidogyne incognita* en un puente que conectaba una planta de tomate colonizada por *Funnelformis mosseae* con una planta no colonizada (Vos *et al.* 2012b). Unos días después, un número similar de nematodos parecía haberse movido desde el puente a cualquier compartimento; sin embargo, en el compartimento con el tomate micorrícico los nematodos parecían haberse acumulado principalmente en el suelo sin penetrar en las raíces del tomate, en contraste con el compartimento no colonizado en el que la mayoría de los nematodos habían entrado en las raíces de las plantas. Experimentos adicionales indicaron que la penetración de la raíz por *M. incognita* podría incluso reducirse aún más mediante la aplicación adicional de exudados de raíces micorrícicas. También se observó una parálisis temporal de los nematodos juveniles infecciosos de segunda etapa (J2) en presencia de exudados de raíces de tomate micorrícicos en ensayos *in vitro* (Vos *et al.* 2012c). Además, los exudados de raíces micorrícicas redujeron la ubicación del hospedador y la penetración de *Radopholus similis* en comparación con las plantas de banano de control sin micorrizas (Vos *et al.* 2012c; Fig. 1.6.4).



Fig. 1.6.4. Bioensayo de quimiotaxis *in vitro* con visualización de huellas de nematodos en el medio (Schouteden *et al.* 2015). Se tomaron fotografías 1 h después de la inoculación con 10 nematodos hembras de *Radopholus similis* en el centro de la placa. Tres horas antes de la inoculación de nematodos, los pocillos opuestos en el medio de agar se llenaron con (A) agua como control, (B) ácido acético al 1% (orificio izquierdo) versus CaCl_2 0,5 M (orificio derecho) como control repelente y atractivo, o (C) exudados de raíces no micorrícicas (izquierda) vs exudados de raíces micorrícicas (derecha) para observar el comportamiento quimiotáctico de nematodo. Se puede observar un movimiento de nematodos inferior en la placa con exudados de raíces micorrícicas, y los nematodos muestran claramente una respuesta quimiotáctica lejos de ellos. Para la configuración experimental, consulte Vos *et al.* (2012c).

Tab. 1.6.9. Especies de HMAs y sus efectos sobre nematodos patógenos de plantas

Especie de HMA	Nematodo fitopatógeno	Hospedador	Condiciones experimentales	Momento de aplicación de HMA	Efecto de HMA sobre el hospedador ^a	Referencias
<i>Glomus fasciculatum</i>	<i>Meloidogyne arenaria</i>	Vid	CC	AIP	–	Atilano <i>et al.</i> (1981)
<i>Funneliformis mosseae</i>	<i>Pratylenchus vulnus</i>	Malus silvestris	CC	AIP	+	Pinochet <i>et al.</i> (1993)
<i>Gigaspora margarita</i> , <i>Glomus etunicatum</i>	<i>Meloidogyne arenaria</i>	Cacahuete	CC	AIP	–	Carling <i>et al.</i> (1995)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Heterodera cajani</i>	<i>Cajanus cajan</i>	CC	AIP	+	Siddiqui & Mahmood (1996)
<i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus sp.</i>	<i>Meloidogyne hapla</i>	<i>Pyrethrum</i>	CC	AIP	+	Waceke <i>et al.</i> (2001)
<i>Glomus coronatum</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Tomate	CC	AIP	+	Diedhiou <i>et al.</i> (2003)
<i>Glomus aggregatum</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Menta silvestre	CA	DIP	+	Pandey (2005)
<i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Glomus constrictum</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Acaulospora sp.</i> , <i>Sclerocystis sp.</i>	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>Macrophomina phaseolina</i>	Garbanzo	CC	Simultanea	+	Siddiqui & Akhtar (2006)
<i>Glomus versiforme</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Vid	CC	AIP	+	Li <i>et al.</i> (2006)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Radopholus similis</i> y <i>Pratylenchus coffeae</i>	Banano	CC	AIP	+	Elsen <i>et al.</i> (2008)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Vigna mungo</i>	CC, CA	AIP	+	Sankaranarayanan & Sundarababu (2010)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Xiphinema index</i>	Vid	CC	AIP	+	Hao <i>et al.</i> (2012)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Tomate	CC	AIP	+	Vos <i>et al.</i> (2013)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Nacobbus aberrans</i>	Tomate	CC	Simultanea	+	Marro <i>et al.</i> (2014)
<i>Glomus spp.</i> , <i>Gigaspora spp.</i> , <i>Acaulospora spp.</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	Café	CC	AIP	+	Pham <i>et al.</i> (2020)
<i>Glomus luteum</i> , <i>Glomus spurcum</i>	<i>Heterodera glycines</i>	Soja	CC	Simultanea	+	Sun <i>et al.</i> (2021)

CC – condiciones controladas; CA – condiciones de campo; AIP – antes de la inoculación con patógeno; DIP – después de la inoculación con patógeno. ^a "+" indica la acción de los HMAs como antagonista de los fitopatógenos, "-" indica la acción de los HMAs que actúan en sinergia con el fitopatógeno hacia la virulencia.

Vaast *et al.* (1997) y Brito *et al.* (2018) observaron aumentos de la densidad de los nematodos fitopatógenos *Pratylenchus* en plantas inoculadas con especies de HMAs del orden Diversisporales; mientras que Ceustermans *et al.* (2018) y Forge *et al.* (2001) no vieron un cambio de la densidad de nematodos, y Hussey & Roncadori (1978) reportaron el descenso de las densidades de nematodos. La inoculación con los géneros del orden Glomerales (*Glomus*, *Funneliformis*, *Rhizophagus*) redujo (Pinochet *et al.* 1993; Pinochet *et al.* 1995b; Lopez *et al.* 1997; Talavera *et al.* 2001; Elsen *et al.* 2003a; Rodríguez-Echeverría *et al.* 2009) o no tuvo efecto (Pinochet 1995a; Jaizme-Vega & Pinochet 1997; Pinochet 1998; Forge *et al.* 2001) sobre las densidades de *Pratylenchus* en las raíces del hospedador. Los HMAs ayudan a la tolerancia de las plantas a *Pratylenchus* a través de un mayor crecimiento vegetativo (Calvet *et al.* 1995; Pinochet *et al.* 1995a; Lopez *et al.* 1997; Vaast *et al.* 1997; Forge *et al.* 2001; Talavera *et al.* 2001; Elsen *et al.* 2003a). Es probable que el efecto de control biológico de la HMA sea una combinación de aumento de la tolerancia del huésped, competencia entre organismos y resistencia sistémica (Gough *et al.* 2020), aunque se necesita más investigación para identificar los mecanismos involucrados.

Micorrizas y tolerancia al estrés biótico

Dado que las plantas verdes son la principal fuente de energía para la mayoría de los demás organismos, no es sorprendente que las plantas hayan desarrollado una variedad de estrategias de resistencia, que pueden inducirse constitutivamente después del daño (Kempel *et al.* 2011). La MA protege a las plantas hospedadoras de diferentes estreses bióticos actuando solo o en sinergia con otros microorganismos asociados que residen en regiones que están bajo la influencia directa de la planta. Las plantas colonizadas por HMAs muestran una mejor tasa de supervivencia, crecimiento y mayor resistencia contra los patógenos de las plantas. Entre los diversos mecanismos plausibles, prevalecen la competencia por los nutrientes, el espacio y los fotosintatos, la alteración de la rizofera y la inducción de las defensas del hospedador (Fig. 1.6.5). (Dowarah *et al.* 2021), según lo inferido por los resultados de la investigación.

Competencia por la absorción de nutrientes

La adquisición de nutrientes de las plantas se logra principalmente mediante la acción combinada de las raíces y sus microorganismos asociados, que juegan un papel clave en la movilización y absorción de nutrientes y en el control de patógenos del suelo (Ismail *et al.* 2013). La simbiosis con HMA puede aumentar el área de la absorción de las plantas más de 100 veces en comparación con las plantas no micorrícicas (Smith & Read 2008). Además de simplemente aumentar el área de absorción de las raíces, la colonización de HMA induce los genes involucrados en la movilización de nutrientes. Se informó que varios genes de la familia de transportadores de fosfato se activan y regulan positivamente en hojas y raíces de plantas de algodón tratadas con HMA *Rhizophagus irregularis* CD1 (Gao *et al.* 2020). Los HMAs mejoran la adquisición de nutrientes menos solubles o inmóviles en un grado considerable, principalmente durante las condiciones de estrés (Smith & Smith 2011).

Si el patógeno infecta la planta antes de la asociación con HMA, entonces se ha sugerido que los HMAs mejoran la tolerancia del hospedador contra el ataque del patógeno al recuperar el daño de la raíz ya causado por el patógeno (Linderman 1994). La razón sencilla del aumento de la ramificación de las raíces en las plantas colonizadas por HMA puede atribuirse a la acción de los exudados de HMA presentes en la rizosfera; mientras que la razón indirecta del aumento de la ramificación de la raíz podría atribuirse al aumento de la adquisición de nutrición mineral y la modulación del equilibrio hormonal en la planta hospedadora (Fusconi 2014). La competencia por los nutrientes es un posible mecanismo de control de patógenos por parte de los HMAs (Dowarah *et al.* 2021). Sin embargo, tal competencia puede no manifestarse si hay suficientes nutrientes para todos los organismos que interactúan. La competencia por el carbono también se ha especulado como un mecanismo de biocontrol de los fitopatógenos del suelo mediado por HMA, aunque no se ha comprobado con evidencias adecuadas (Schouteden *et al.* 2015).

Competición por fotosintatos de hospedador

En la asociación simbiótica MA, el socio fúngico obtiene asimilados fotosintéticos de la planta asociada a cambio de los beneficios que confiere a la planta (Smith & Read 2008). Los patógenos también infectan una planta principalmente para adquirir los fotosintatos producidos por su hospedador (Selvaraj & Fofana 2012). En el caso de los patógenos transmitidos por el suelo, en primer lugar, invaden las raíces, y es un sitio crucial para que el patógeno se propague más sistémicamente y la disponibilidad de fotosintatos en este sitio es muy importante (Wheatley & Poole 2018). Cuando los HMAs tienen el acceso principal a los fotosintatos, es probable que una mayor demanda de carbono ejerza un efecto negativo sobre los patógenos (Poveda *et al.* 2020). Sin embargo, no hay evidencia que apoye la competencia por el fotosintato como un mecanismo generalizado para el control biológico de patógenos por simbiosis MA. De hecho, se sabe que las hifas ectomicorrícicas están involucradas en la transferencia rápida de carbono derivado de plantas para sostener comunidades bacterianas en regiones distantes de raíces durante condiciones limitantes de nutrientes (Gorka *et al.* 2019).

Interacciones de la rizosfera alterada

La composición y naturaleza de los exudados de las raíces pueden ejercer un efecto tremendo sobre la dinámica microbiana que se refleja directamente en la diversidad microbiana del suelo. En algunos casos, los compuestos presentes en los exudados radicales favorecen el crecimiento de microorganismos beneficiosos para la salud vegetal, mientras que en otros casos se crea un ambiente libre de patógenos en el suelo por la acción inhibitoria de compuestos presentes en los exudados radicales (De-la-Peña & Loyola-Vargas 2014). Se ha informado que los microorganismos presentes bajo la influencia de los exudados de las raíces alteran el desarrollo y la fisiología de las raíces de las plantas. El perfil microbiano cuantitativo en la rizosfera de *Medicago truncatula* reveló que la asociación MA estimula el enriquecimiento de los rizobios, y las comunidades microbianas alteradas resultantes podrían promover la nodulación

en diferentes plantas leguminosas en el suelo nativo (Wang *et al.* 2020a, b). La colonización de micorrizas resultó en un metabolismo flavonoide alterado en raíces y brotes de trébol blanco (*Trifolium repens*) (Larose *et al.* 2002). Bago y Azcon-Aguilar (1997) informaron sobre la acidificación de la rizosfera por MA. La salud y la nutrición de las plantas se ven enormemente afectadas por las propiedades emergentes que resultan de la interacción dinámica de las interacciones raíz-microorganismo (de la Fuente Canto *et al.* 2020).

Los HMAs alteran tanto la calidad como la cantidad de exudados radicales (Bansal & Mukerji 1994) e influyen en la microbiota de la rizosfera, que a su vez reduce las poblaciones de patógenos (Citernesi *et al.* 1996; Larsen *et al.* 2003). La simbiosis MA proporciona un micro nicho, la "micorrizosfera", la región del suelo bajo la influencia de las raíces micorrícicas (Priyadharsini *et al.* 2016). La micorrizosfera puede servir como una región para la coevolución de HMAs y otros microorganismos asociados. El efecto combinado de las micorrizas y sus asociados microbianos no micorrícicos modula las respuestas de las plantas, lo que a menudo decide los tipos de interacciones microbianas en la micorrizosfera (Linderman 1991).

Los exudados de raíces de tomate micorrizadas con *Glomus mosseae* minimizaron la penetración de *Meloidogyne incognita* en las raíces en comparación con las raíces no micorrizadas (Vos *et al.* 2013). Sin embargo, la calidad y eficacia de la exudación de las raíces depende del contexto, dependiendo de la planta y las especies de HMAs involucradas, así como del grado de colonización de las raíces (Scheffknecht *et al.* 2006). En un estudio, una *Pseudomonas* sp. se encontró que produce una mayor cantidad de un antibiótico 2,4-diacetilfloroglucinol en presencia de un HMA *Glomus intraradices*, que puede actuar contra el patógeno de trigo *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (Siasou *et al.* 2009). Otro estudio realizado en plantas mutantes de *Medicago truncatula*, que no pudieron establecer simbiosis MA o simbiosis con rizobios, mostró una composición/abundancia microbiana alterada en la rizosfera y las raíces. Además, los análisis cuantitativos de la red de co-abundancia/ocurrencia microbiana indicaron que la simbiosis MA impacta significativamente los centros de actividades ["hubs"] de Rhizobiales entre la microbiota de la planta y beneficia al holobionte de la planta en su conjunto (Wang *et al.* 2020b). Esto muestra que los exudados de raíces alterados inducidos por micorrizas ejercen un impacto sobre la microbiota rizosférica y la planta se beneficia al suprimir los patógenos o al reclutar rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (RPCP [PGPRs]). Los perfiles de ácidos grasos fosfolípidos (AGFLs, [PLFA]) reflejan la composición de los lípidos de la membrana microbiana, que son muy sensibles a los cambios en la composición de la comunidad microbiana. En *Triticum aestivum*, la asociación de MA con *Rhizophagus irregularis* condujo a cambios contrastantes en los patrones microbianos de AGFL en comparación con el control, comprendiendo una interacción rizosférica alterada en la micorrizosfera (Henkes *et al.* 2018).

Competencia directa por los sitios de entrada y el espacio con otros microorganismos

El micelio de HMA puede bloquear la conversación molecular necesaria para la interacción del patógeno del huésped en la rizosfera. Un estudio bien ajustado realizado por Cordier *et al.* (1998) demostró que las raíces micorrícicas del tomate no permitían la penetración del hongo patógeno *Phytophthora parasitica*. Al igual que los hongos patógenos de las raíces, los nematodos patógenos de las plantas (NPPs) también colonizan las raíces y, por lo tanto, compiten con los HMAs por el espacio. NPP invade las raíces y se alimenta principalmente de células corticales (Jung *et al.* 2012). En un estudio realizado en condiciones de invernadero por Elsen *et al.* (2003), la inoculación con *Glomus mosseae* da como resultado una importante promoción del crecimiento en *Musa* incluso en presencia de NPP. La colonización temprana de raíces con HMAs es mejor para controlar un patógeno que su colonización después de la infección del patógeno, porque un estudio reveló que las plantas micorrizadas podrían reducir la gravedad y la reproducción de NPP *Meloidogyne incognita* (Alban *et al.* 2013). Para comprender mejor este fenómeno se necesitarían más investigaciones sobre la competencia por el sitio de entrada en la raíz como un mecanismo para controlar los patógenos transmitidos por el suelo (Dowarah *et al.* 2021).

Activación de respuestas de defensa vegetal

La planta puede defenderse de los patógenos produciendo una serie de compuestos con el impulso de la simbiosis MA (Dowarah *et al.* 2021). Los compuestos producidos durante la reacción de defensa de las plantas pertenecen principalmente a los metabolitos secundarios (Singh 2017). Algunos de los compuestos producidos como resultado de reacciones de defensa inducidas por micorrizas son: fitoalexinas, quitinasas, β -1,3-glucanasas, proteínas relacionadas con la patogénesis, callosa, glicoproteínas ricas en hidroxiprolina, compuestos fenólicos y enzimas de la vía fenilpropanoide (Ahuja *et al.* 2012; Azcon-Aguilar & Barea 1996). En los sitios de infección, algunos compuestos tóxicos de bajo peso molecular llamados fitoalexinas se liberan y se acumulan tras el ataque de los patógenos. Pero estos compuestos no se forman durante las etapas iniciales de la formación de MA, solo se pueden encontrar en etapas posteriores de la simbiosis (French 2017).

Como algunos otros microorganismos del suelo, los HMAs también exhiben la capacidad de reducir los impactos de los patógenos de las plantas a través de la resistencia sistémica inducida (RSI) (Pozo & Azcon-Aguilar 2007). La RSI es un tipo de mecanismo de defensa que se activa por microorganismos que habitan en la rizosfera, tales como: RPCPs, endófitos y hongos micorrícicos (Pineda *et al.* 2010). Tras la colonización por HMA, las células corticales de las raíces se inmunizan y desarrollan una resistencia localizada. Las razones más probables de esta resistencia localizada podrían deberse a la formación de aposiciones en la pared celular y las respuestas de inducción de defensa de las plantas (Cordier *et al.* 1998). Debido a la RSI activada, las partes no micorrizadas de la planta, como la hoja, el tallo o las raíces de una planta micorrizada, muestran engrosamiento de la pared celular, acumulación de proteínas PR-1a, formación de una capa rica en callosa alrededor de las hifas de los hongos para resistir el patógeno. Se encontró que el aumento del contenido de proteína PR inducida por HMA reduce el índice de enfermedad causada por *Veticillium dahliae* en el algodón (Liu 1995).

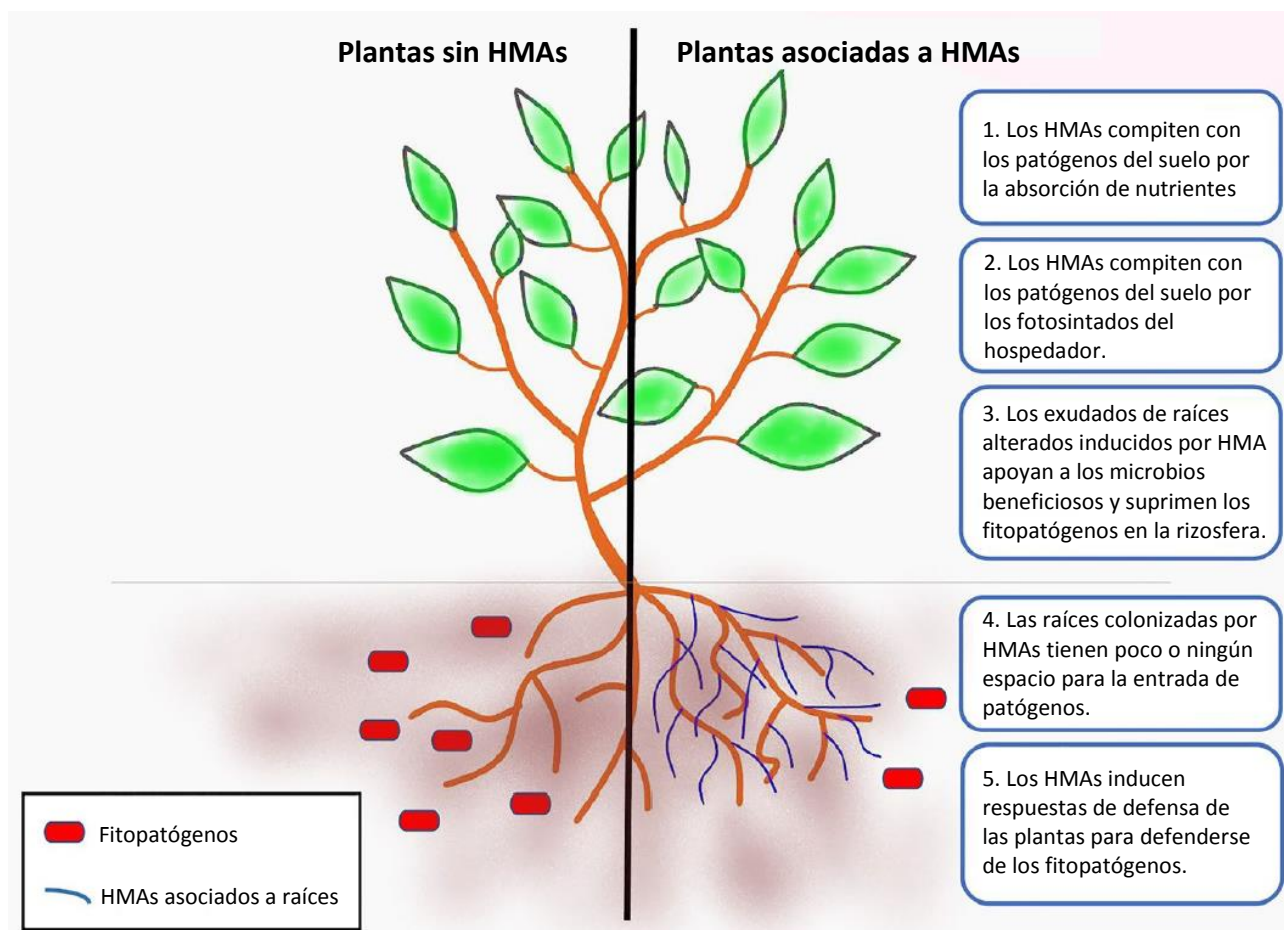


Fig. 1.6.5. Representación esquemática de varias formas de tolerancia al estrés biótico inducido por HMA en plantas (modificado de Dowarah *et al.* 2021).

La simbiosis MA está restringida a las raíces, pero mejora las respuestas de defensa de una manera sistémica permitiendo la protección contra los desafíos de patógenos en la parte aérea de las plantas, un fenómeno conocido como la resistencia inducida por micorrizas (RIM). La RIM se produce a través de las vías de defensa dependientes del ácido jasmónico (AJ) (Pozo & Azcon-Aguilar 2007). La naturaleza esencial de la vía de señalización de AJ para RIM ha sido confirmada por varios estudios de mutagénesis en plantas MA que involucran el mutante de biosíntesis de AJ (*spr2*), la sobreexpresión de prosistemina (Song *et al.* 2015) y la aplicación del inhibidor de la biosíntesis de AJ – el ácido salicilhidroxámico (Nair *et al.* 2015). La eliminación de las especies reactivas de oxígeno (EROs, [ROS] en inglés) mediada por el ácido ascórbico por la actividad elevada de la monodehidroascorbato reductasa, la disminución del nivel de peroxidación de lípidos también estuvo involucrada en RIM contra *Colletotrichum cf. gloeosporioides* (Cf) en dos genotipos de *Hypericum perforatum* (Richter *et al.* 2011). La RIM aumenta la preparación de una planta para contrarrestar un patógeno en el futuro, de forma análoga a la vacunación en seres humanos (Dowarah *et al.* 2021). Khaosaad *et al.* (2007) informaron sobre la bioprotección mediada por la RIM de plantas en el caso de *Gaeumannomyces graminis var. tritici*, un fitopatógeno fúngico que causa la enfermedad de Takeall en la cebada. Se observaron fuertes reacciones de defensa en las raíces micorrizadas de zanahoria en respuesta al desafío de *Fusarium oxysporum* (Benhamou *et al.* 1994). Se ha demostrado que los HMAs confieren protección a las raíces de la vid contra NPP (Li *et al.*

2006). Además, la acumulación de los compuestos fenólicos por RIM se reveló como un determinante importante para la protección de la palmera datilera contra *Fusarium oxysporum* (Jaiti *et al.* 2008), y la deposición de callosa mediada por RIM parecía ser el mecanismo subyacente para impartir la defensa contra un patógeno fúngico del pepino *Colletotrichum orbiculare* (Lee *et al.* 2005). Las plantas de tomate tratadas con *Funneliformis mosseae* mostraron una mayor actividad de las enzimas β -1,3-glucanasa, quitinasa, fenilalanina amoniliasa (FAL), lipoxigenasa (LOX) en las hojas tras la infección de *Alternaria solani* (Song *et al.* 2015). En el mismo estudio, se informó sobre la regulación ascendente de genes de defensa como los genes relacionados con la patogenicidad (PR1, PR2, PR3), LOX, aleno-óxido-ciclase, FAL tras el ataque de patógenos en comparación con plantas no micorrizadas, y la mayoría de estos genes no se vieron afectados en plantas tratadas solo con HMA (Song *et al.* 2015). Se encontró que *Rhizophagus irregularis* regula sistémicamente al alza los genes asociados con antiherbívoros: aleno-óxido-sintasa 1 (AOS1), 12-oxo-fitodienoato-reductasa 3 (OPR3), inhibidor de proteasa tipo I (IP-I) y FAL contra la oruga de la col (*Trichoplusia ni*) en la patata (Schoenherr *et al.* al. 2019). En un estudio realizado por Song *et al.* (2013), las plantas preinoculadas con *Glomus mosseae* dieron como resultado una respuesta de defensa mucho más fuerte mediante la inducción de cuatro genes relacionados con la defensa – lipoxigenasa D (LOXD), aleno óxido ciclase (AOC), inhibidores de serina proteasa (PI-I y PI-II) – en las hojas de las plantas de tomate contra una oruga masticadora *Helicoverpa arimigera*.

I.6.3. Inóculos autóctonos (nativos) y exóticos de HMAs

Aunque la mayoría de los estudios se han centrado en el uso de especies de HMAs de colecciones, los consorcios autóctonos de HMAs, aislados de los suelos contaminados (Enkhtuya *et al.* 2000) o suelos semiáridos (Caravaca *et al.* 2003), son más eficientes en estimular el crecimiento de las plantas que las especies de HMAs no autóctonos (Querejeta *et al.* 2006; Estrada *et al.* 2012). Oliveira *et al.* (2005) reportaron que las especies autóctonas de HMAs son fisiológica y genéticamente mejor adaptadas a las condiciones ambientales en las que se aislaron. Por lo tanto, los HMAs autóctonas tienen más probabilidades de sobrevivir y propagarse una vez inoculado en plantas que las especies no autóctonas de HMAs (Requena *et al.* 2001; Rowe *et al.* 2007).

La agricultura puede afectar a la abundancia de las especies de HMAs (Smith & Read 2008; Kivlin *et al.* 2011) reduciendo su presencia en los campos arados (Verbruggen *et al.* 2010; Oehl *et al.* 2017) - algunas especies pueden desaparecer mientras que otras son cosmopolitas y persisten en la mayoría de los campos agrícolas. Estos sistemas a menudo están dominados por unos pocos taxones seleccionados dentro del orden Glomerales de HMAs (Oehl *et al.* 2010). Por ejemplo, se encontró que un genotipo particular de *Funneliformis mosseae* tiene una distribución global, potencialmente relacionada con su propagación y adaptación exitosa a las condiciones agrícolas (Rosendahl *et al.* 2009). La labranza, los altos niveles de nutrientes (en particular el fósforo) y los períodos de barbecho frecuentes disminuyen la abundancia absoluta de propágulos de HMAs viables, como las esporas y el micelio infeccioso (Karasawa & Takebe 2011; Schnoor *et al.* 2011).

Por otro lado, las condiciones ambientales locales son drásticamente cambiadas por la agricultura (McLaughlin & Mineau 1995; Erisman *et al.* 2016) y los HMAs nativos no siempre son capaces de adaptarse a los cultivos exóticos y prácticas agrícolas introducidos. La colonización con un HMA depende de la identidad del cultivo-hospedador (Guzman *et al.* 2021). En general, la agricultura es un factor que cambia drásticamente cualquier medio ambiente natural, incluyendo las condiciones del suelo, y la vuelta al estado inicial de este suelo sería una tarea prácticamente imposible. Además, hay que tener en cuenta que los HMAs nativos pueden presentar un rango amplio de las respuestas cuando inoculan las plantas – desde parasíticas hasta mutualistas, especialmente con las plantas locales (Klironomos 2003), siendo este rango más amplio en comparación con los HMAs exóticos seleccionados (en ambos casos las respuestas positivas son más frecuentes que negativas).

Los HMAs son un componente clave de la comunidad microbiana del suelo que contribuyen al desarrollo de suelos saludables y la sostenibilidad agrícola (Bender *et al.* 2016). Sin embargo, la intensificación agrícola, caracterizada por un alto aporte de nutrientes, baja diversidad de cultivos y alta frecuencia de labranza reducen la diversidad de taxones de HMAs en los suelos agrícolas (Helgason *et al.* 1998; Verbruggen & Kiers 2010; Rillig *et al.* 2016; Hontoria *et al.* 2019), comprometiendo las funciones y beneficios potenciales de los HMAs en paisajes agrícolas (Gottshall *et al.* 2017; Manoharan *et al.* 2017; Xu *et al.* 2017; de Graaff *et al.* 2019).

En los sistemas naturales, se ha documentado bien una relación positiva entre la composición de la comunidad de plantas y HMAs (Landis *et al.* 2004; Hiiesalu *et al.* 2014; Martínez-García *et al.* 2015; Chen *et al.* 2017) pero los mecanismos subyacentes aún no están claros (Kokkoris *et al.* 2020). Las comunidades de plantas podrían filtrar los HMAs (Šmilauer *et al.* 2020) o los HMAs podría estar impulsando la composición de la comunidad de plantas (Tedersoo *et al.*

2020). Si las comunidades de plantas pueden moldear positivamente a las comunidades de HMAs en los sistemas agrícolas (Verbruggen & Kiers 2010), las comunidades de HMAs empobrecidas podrían reforzarse aumentando la diversidad de cultivos en paisajes agrícolas intensivos dominados por grandes áreas de monocultivos. Comprender si el aumento de la diversidad de cultivos puede reforzar las comunidades de HMAs que podrían beneficiar a los sistemas agrícolas sostenibles requiere una investigación exhaustiva de los mecanismos subyacentes entre la diversidad de cultivos y HMAs en los paisajes agrícolas (Guzman *et al.* 2021).

Los HMAs no siempre están estrechamente vinculados con el aumento de la productividad de los cultivos (Ryan & Graham 2018; Zhang *et al.* 2019), pero son importantes para la multifuncionalidad general del agroecosistema a través del 'desempeño y la sostenibilidad del sistema' que pueden reducir los insumos externos negativos (Rillig *et al.* 2019).

A diferencia de la introducción de nuevas especies de HMAs en un ecosistema, el uso de un inóculo basado en los HMAs de origen local puede ser una opción más adecuada debido a su mejor adaptación a las condiciones predominantes (Lambert *et al.* 1980), y también evitaría los riesgos ecológicos de la introducción de especies foráneas (Schwartz *et al.* 2006). Varios estudios han demostrado un crecimiento vegetal y un rendimiento nutricional superiores o similares de los HMAs de origen local en comparación con los seleccionados extranjeros (Requena *et al.* 2001; Klironomos 2003; Caravaca *et al.* 2003; Tchabi *et al.* 2010; Pellegrino *et al.* 2011; Estrada *et al.* 2013a, b; Pellegrino & Bedini 2014).

En contraste, también hay informes donde los aislados de los HMAs no nativos han proporcionado mayores beneficios a los hospedadores que los nativos (Requena *et al.* 2001; Tian *et al.* 2004; Schreiner 2007). Requena *et al.* (2001) encontraron que la inoculación con HMA exótico *Glomus intraradices* promovió un crecimiento más rápido de *Anthyllis* que la inoculación con una mezcla de HMAs nativos durante el primer año después del trasplante de las plántulas en un área semiárida degradada. Schreiner (2007) obtuvo una mayor eficacia del aislado no nativo de *G. mosseae* en comparación con la mezcla nativa de HMAs (*Glomus mosseae*, *Glomus intraradices* y *Scutellospora calospora* aislados de suelo de Jory) para promover el crecimiento y la absorción de nutrientes en esquejes de la vid 'Pinot Noir', que crecen en suelos Jory. Más recientemente, Garg y Pandey (2015, 2016) han encontrado mayores beneficios con los aislados exóticos de *Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae* sobre la mezcla salina nativa aislada de suelos salinos en plantas de gandul (*Cajanus cajan*) que crecen en condiciones de estrés salino.

Pellegrino *et al.* (2011) sugieren que los inóculos nativos y exóticos pueden ser igualmente efectivos para aumentar el crecimiento de las plantas.

I.6.4. Importancia de varios cultivos agrícolas, objeto de estudio, e impacto de las MAs en ellos

La inmensa mayoría de los cultivos agrícolas pueden formar las micorrizas arbusculares (Tab. I.1.2), cuyos beneficios para la agricultura están ampliamente descritos (Kuila & Ghosh 2022). Dado que el objeto de esta Tesis Doctoral fueron 10 cultivos agrícolas de alta importancia a nivel mundial (olivo, pistachero, almendro, cerezo, tomate, pimiento, pepino, maíz, soja, girasol; Tab. I.1.2), a continuación, se presenta una descripción detallada de cada uno de estos cultivos, su importancia a nivel mundial y español y su relación con las micorrizas arbusculares.

Cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo)

Los cultivos leñosos objeto de estudio de esta tesis doctoral fueron olivos, pistacheros, almendros y cerezos – 4 cultivos importantes tanto en España como a nivel mundial (Tab. I.6.10; Tab. I.6.11).

Tab. I.6.10. Superficie, rendimiento y producción de cultivos de olivo, pistachero y almendro en 15 países mayores productores y a nivel mundial en 2020 (FAOSTAT).

	Pais	Olivo, superficie, ha	Olivo, rendimiento de aceitunas, kg/ha	Olivo, producción de aceitunas, t	Pais	Pistachero, superficie, ha	Pistachero, rendimiento, kg/ha	Pistachero, producción, t	Pais	Almendro con cáscara, superficie, ha	Almendro con cáscara, rendimiento, kg/ha	Almendro con cáscara, producción, t
1	España	2.623.720	3.102	8.137.810	EE.UU.	150.543	3.149	474.004	EE.UU.	505.858	4.685	2.370.021
2	Italia	1.145.520	1.927	2.207.150	Turquía	381.847	776	296.376	España	718.540	580	416.950
3	Túnez	3.642.569	549	2.000.000	Irán	162.960	1.166	190.000	Australia	39.301	5.646	221.886
4	Marruecos	1.068.895	1.318	1.409.266	China	27.158	2.954	80.227	Irán	76.392	2.151	164.348
5	Turquía	887.077	1.484	1.316.626	Siria	60.363	1.150	69.403	Turquía	52.370	3.040	159.187
6	Argelia	438.828	2.460	1.079.508	España*	49.534	289	14.337	Marruecos	209.233	643	134.436
7	Egipto	100.826	9.253	932.927	Madagascar	13.280	385	5.113	Siria	71.476	1.721	123.017
8	Siria	696.363	1.122	781.204	Tunisia	27.618	113	3.116	Italia	52.650	1.529	80.520
9	Portugal	379.440	1.904	722.580	Afganistán	2.196	1.263	2.774	Túnez	171.385	362	62.000
10	Argentina	132.946	2.757	366.503	Australia	1.411	1.038	1.464	Argelia	34.542	1.761	60.832
11	Arabia Saudí	30.960	11.775	364.546	Kirguistán	602	1.493	899	China	12.551	3.585	45.000
12	Perú	21.845	7.976	174.238	Uzbekistán	2.249	327	735	Chile	9.057	4.546	41.174
13	Jordania	59.761	2.896	173.083	Jordania	172	3.454	594	Afganistán	22.134	1.776	39.307
14	Libia	238.759	723	172.519	Pakistán	155	2.710	420	Libia	60.396	574	34.688
15	Lebanon	62.868	2.169	136.384	México	263	395	104	Portugal	52.340	604	31.610
	Mundo	12.763.184	1.852	23.640.307	Mundo	830.826	1.354	1.125.305	Mundo	2.162.263	1.915	4.140.043

* Datos de MAPA, 2020.

Tab. I.6.11. Superficie, rendimiento y producción de cultivos de cerezo dulce y cerezo ácido (guindos) en 15 países mayores productores y a nivel mundial en 2020 (FAOSTAT).

	Pais	Cerezo dulce, superficie, ha	Cerezo dulce, rendimiento, kg/ha	Cerezo dulce, producción, t	Pais	Cerezo ácido (guindas), superficie, ha	Cerezo ácido (guindas), rendimiento, kg/ha	Cerezo ácido (guindas), producción, t
1	Turquía	82.729	8.763	724.944	Federación Rusa	39.817	6.399	254.800
2	EE.UU.	34.400	8.573	294.900	Turquía	12.788	9.154	189.184
3	Chile	39.645	6.444	255.471	Ucrania	19.900	8.775	174.630
4	Uzbekistán	12.718	14.552	185.068	Serbia	19.601	8.456	165.738
5	Irán	24.033	6.827	164.080	Polonia	24.200	6.326	153.100
6	Italia	29.010	3.598	104.380	Irán	25.930	4.692	121.651
7	Grecia	20.550	4.562	93.740	Uzbekistán	4.984	14.175	70.650
8	España	27.760	2.959	82.130	EE.UU.	12.788	4.948	63.276
9	Ucrania	10.000	6.355	63.550	Hungría	13.460	4.566	61.460
10	Bulgaria	10.630	4.923	52.330	Bielorrusia	6.081	8.841	53.763
11	Federación Rusa	10.427	4.891	51.000	Azerbaiyán	5.204	8.556	44.524
12	Polonia	9.900	5.030	49.800	Romania	2.740	12.212	33.460
13	Siria	30.317	1.392	42.206	Albania	3.159	5.459	17.246
14	Rumania	3.200	11.763	37.640	Alemania	1.870	7.054	13.190
15	Alemania	6.020	6.113	36.800	Macedonia de Norte	1.821	5.432	9.892
	Mundo	445.068	5.863	2.609.550	Mundo	217.960	6.786	1.479.045

1. Olivo y MA

El olivo (*Olea europaea* L.) es un cultivo tradicional de la cuenca del Mediterráneo, donde fue originado entre 3500 – 4000 a.C. al norte del mar Muerto (Zohary & Spiegel-Roy 1975; Navas López 2020). Su expansión de oriente a occidente, recorriendo todo el Mediterráneo, fue principalmente causada por el tránsito de las civilizaciones y el aprendizaje de la propagación vegetativa. Con esta técnica se pudo conseguir multiplicar rápidamente un genotipo deseado para fijar un fenotipo de interés (Kaniewski *et al.* 2012). Esto conllevó a una rápida aparición de variedades de

olivo por todo el Mediterráneo, seleccionadas dependiendo de las características de interés para su propagación como tamaño del fruto, rendimiento graso o adaptación al ambiente que le rodea. Esta última característica junto a la longevidad del cultivo causó el confinamiento de las variedades a su zona de origen, siendo poco difundidas y reduciendo la transferencia de sus caracteres de interés a otras zonas geográficas a lo largo del tiempo (Navas López 2020).

En 2020 el cultivo de olivo a nivel mundial ocupa 12.763.184 ha (0,88% de la superficie agrícola cultivada) (Tab. I.1.2). La producción de olivos asciende a 23.640.307 t (Tab. I.6.10) con rendimiento medio de 1.852 kg/ha, siendo España el mayor productor (2.623.720 ha, 3.102 kg/ha, 8.137.810 t), seguido por Italia (1.145.520 ha, 1.927 kg/ha, 2.207.150t), Túnez (3.642.569 ha, 549 kg/ha, 2.000.000 t).

El cultivo del olivo ocupó en España en 2019 un total de 2.435.127 ha (MAPA 2020) para aceituna de almazara y siendo el principal productor de aceite del mundo (Navas López 2020). En 2020, según los datos de MAPA, el cultivo de olivo en España ocupó 2.623.721 ha (MAPA 2022c) de los cuales 2.041.340ha son de secano, 582.381 ha son de regadío. 171.152 ha de olivar están destinados para la producción de aceituna de mesa (MAPA 2022c) (mayormente en provincias de Sevilla, Badajoz, Cáceres, Huelva) y 2.452.569 ha están destinados para la producción de aceituna de almazara (mayormente en provincias de Jaén, Córdoba, Granada, Sevilla, Ciudad Real, Badajoz, Málaga, Toledo). El rendimiento medio de olivo para la aceituna de almazara en los árboles en producción en secano es 2.589kg/ha y en regadío – 5.684 kg/ha (MAPA 2022c). La comunidad de Andalucía lidera la producción de aceituna de almazara (1.545.255 ha, 6.245.132 t), seguida por Castilla-La Mancha (380.176 ha, 616.828 t), Extremadura (197.497 ha, 313.876t), Cataluña (108.150 ha, 157.616 t).

En España se ha encontrado una amplia variabilidad genética, repartida por todo el territorio, constituida por 272 variedades tradicionales catalogadas hasta la fecha (Rallo *et al.* 2005). Solamente 24 de ellas se consideran variedades principales (Barranco 2008). A pesar de esta gran variabilidad genética, pocas variedades son las que copan la mayoría de la superficie cultivada, como es el caso de Picual y Hojiblanca (58,6% y 17,8% en Andalucía, respectivamente, según el Plan Director del Olivar Andaluz; Navas López 2020).

El olivo se cultiva en cientos de variedades diferentes para producir frutos para el consumo de mesa y para aceite en diversas áreas geográficas del mundo. Esta especie tiene sus orígenes ligados al surgimiento de algunas de las civilizaciones más antiguas (hace unos seis milenios), siendo considerado el árbol más emblemático de la cuenca mediterránea (Besnard *et al.* 2018). En las últimas dos décadas, la creciente demanda internacional de aceite de oliva y aceitunas de mesa ha propiciado la expansión del cultivo del olivo en otros países como Australia, Chile, Argentina o Perú (Torres *et al.* 2017). La superficie olivarera total cosechada en el mundo es de 10,7 millones de hectáreas, siendo España el mayor productor (2,6 millones de hectáreas), por encima de Túnez (1,6 millones de hectáreas) e Italia (1,2 millones de hectáreas) (Willer & Lernoud 2019).

El aceite de oliva ha sido aceptado internacionalmente como un producto natural saludable, moldeado culturalmente desde los primeros tiempos de la historia de la civilización occidental y el componente principal de la dieta mediterránea, mientras que sus beneficios para la salud, como las actividades anticancerígenas, anticolesterológicas y antioxidantes, están bien documentadas. conocido (Rodríguez-Cohard *et al.* 2019; Souilem *et al.* 2017). En la actualidad, la producción mundial de aceite de oliva es de unos 2,5 millones de toneladas, siendo más del 80% en los países mediterráneos (Seçmeler & Galanakis 2019).

En olivo existen numerosos estudios que reportan los beneficios de la simbiosis con HMAs, existiendo una gran diversidad de especies capaces de formar esta asociación (Chliyah *et al.* 2015; Palla *et al.* 2020) de las cuales al menos 21 especies fueron detectadas en España (Semane *et al.* 2018). Se ha comprobado como el establecimiento de plántulas mejora significativamente tras su micropropagación (Binet *et al.* 2007) ya que la simbiosis aumenta la adquisición de nutrientes por parte de la planta (Tekaya *et al.* 2017, Jiménez-Moreno *et al.* 2018; Boutaj *et al.* 2020a), su crecimiento y desarrollo (Chenchouni *et al.* 2020), y mejora el perfil bioquímico de la aceituna y el aceite (Kara *et al.* 2015). Ante estreses abióticos, se ha informado que la simbiosis olivo-HMA aumenta la tolerancia de las plantas en situaciones de salinidad (Kavroulakis *et al.* 2020) o sequía (Bompadre *et al.* 2013; Ouledali *et al.* 2018).

En lo que respecta al papel de biocontrol de los HMAs contra las enfermedades del olivo, se han reportado numerosos ejemplos en la literatura (Poveda & Baptista 2021). En este sentido, uno de los mecanismos de acción de los HMAs frente a los patógenos del olivo es la capacidad de modificar completamente la microbiota vegetal, como consecuencia de establecer la simbiosis y modificar el perfil nutricional de la rizosfera (Mechri *et al.* 2014). Se han realizado numerosos estudios de invernadero y de campo con el objetivo de reducir los daños en olivo por *Verticillium dahliae* mediante el uso de HMAs. En condiciones de invernadero, la inoculación radical con las especies *Paraglomus occultum*, *Glomus etunicatum*, *G. fasciculatum* y *G. clarum* disminuye el efecto nocivo causado por *V. dahliae*, aumentando el peso fresco y seco de brotes y raíces y la tasa de número de hojas (Khriebe *et al.* 2019). Asimismo, la de

un inóculo de consorcio de micorrizas con 26 especies de los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Entrophospora* y *Scutellospora*, y de una especie sola *Rhizophagus irregularis* redujo significativamente la severidad de la enfermedad y el porcentaje de plantas muertas (Boutaj *et al.* 2019).

La planta del es una especie altamente micorrizotrófica arbuscular (Hayman *et al.* 1976: Roldán-Fajardo & Barea 1986; Calvente *et al.* 2004), y se ha establecido claramente que la presencia de micorrizas provoca crecimiento vegetativo (Citernesi *et al.* 1998; Estaún *et al.* 2003; Porras-Piedra *et al.* 2005; Castillo *et al.* 2006; Briccoli Bati *et al.* 2009; Dag *et al.* 2009) y permite una mayor tolerancia a los estreses causados por trasplante, sequía, alta temperatura o salinidad (Binet *et al.* 2007; de Rougement 2007; Porras-Soriano *et al.* 2009; Meddad-Hamza *et al.* 2010). Actualmente solo se dispone de unos pocos datos (por ejemplo, Estaún *et al.* 2003; Chatzistathis *et al.* 2013) sobre el papel de los HMAs en la absorción y asignación de nutrientes de la aceituna.

Es bien conocido el beneficio de los HMAs en el desarrollo de las plantas de olivo (Seifi *et al.* 2014). El establecimiento de una asociación simbiótica entre los HMAs y el sistema radical de la planta puede influir en las enfermedades causadas por nematodos y hongos del suelo (Castillo *et al.* 2006; Binet *et al.* 2007; Jung *et al.* 2012). Los HMAs pueden mejorar la eficiencia de las raíces de las plantas para absorber agua, macro y microelementos del suelo. Además, los HMAs pueden proteger las plantas de olivo contra el estrés ambiental, como la salinidad del suelo (Rinaldelli & Mancuso 1996) la sequía (Porras-Soriano *et al.* 2009) y patógenos como el marchitamiento por *Verticillium* (Karajeh & Al-Raddad 1999). Los HMAs mejoran la salud y el vigor de las plantas de olivo y minimiza el estrés (Calvente *et al.* 2004). Con menos estrés, hay una mayor resistencia de las plantas a patógenos y plagas y una reducción en el uso de pesticidas (Fred & Davies 2000). Otros beneficios incluyen un mayor crecimiento de las plántulas de olivo, así como una mayor formación de raíces adventicias de los esquejes (Ganz *et al.* 2002; Meddad-Hamza *et al.* 2010; Chatzistathis *et al.* 2013; Briccoli Bati *et al.* 2014).

Los resultados ofrecidos por Karajeh y Al-Raddad (1999) demostraron que los usos de *Glomus mosseae* mejoran la tolerancia de las plántulas de olivo a la marchitez por *Verticillium* lo que corrobora con otras investigaciones para otras especies (Idoia *et al.* 2004; Karagiannidis *et al.* 2002). Boutaj *et al.* (2019) mostraron que un consorcio de HMAs (25 especies de *Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Entrophospora* y *Scutellospora*) y una cepa pura de *Glomus irregulare* (aislado DAOM 197198), aplicados en los plantones de olivo var. Haouzia en condicione de vivero, pueden reducir la severidad de la enfermedad causada por *Verticillium dahliae* y disminuir la cantidad de las plantas muertas. Sin embargo, otros estudios demostraron que los usos de HMAs no aportaron beneficios para superar los síntomas en olivo causados por *V. dahliae* (Porras-Soriano *et al.* 2006; Kapulnik *et al.* 2010).

La producción *in vitro* de microplántulas de olivo es una biotecnología en desarrollo que se adapta bien a los nuevos métodos de producción de plantas. El objetivo de la técnica es eliminar los microorganismos patógenos, pero también elimina los beneficiosos como los hongos micorrícicos, que ayudan a las plantas a afrontar el estrés del trasplante (Ruíz Lozano *et al.* 1996; Porras-Soriano *et al.* 2009) una vez que están colocados en condiciones normales de cultivo. La inoculación rutinaria de plantas jóvenes en el vivero ha sido una estrategia sugerida (Plenchette 2000).

2. Pistachero y MA

El cultivo de pistachero (*Pistacia vera* L.) a nivel mundial ocupa 830.826 ha (0,06% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab. I.1.2). La producción de pistacheros asciende a 1.125.305 t (Tab. I.6.10) con rendimiento medio de 1.354 kg/ha, siendo EE.UU. el mayor productor (150.543 ha, 3.149 kg/ha, 474.004 t), seguidos por Turquía (381.847 ha, 776 kg/ha, 296.376t), Irán (162.960 ha, 1.166 kg/ha, 190.000 t).

Según los datos estadísticos del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación en España en 2020 hubo 49.534ha de las plantaciones de pistachero (33.835ha en secano y 15.699ha en regadío, de los cuales en producción estaban 10.749ha en secano y 4.678ha en regadío) (MAPA 2022c). El rendimiento medio de los pistachero en producción en secano en 2020 era 739 kg/ha, mientras que en regadío – 1.366 kg/ha (MAPA 2022c), con la producción total de 14.337 toneladas de los pistachos en cáscara. Castilla-La Mancha lidera en la superficie de plantaciones con 37.941ha, seguida por Andalucía (4.244ha), Castilla y León (2.234ha), Extremadura (1.587ha), Región de Murcia (951ha), Comunidad de Madrid (882ha), Aragón (808ha) (MAPA 2022c). Las provincias de Ciudad Real, Toledo, Albacete y Cuenca tienen la mayor producción de pistacheros en secano, mientras que las provincias de Ciudad Real (3.324 ha), Albacete (3.146 ha), Toledo (2.329 ha), Badajoz (848 ha), Valladolid (840 ha) tienen la mayor producción de pistacheros en regadío.

Actualmente este cultivo está en un crecimiento rápido en España – con crecimientos en el año 2020 del 31 % en secano y del 20 % en regadío, para el que el 63 % de la superficie no ha entrado aún en producción (MAPA 2021). Para enero de 2022 ya se informaba sobre 56.000ha de pistacheros a nivel nacional de los cuales más de 46.000ha cultivaban en Castilla-La Mancha o más de 82% de la superficie total (ABC CASTILL LA MANCHA 2022).

El género *Pistacia* es miembro de la familia Anacardiaceae con 11 especies y el pistacho (*Pistacia vera* L.), es la única especie con semillas lo suficientemente grandes para el cultivo comercial (Ferguson & Kallsen 2016). Los pistachos son nativos del noreste de Irán, el sur de Turkmenistán y Afganistán. Los bosques de pistachos silvestres todavía se encuentran en lugares secos en estas áreas (Abrishami 1995; Parfitt *et al.* 2012). El pistacho inicialmente se extendió hacia el oeste desde la antigua Persia, su centro de diversidad, hacia la Europa mediterránea (Abrishami 1995). Hoy en día, la producción comercial de pistacho se ha extendido lejos de sus orígenes históricos en Eurasia, incluso cruzando océanos hacia el suroeste de EE. UU. y el sur de Australia. A diferencia del bosque de plantas silvestres de Eurasia, todos los huertos de producción modernos son árboles compuestos (injertados); los cultivares seleccionados por sus cualidades hortícolas brotaron en plántulas o portainjertos clonales. Actualmente, el 90 % de la superficie cultivada y la producción mundial de pistachos se encuentra en Irán, EE. UU., Turquía y Siria (Parfitt *et al.* 2012; FAO 2017).

El pistacho es un árbol caducifolio, dioico, polinizado por el viento. Crece lentamente hasta una altura de unos 6-9 m (Crane & Iwakiri 1985). En plantaciones comerciales modernas en los EE. UU., Australia y algunos países europeos, los árboles están orientados a un solo tronco para facilitar que las cosechadoras sacudan el tronco. En las regiones históricas de cultivo de pistacho, donde todavía se realizan cosechas manuales, se permite que los árboles crezcan hasta convertirse en un arbusto con múltiples troncos. Las hojas, que nacen alternativamente en el crecimiento de los brotes de la temporada actual, son pinadas compuestas con un número par de folíolos (de dos a cuatro) y un solo folíolo terminal (Abrishami 1995; Hormaza & Wünsch 2007).

Conocido coloquialmente como "nuez", el pistacho es en realidad una drupa semiseca que consta de un grano de color amarillento a verde encerrado en una cáscara delgada y dura (endocarpio) y una cáscara carnosa circundante, un pericarpio, que consiste en un mesocarpio y un exocarpio. El espacio entre el caparazón endurecido y el casco blando permite la división longitudinal del caparazón dentro del casco intacto (Pearson *et al.* 1996; Doster & Michailides 1995; Hormaza & Wünsch 2007).

El pistachero es un cultivo muy apreciado por su fruto comestible, el pistacho, que se consume como alimento para picar, y también se utiliza como ingrediente principal de algunas bebidas, aceites, embutidos, quesos y dulces. Aunque es originario de la cuenca mediterránea, actualmente se cultiva en los cinco continentes. Los principales productores son Irán y Estados Unidos, con más del 70% de la producción total (Faostat 2013). Después de una larga historia de domesticación, existen más de 50 variedades cultivadas de pistacho con pocas diferencias morfológicas y fisiológicas entre ellas, relacionadas principalmente con el tamaño de la semilla, el tiempo de floración y la tasa de producción (Spina 1984). Como muchos otros árboles frutales, este cultivo es difícil de enraizar y requiere un patrón para la propagación vegetativa. Si bien el portainjerto no influye en las características distintivas de cada variedad, se han reportado amplias diferencias en el vigor de producción y longevidad dependiendo de esta selección (Tarango Rivero 1993). Además, el porcentaje de injertos exitosos se considera el factor clave para la prosperidad del cultivo de pistacho. Por lo tanto, el uso de un portainjerto de yema apropiado es un tema clave que debe considerarse cuidadosamente para cualquier área determinada (Ferguson *et al.* 2005a).

La elección del patrón y su estado general probablemente sean los factores más influyentes en el cultivo del pistachero. Se prefieren las plantas nativas debido a la disponibilidad de especímenes y la falta de problemas de adaptación. Así, en EE.UU., *Pistacia atlantica* Desf. y *Pistacia integerrima* Stewartson son de uso común (Guerrero *et al.* 2005), así como algunos híbridos interespecíficos de *P. atlantica* × *P. integerrima* (UCB1 y PGII) (Ferguson *et al.* 2005a). *P. atlántica* Desf. también prevalece en Marruecos, Túnez, Argelia, Irak e Irán (Guerrero 2011), mientras que *P. vera* L. se usa ampliamente en Irán, Turquía, Siria y Túnez, junto con las poblaciones de *P. khinjuk*, una especie estrechamente relacionada (Sheibani 1996). *Pistacia terebinthus* L. es el principal patrón en España, Italia y Australia (Hobman & Bass 1986; Caruso *et al.* 1990).

Aznarte-Mellado *et al.* (2014) analizaron la viabilidad de *Pistacia terebinthus* L. tratada diferencialmente con micorrizas o fitohormonas y utilizada como portainjertos para las yemas de *Pistacia vera*. Sus resultados, en una parcela experimental de 12.905 plantas, demuestran que las plantas tratadas con micorrizas alcanzaron ~80 % de injertos positivos, mientras que las plantas tratadas con fitohormonas y los controles tuvieron un 32,3 % y un 38,4 % de éxito, respectivamente (Aznarte-Mellado *et al.* 2014).

Varios estudios sobre el pistacho han indicado los efectos positivos de la simbiosis MA en la biomasa vegetal, el estado nutricional y la acumulación de osmoprotectores en diferentes portainjertos (p. ej., Abareghi, Bane Baghi, Sarakhs y Badami-Riz-e-Zarand) cultivados en condiciones de sequía. y condiciones de estrés por salinidad (Bagheri *et al.* 2012; Shamshiri & Fattahi 2014, 2016; Paymaneh *et al.* 2019).

Ferguson (1998) informó que la inoculación con HMA *Glomus intraradices* de tres portainjertos de pistacho (*P. atlantica*, *P. integerrima* y UCB1) en la etapa de 4-5 hojas resultó en mayor altura y peso fresco de raíces (Ferguson *et al.* 1998). La inoculación con diferentes HMAs (*Glomus clarium*, *G. etunicatum*, *G. fasciculatum*, *G. mosseae*, *G.*

intraradices, and *G. caledonium*, *Gigaspora margarita*) aumentó efectivamente el crecimiento de las especies de Pistacia (*P. vera*, variedades 'Siirt' y 'Kirmizi', *P. eurycarpa*, *P. atlantica* y *P. terebinthus*), la absorción de nutrientes (P y Zn) y el porcentaje de infección por micorrizas (Kafkas & Ortas 2009).

Abbaspour *et al.* (2012) encontraron que la colonización de HMA *Glomus etunicatum* mejoró la tolerancia a la sequía de las plántulas de *Pistacia vera* al aumentar la acumulación de compuestos de ajuste osmótico (azúcares solubles, proteínas, flavonoides, prolina), actividad enzimática, antioxidante y nutricional (mayor contenido de P, N, K, Ca, Zn y Cu). Parece que la formación de MA mejoró la tolerancia a la sequía de las plantas de pistacho, lo que incrementó la biomasa de la planta hospedadora y su crecimiento (Abbaspour *et al.* 2012). La inoculación con HMAs *Glomus mosseae* y *Glomus intraradices* mejora la tolerancia a la sequía de los cultivares de pistacho (*Pistacia vera*, cv. Qazvini y cv. Badami-Riz-e-Zarand), al menos en parte, a través de la absorción mejorada de iones minerales de difusión lenta, como PO_4^{2-} y Zn^{2+} (Bagheri *et al.* 2012). Además, la colonización con HMAs proporciona un mejor ajuste osmótico que puede correlacionarse con la acumulación de K^+ en las porciones superiores de las plantas inoculadas. Las plantas con micorrizas tenían concentraciones más altas de P, K, Zn y Mn que las plantas sin micorrizas, independientemente de las condiciones de humedad del suelo (Bagheri *et al.* 2012).

Paymaneh *et col.* (2019) en un experimento de maceta totalmente factorial, donde probaron cuatro comunidades indígenas de diferentes HMAs (dos provenientes de suelos con salinidad alta y dos – con salinidad baja), detectaron una mejora sistemática de la nutrición mineral del pistacho por parte de las comunidades de HMAs. Las comunidades de HMAs mejoraron sistemáticamente la tolerancia del pistacho a la salinidad en términos de mantener una mayor adquisición de fósforo por parte de su hospedadora. Una de las comunidades de HMAs de suelo salino (dominada por *Rhizophagus*) mostró una tolerancia particular a la salinidad en términos de mantener altas tasas de colonización de raíces de pistacho. Curiosamente, otra de las comunidades de HMAs de suelos de baja salinidad confirió una tolerancia significativa del pistacho a la salinidad en términos de mantener su adquisición de fósforo bajo estrés. Esto significa que los rasgos beneficiosos de los microorganismos simbióticos de las plantas pueden ocurrir desacoplados de la presión selectiva en su rango nativo (Paymaneh *et al.* 2019).

Además, la simbiosis MA mejoró el crecimiento de las plantas y aumentó la tolerancia de los pistachos contra el estrés por cadmio (Rohani *et al.* 2019).

El HMA *Funneliformis mosseae* en simbiosis con portainjertos de pistacho (tres de *Pistacia vera*, cv. Badami-Riz-e-Zarand, Qazvini, Sarakhs, y cuarto – UCB1) ayudaron a aumentar la tolerancia al estrés por sequía y salinidad, y minimizaron los efectos tóxicos de los compuestos oxidantes producidos por el estrés (Fattahi *et al.* 2021). Las plantas micorrizadas mostraron un equilibrio nutricional y un equilibrio oxidativo óptimos. Además, los HMAs ayudaron a que los portainjertos de pistacho acumularan menos Na^+ y Cl^- en las hojas y raíces bajo estrés por salinidad (Fattahi *et al.* 2021).

La inoculación con *Rhizophagus irregularis* confirió una mayor resistencia a la salinidad del suelo en las plantas de pistacho y estimuló la absorción de nutrientes y el mantenimiento de la homeostasis iónica, un mayor contenido de agua relativo (CAR) y osmoprotección, partición de iones tóxicos, mantenimiento de la integridad de la membrana y la expresión de genes relevantes para los iones (Abbaspour *et al.* 2021). Las plantas micorrizadas tenían mayor concentración de N, P, K, Ca, Mg y Fe en sus tallos tanto en condiciones normales como en condiciones de salinidad. Con la salinidad (250 mM de NaCl) el contenido de Na en tallo fue reducido en las plantas con HMA, mientras que las relaciones K/Na y Ca/Na fueron mayores en comparación con control (Abbaspour *et al.* 2021); también aumentó el contenido de la glicina betaína y el índice de estabilidad de la membrana.

3. Almendro y MA

El cultivo de almendro a nivel mundial ocupa 2.162.263 ha (0,15% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab. I.1.2). La producción de almendras con cascara asciende a 4.140.043 t (Tab. I.6.10) con rendimiento medio de 1.915 kg/ha, siendo EE.UU. el mayor productor (505.858 ha, 4.685 kg/ha, 2.370.021 t), seguidos por España (718.540 ha, 580 kg/ha, 416.950 t), Australia (39.301 ha, 5.646 kg/ha, 221.886 t).

Según los datos de MAPA España tiene 718.540 ha de los campos de almendro (MAPA 2022c) de los cuales 600.338 ha son de secano (mayormente en Andalucía con 195.215 ha, Castilla-La Mancha con 117.640 ha, Comunidad Valenciana 78.761 ha), 118.202 ha son de regadío (mayormente en Andalucía con 28.927 ha, Castilla-La Mancha con 23.363 ha, Aragón con 20.231 ha). El rendimiento medio de almendras con cascara de los árboles en producción en secano es 442 kg/ha y en regadío – 2.233 kg/ha (MAPA 2022c). Las provincias de Granada, Almería, Albacete y Castellón tienen la mayor producción de almendros en secano, mientras que las provincias de Albacete (16.400 ha), Zaragoza (11.517 ha), Sevilla (8.766 ha), Granada (9.160 ha) tienen la mayor producción de almendros en regadío.

Almendro, *Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb, pertenece a las rosáceas. Es la única especie del género *Prunus* cuyo interés comercial radica en sus semillas, mientras que las restantes especies de *Prunus* se cultivan principalmente por su pulpa jugosa o mesocarpio (frutos de hueso). Por esta razón, la almendra se clasifica como una nuez en lugar de una fruta de hueso a pesar de tener grandes similitudes genéticas con las demás especies de *Prunus* (Socias-Company *et al.* 2017). Representa uno de los primeros frutos secos domesticados por humanos, probablemente porque los granos de almendra representan una fuente de alimento nutritiva, compacta y relativamente no perecedera. Hasta la fecha, el cultivo de almendro está ampliamente distribuido en los cinco continentes del mundo, desde Asia hasta la cuenca del Mediterráneo, Australia, América del Norte y del Sur y Sudáfrica (Gradziel 2017).

En particular, el almendro es un cultivo tradicional y característico de la cuenca mediterránea, con una gran importancia social y económica debido a su gran superficie cultivada y su demarcación, mayoritariamente en zonas con condiciones climáticas y orográficas desfavorables (Arquero *et al.* 2013). En cuanto a la superficie, España lidera actualmente la superficie mundial en producción de almendro, con más de 650.000 ha, seguida de EE. UU. con más de 440.000 ha en 2018 (Arquero *et al.* 2013; FAO 2022). Sin embargo, EE.UU. es líder mundial en producción de almendras con casi dos millones de toneladas de almendras peladas y un rendimiento medio de aproximadamente 2500 kg/ha de almendra en grano, mientras que la producción de almendra en España es de casi 340.000 toneladas de almendras peladas con un rendimiento medio de aproximadamente 150 kg/ha de almendras en grano (FAO 2022). La producción de almendras en California, EE. UU., ocupa más del 80% de las almendras del mundo, y la superficie dedicada a este cultivo crece continuamente (USDA 2019; Traynor 2017).

En ambientes semiáridos, como la cuenca mediterránea, la agricultura de regadío se ve gravemente afectada por la escasez e irregularidad en la disponibilidad de los recursos hídricos, y se agrava con la progresiva incidencia del cambio climático (Iglesias *et al.* 2011; García-Tejero & Durán 2017). Según el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático IPCC (Barros & Field 2014), este hecho está propiciando escenarios de agotamiento de los recursos hídricos, con periodos más severos de menor precipitación durante los periodos húmedos, y olas de calor más pronunciadas durante el periodo de máxima demanda evapotranspirativa. Por lo tanto, se espera que la demanda de agua de cultivo aumente (30% en comparación con el consumo actual), promoviendo un desequilibrio entre la demanda de agua de riego y los recursos disponibles (García-Tejero *et al.* 2014). Bajo este escenario, es crucial adaptar diferentes estrategias y metodologías para aumentar la productividad del agua de riego, estableciendo las mejores estrategias para una gestión eficiente y sostenible del agua (García-Tejero *et al.* 2011; Comisión Europea 2022).

Como se mencionó anteriormente, el almendro se ha asociado tradicionalmente a áreas marginales de cultivo a lo largo de la cuenca mediterránea caracterizadas por condiciones climáticas, edáficas y orográficas desfavorables (Arquero *et al.* 2013). Sin embargo, la almendra se ha introducido como una potencial alternativa de cultivo en regiones no tradicionales de cultivo de almendras, en áreas caracterizadas por temperaturas moderadas en primavera-verano y alta humedad relativa. Así, se ha ido observando progresivamente un cambio de los sistemas tradicionales de cultivo de secano a sistemas más intensivos de cultivo del almendro basados en estrategias de altos insumos. Por ejemplo, encontramos estos dos escenarios (López-Moral *et al.* 2020) en el sur de la Península Ibérica: (i) zonas tradicionales de cultivo de almendros marginales (provincias de Almería y Granada) y (ii) zonas novedosas de cultivo intensivo de almendros con condiciones climáticas, edáficas y orográficas favorables al crecimiento y rendimiento del cultivo en todo el valle del Guadalquivir (provincias de Huelva y Sevilla, principalmente). Por tanto, la extensión del cultivo de almendro del primer escenario al segundo se ha llevado a cabo con el objetivo de mejorar la competitividad de la producción de almendros en el mercado mundial, es decir, aumentar notablemente la producción de almendra en grano (Arquero *et al.* 2013; Ollero-Lara *et al.* 2016; 2019).

Los cultivadores de almendros (*Prunus dulcis* (Mill.)) están reconociendo cada vez más que, si bien los insumos intensivos de agua, fertilizantes sintéticos y pesticidas han permitido aumentos significativos en el rendimiento en las últimas décadas, tales prácticas a menudo agotan los recursos naturales y pueden afectar la capacidad de los agroecosistemas para sostener la producción en el futuro (Vasilikiotis *et al.* 2020). Los sistemas de producción de almendros se están expandiendo rápidamente en California, EE. UU. (CDA 2018) y las prácticas de manejo comunes, como los suelos de las plantaciones desnudos durante un año, uso de agroquímicos y bajos aportes de materia orgánica (Bentley 2010; Lopus *et al.* 2010) están degradando los ecosistemas de los suelos y los servicios que proporcionan (Kroodsma & Field 2006; Schellenberg *et al.* 2012; Decock *et al.* 2017). Existe una necesidad creciente de desarrollar estrategias de manejo que mejoren la función ecológica del suelo y la biodiversidad para mantener el desempeño ambiental, social y económico de los sistemas de producción de almendros (Vasilikiotis *et al.* 2020). En particular, una mejor explotación de las interacciones beneficiosas entre plantas y microorganismos, como la simbiosis entre los almendros y los HMAs, podría ofrecer oportunidades para mejorar la productividad y promover los procesos ecológicos naturales del suelo (Thirkell *et al.* 2017).

Pocos estudios han informado sobre los almendros y los HMAs, pero se ha demostrado que los HMAs son capaces de colonizar los portainjertos de las especies de *Prunus* en las que comúnmente se injertan los almendros (Roldan-Fajardo *et al.* 1982; Calvet *et al.* 2001, 2004). Se ha demostrado que la colonización de micorrizas mejora el crecimiento de los árboles, la adquisición de nutrientes y la supresión de nematodos agalladores en huertos injertados (Calvet *et al.* 2004; Wu *et al.* 2011b).

La especie y la variedad de la planta hospedadora, así como el genotipo del hongo micorrícico, también afectan el resultado de las interacciones: la colonización de raíces de los cultivares de portainjertos de *Prunus* inoculados con HMAs varió del 7,6 % al 69,6 % según el portainjerto y la especie de HMA (Calvet *et al.* 2004; Wu *et al.* 2011a).

Se realizó un estudio a gran escala de huertos de almendros en el Valle Central de California para determinar el alcance de las asociaciones de micorrizas con las raíces y el impacto de las prácticas de manejo del huerto y las propiedades del suelo en las tasas de colonización de raíces por HMAs (Vasilikiotis *et al.* 2020). Las raíces en todos los huertos fueron colonizadas, con una tasa promedio general de 64,4%. Los huertos manejados orgánicamente tuvieron tasas más altas de colonización de raíces por HMAs (73,2 %) en comparación con los huertos manejados convencionalmente (62,1 %), principalmente debido a la presencia de cobertura vegetal del suelo. La elección de los portainjertos y la fumigación solo tuvieron efectos marginales, mientras que la inoculación en el trasplante aumentó la colonización de las raíces por HMAs de los árboles jóvenes en un 27% más en comparación con el control no inoculado. Estos resultados destacaron la presencia omnipresente de HMAs en los huertos de almendros comerciales y las influencias interactivas significativas de las prácticas de manejo comunes en la colonización de raíces por HMAs en condiciones de campo (Vasilikiotis *et al.* 2020).

Dada la creciente escasez de P y los impactos ambientales negativos asociados con el uso excesivo de fertilizantes fosforados, las micorrizas pueden aumentar la sustentabilidad agrícola al maximizar la absorción de P del suelo y la eficiencia del uso de fertilizantes (Gilbert 2009). Incluso si los suelos donde se cultivan los almendros no están actualmente limitados en P, las asociaciones de micorrizas harán una mayor contribución a la nutrición de las plantas a medida que disminuya la disponibilidad de fertilizantes fosforados Vasilikiotis *et al.* 2020. Los HMAs pueden mejorar aún más la eficiencia en el uso de los recursos al reducir la lixiviación de nutrientes, ya que aumentan la extensión de las zonas de intercepción de nutrientes (Cavagnaro *et al.* 2015; Bowles *et al.* 2018). Los hongos micorrícicos también se consideran un grupo funcional clave, que contribuye al mantenimiento de las abundantes y diversas comunidades microbianas del suelo que son fundamentales para la gestión agrícola sostenible (Vasilikiotis *et al.* 2020).

En los suelos que tienen baja abundancia o diversidad de micorrizas, como puede ser el caso de los huertos de almendros manejados intensivamente, las prácticas de manejo que aumentan la colonización de raíces por HMAs podrían ayudar a mejorar la eficiencia en el uso de los recursos y disminuir la huella ambiental de esta industria en rápida expansión (Vasilikiotis *et al.* 2020).

4. Cerezo y MA

El cultivo de cerezo FAOSTAT divide en dos partes a nivel mundial en 2020: cerezos dulces (*Prunus avium*, 445.068 ha) y guindos (cerezos ácidos, *Prunus cerasus*, 217.960 ha) (Tab. I.1.2). La producción de cerezos dulces a nivel mundial es 2.609.550 t (Tab. I.6.11) con la productividad media 5.863 kg/ha. Los países mayores productores de cerezo dulce son Turquía (82.729 ha, 724.944 t), EE.UU. (34.400 ha, 294.900 t) y Chile (39.645 ha, 255.471 t). España está en octava posición según datos de FAOSTAT con superficie de 27.760 ha y producción de 82.130 t. La producción de guindos (cerezos ácidos) a nivel mundial es de 1.479.045 t con el rendimiento medio de 6.786 kg/ha (Tab. I.6.11). Los mayores productores de guindos son Federación Rusa (39.817 ha, 254.800 t), Turquía (12.788 ha, 189.184 t), Ucrania (19.900 ha, 174.630 t). En España los guindos se cultivan en 150 ha y producen 590 t según datos de FAOSTAT.

Según los datos de MAPA (2022c) la producción de guindos y cerezos en España en 2020 fue en 27.911 ha de los cuales 14.304 ha eran en secano y 13.607 ha eran en regadío, y la producción total de 83.118 t. El rendimiento medio de los cerezos y guindos en producción fue 2.090 kg/ha en secano y 4.123 kg/ha en regadío. La producción de cerezos y guindos en España se concentra en Aragón (9.119 ha, 29.383 t), Extremadura (7.522 ha, 22.084 t), Cataluña (2.771 ha, 8.127 t), Andalucía (2.247ha, 6.993t). Las provincias mayores productores de cerezas y guindas son Zaragoza (24.139t), Cáceres (22.015 t), Tarragona (5.030 t).

El cerezo dulce (*Prunus avium*), se originó en Asia Menor cerca del Mar Negro y el Mar Caspio y es conocido como una de las especies frutales de mayor importancia económica en el mundo (Quero-García *et al.* 2017). La cereza dulce (*Prunus avium* L.) es una de las frutas carnosas más populares de primavera-verano que atrae a los consumidores por el color rojo, la jugosidad en la estructura, el buen sabor agridulce (Martínez-Romero *et al.* 2006; Serrano *et al.* 2005). Su valor nutricional y comercial otorga a la cereza dulce una gran importancia económica en más de cuarenta países de clima templado a nivel mundial donde los factores ambientales son favorables para su crecimiento (Di Matteo *et al.*

2017; Pallottino *et al.* 2013). La cereza dulce se cultiva principalmente para el mercado de productos frescos, mientras que una pequeña cantidad suele cultivarse exclusivamente para procesamiento (Chockchaisawasdee *et al.* 2016).

Muchos *Prunus* sp. y sus híbridos se utilizan como portainjertos en la fruticultura de hueso como *P. mahaleb* L., *P. avium* L., *P. cerasus* L., *P. canescens* Bois, *P. maackii* Ruprecht, *P. tomentosa* Thumb. etc. — para cerezas (Lang 2000); *P. cerasifera* Ehrh., *P. domestica* L., *P. munsoniana* W. Wight & Hedrick, *P. insititia* L. etc. — para ciruelas (Renaud *et al.* 1990; Jänes & Pae 2003).

La MA *in vitro* se ha establecido con éxito en plantas de *Prunus avium* propagadas axénicamente (Pons *et al.* 1983). Sin embargo, Gianinazzi *et al.* (1983) y Lovato *et al.* (1994) demostraron la importancia del establecimiento de micorrizas *post vitro* para mejorar el crecimiento y la uniformidad del cerezo silvestre. Esto también ha sido descrito para *Prunus cerasifera* por Fortuna *et al.* (1992) y Berta *et al.* (1995). Los beneficios máximos de HMAs requieren una eficiencia óptima del establecimiento de micorrizas. Para ello, se deben considerar tres factores principales: el momento de la inoculación micorrízica, el sustrato a utilizar y la elección de los HMAs (Lovato *et al.* 1996). Por ejemplo, el período de endurecimiento de las plántulas clonadas es mejor para la inoculación de micorrizas en piña (Guillemin *et al.* 1991), vid (Ravolanirina *et al.* 1989a), fresno (Lovato *et al.* 1994) y *Prunus cerasifera* (Fortuna *et al.* 1992). Además, los estudios de diferentes variedades de plantas de piña (Guillemin *et al.* 1992) y *Prunus cerasifera* (Fortuna *et al.* 1992) mostraron que la mejora del crecimiento por la MA está estrechamente relacionada con la cepa de HMA asociada.

Se han estudiado muchas especies de HMAs para determinar los efectos sobre los portainjertos micropropagados de *Prunus* sp. después del trasplante. El clon de *P. cerasifera* MrS2/5 (patrón para melocotón y ciruela) colonizado con *Rhizophagus intraradices* (syn. *Glomus intraradices*) y *G. mosseae* mostró un mayor crecimiento de tallos, ramificación de raíces, concentración de fósforo (P) de la planta y absorción total de P (Berta *et al.* 1995; Fortuna *et al.* 1996). Se investigaron los portainjertos de cerezo Gisela 5 (*P. cerasus* × *P. canescens*) y Edabriz (*P. cerasus*) en las asociaciones con *G. mosseae*, *R. intraradices*, *Claroideoglossum etunicatum* (syn. *G. etunicatum*), *R. clarus* (syn. *G. clarum*) y *Funneliformis caledonium* (syn. *G. caledonium*) (Aka-Kaçar *et al.* 2010). Todos estos HMAs elevaron las concentraciones de P en las plantas hospedadoras, mientras que el mayor peso seco de la raíz se detectó solo en varias combinaciones de hongos y portainjertos. También, en otro estudio, los portainjertos micropropagados de cerezo Gisela 5, Edabriz y Damil (*P. dawycensis*) tuvieron mayor contenido de P y Zn en la planta en la aclimatación después de la colonización con *G. mosseae* y *G. fasciculatum*, pero el aumento en el peso seco de tallo y raíz dependió de la combinación HMA-portainjerto (Yilmaz *et al.* 2010; 2020). Se determinó el impacto beneficioso de *R. intraradices* y *Septoglossum deserticola* en la absorción de P y el crecimiento (peso de la parte aérea, diámetro del tallo y formación de ramas) en portainjertos de cerezo Santa Lucia 64 (*Prunus mahaleb*) (Pinochet *et al.* 1995) y F 12/1 (*P. avium*) (Lovato *et al.* 2006).

El estudio de Pinochet *et al.* (1995) también determinó que los portainjertos de *Prunus mahaleb* Santa Lucia 64 lograron los valores más altos de N, P, S, Fe y Zn, mientras que los tratamientos con alto contenido de P incrementaron la absorción de Ca y Mn. La infección micorrízica temprana del portainjerto de cerezo Santa Lucia 64 por *Rhizophagus intraradices* confiere mayor capacidad de crecimiento en presencia del nematodo de las lesiones de la raíz *Pratylenchus vulnus* (Pinochet *et al.* 1995).

El estudio de Feldmane *et al.* (2020) determinó varios efectos positivos del HMA *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 sobre el crecimiento y contenido de P de las estacas verdes enraizadas de cerezo agrio 'Latvijas Zemais' 52, patrón de cerezo Gisela 5 (*P. cerasus* × *P. canescens*), y patrón de ciruela PU 20651. Un efecto común de la colonización fue el aumento del diámetro del cuello de la raíz y la correlación positiva entre el número de hojas y los parámetros de MA. El efecto de *Rhizophagus irregularis* sobre la biomasa vegetal y el contenido de P dependió del genotipo. Se detectó un efecto beneficioso del HMA sobre la masa de raíces y el contenido de P en raíces de 'Latvijas Zemais' 52.

La propagación por esquejes verdes todavía se usa ampliamente en los viveros como tecnología de bajos insumos. La inoculación con HMAs se implementó con éxito en el cultivo de tallos de *Prunus africana* (Hook.f.) Kalkman (Tchiechoua *et al.* 2020). Falta información sobre el papel de los HMAs en la propagación por esquejes verdes de otras especies de *Prunus* (Feldmane *et al.* 2020).

Dos especies de HMAs (*Glomus intraradices*, *Glomus caledonium*) introducidas durante la aclimatación *post vitro* se probaron para determinar los efectos de crecimiento en cerezo (*Prunus avium*), después del trasplante en dos tipos de suelos neutros desinfectados o no desinfectados (Cordier *et al.* 1996). Las plantas micorrizadas crecieron mejor que las plantas no micorrizadas en ambos suelos, con un alto nivel de colonización de micorrizas. Los efectos de las micorrizas en las plantas de *P. avium* y el desarrollo de micorrizas dependieron del tipo de suelo. En suelos no desinfectados que contenían una población de HMAs infecciosos pero ineficientes, el crecimiento de *Prunus* mejoró mediante la preinoculación con HMAs efectivos adaptados al tipo de suelo (Cordier *et al.* 1996). En otro ensayo de mismos autores se observaron variaciones clonales en el desarrollo de MA y la capacidad de respuesta de las micorrizas a *Glomus mosseae* en tres clones de *P. avium*. El efecto bioprotector de MA se demostró en un clon donde la presencia

de *G. mosseae* eliminó el impacto negativo de *Phytophthora cinnamomi* en el crecimiento de la raíz y del tallo Cordier *et al.* 1996.

Diferentes estudios sobre *Prunus* sp. han demostrado que los efectos beneficiosos esenciales de la MA ocurren solo en las combinaciones adecuadas de la planta hospedadora, los HMAs y el sustrato de crecimiento. Cambiar un componente conduce a otro resultado en las plantas hospedadora, por lo que la detección de las asociaciones más efectivas es crucial para la implementación exitosa de HMA en la producción de portainjertos.

Sharma *et al.* (2016) identificaron las esporas de *Glomus macrocarpum*, *G. mosseae*, *G. constrictum*, *G. fasciculatum*, *G. clarum*, *G. epigenum*, *Acaulospora scrobiculata*, *A. bireculata*, *Gigaspora albida*, *G. heterogama* y *Scutellospora pellucida* en el suelo rizosférico de cerezo (*Prunus avium* L.) en India. Las concentraciones de esporas variaban entre 240 y 550 esporas/g de suelo. Shruti *et al.* (2016) identificaron las esporas de *Glomus macrocarpum*, *G. mosseae*, *G. constrictum*, *G. fasciculatum*, *G. clarum*, *Acaulospora bireticulata*, *A. scrobiculata*, *Gigaspora albida* y *Scutellospora* spp. en el suelo rizosférico de cerezo (*Prunus avium* L.) en India. Estos datos demuestran la gran capacidad de las plantas de cerezo para albergar variadas especies de HMAs en sus raíces.

La aplicación de la mezcla de HMAs (*Glomus intraradices*, *G. mosseae*, *G. agregatum*, *G. etunicatum*) en el cultivo de 8 años de cerezo var. Dilema, portainjerto *Prunus mahaleb*, en la provincia Zaporizka, Ucrania, provocó un aumento de vigor de los árboles, cantidad de flores y productividad de frutas (Gerasko & Todorova 2020).

La aplicación de un inoculo de HMAs (mezcla de *Rhizophagus intraradices*, *R. clarus*, *Funneliformis mosseae*, *Claroideoglomus etunicatum*) en el cultivo de cerezo var. Vanda en Polonia (Głuszek *et al.* 2021) provocó el aumento significativo de productividad por árbol frente a un control con NPK (N 70 kg/ha, P₂O₅ 60 kg/ha, K₂O 80 kg/ha) durante cada uno de los tres años de estudio (2011, 2013, 2014, plantados en primavera de 2007), y en promedio fue 18,7 kg/árbol con HMAs frente a 14,0 kg/árbol en control (1250 árboles/ha). La vida media de las raíces finas de estos árboles fue 283 días con HMAs frente a 264 días en el control con NPK (Głuszek *et al.* 2021).

Cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino)

Los cultivos hortícolas estudiados en relación de su respuesta a las aplicaciones de un gel inoculante micorrízico ultrapuro de última generación fueron tomates, pimientos y pepinos importantes tanto en España como a nivel mundial (Tab. I.1.2; Tab. I.6.12).

Tab. I.6.12. Superficie, rendimiento y producción de cultivos de tomates, chiles y pimientos secos, chiles y pimientos verdes, pepinos y pepinillos en 15 países mayores productores y a nivel mundial en 2020 (FAOSTAT).

	Pais	Tomate, superficie, ha	Tomate, rendimiento, kg/ha	Tomate, producción, t	Pais	Chiles y pimientos secos, superficie, ha	Chiles y pimientos secos, rendimiento, kg/ha	Chiles y pimientos secos, producción, t	Pais	Chiles y pimientos verdes, superficie, ha	Chiles y pimientos verdes, rendimiento, kg/ha	Chiles y pimientos verdes, producción, t	Pais	Pepinos y pepinillos, superficie, ha	Pepinos y pepinillos, rendimiento, kg/ha	Pepinos y pepinillos, producción, t
1	China	1.107.485	58.482	64.768.158	India	683.000	2.492	1.702.000	China	734.961	22.655	16.650.855	China	1.278.152	56.941	72.779.781
2	India	812.000	25.336	20.573.000	Tailandia	88.177	3.662	322.886	México	157.911	17.848	2.818.443	Turquía	38.246	50.381	1.926.883
3	Turquía	181.879	72.598	13.204.015	China	46.048	6.680	307.593	Indonesia	314.772	8.808	2.772.594	F. Rusa	40.029	42.144	1.686.976
4	EE.UU.	110.439	110.716	12.227.402	Etiopia	168.346	1.758	295.981	Turquía	91.491	28.822	2.636.905	Irán	40.344	29.885	1.205.679
5	Egipto	170.862	39.396	6.731.220	Bangladesh	96.901	1.627	157.607	España	21.750	67.717	1.472.850	México	15.742	73.684	1.159.934
6	Italia	99.780	62.617	6.247.910	Pakistán	60.752	2.330	141.541	Egipto	58.402	18.075	1.055.605	Ucrania	54.100	18.716	1.012.530
7	Irán	129.058	44.841	5.787.094	Myanmar	109.548	1.287	140.980	Nigeria	101.350	7.520	762.174	Uzbekistán	23.993	33.874	812.728
8	España	55.470	77.752	4.312.900	Costa de Marfil	25.045	5.097	127.642	Argelia	22.152	32.397	717.659	España	7.730	102.831	794.880
9	México	84.926	48.717	4.137.342	Benín	22.287	4.888	108.934	EE.UU.	19.668	36.365	715.220	EE.UU.	37.393	17.287	646.414
10	Brasil	51.960	72.240	3.753.595	Ghana	14.513	7.458	108.231	Holanda	1.530	281.046	430.000	Egipto	27.242	22.503	613.031
11	Nigeria	844.445	4.374	3.693.722	Vietnam	67.125	1.447	97.118	Túnez	18.680	22.484	420.000	Japón	10.100	53.386	539.200
12	F.Rusa	80.765	36.843	2.975.588	Nepal	10.276	6.620	68.025	Italia	10.010	24.737	247.620	Kazakstán	22.078	24.358	537.775
13	Ucrania	74.900	30.044	2.250.300	Nigeria	36.605	1.709	62.556	Corea	35.533	6.851	243.424	Polonia	6.600	67.061	442.600
14	Uzbekistán	57.746	33.396	1.928.508	México	31.415	1.933	60.708	Niger	13.165	18.196	239.556	Indonesia	41.016	10.759	441.286
15	Argelia	26.311	62.165	1.635.616	Egipto	17.306	3.478	60.194	Kazakstán	9.776	23.276	227.548	Holanda	610	705.197	430.170
	Mundo	5.051.983	36.980	186.821.216	Mundo	1.615.140	2.574	4.157.205	Mundo	2.069.990	17.458	36.136.996	Mundo	2.261.318	40.356	91.258.272

5. Tomate y MA

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.), originado en América de Sur occidental y América Central, es un miembro de la familia de las solanáceas, que incluye varios otros cultivos económicamente importantes como la patata (*Solanum tuberosum* L.), el pimiento (*Capsicum annum* L.) y la berenjena (*Solanum melongena* L.), que representan una de las familias de plantas más valiosas para cultivos de hortícolas (Quinet *et al.* 2019).

El cultivo de tomate a nivel mundial ocupa 5.051.983 ha (0,35% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab. I.1.2). La producción de tomate asciende a 186.821.216 t (Tab. I.6.12) con rendimiento medio de 36.980 kg/ha, siendo China el mayor productor, seguida de lejos por India y Turquía. España tiene 55.468 ha de los campos de tomate (MAPA 2022c) de los cuales 315 ha son de secano (mayormente en País Vasco con 77ha, Andalucía con 65 ha, Principado de Asturias con 61 ha), 38.105 ha son de regadío al aire libre (mayormente en Extremadura con 23.494ha, Andalucía con 8.483 ha, Navarra con 2.075 ha) y 17.003 ha son de regadío en suelo protegido (en invernaderos) (mayormente en Andalucía con 12.437 ha, Región de Murcia con 2.305 ha, Galicia con 819 ha). El rendimiento medio de tomates en secano es 8.250 kg/ha, en regadío al aire libre – 70.962 kg/ha y en regadío con suelo protegido – 94.282 kg/ha. La producción total de tomate en España en 2020 fue 4.312.895 toneladas (MAPA 2022c). Las provincias de Badajoz, Sevilla, Cáceres, Cádiz tienen la mayor producción de tomates en regadío al aire libre (tomate industrial), mientras que las provincias de Almería, Granada, Murcia, Las Palmas, Málaga tienen la mayor producción de tomates en regadío con suelo protegido. En provincia de Badajoz se produjo 1.572.278 t de tomates en 20.172 ha (mayormente industriales), en provincia de Almería se produjo 797.351 t de tomates en 8.653 ha en su inmensa mayoría en los invernaderos (MAPA 2022c).

Los tomates contienen muchos compuestos que promueven la salud y se integran fácilmente como parte nutritiva de una dieta balanceada (Martí *et al.* 2016). Además de consumir frutas frescas, los consumidores usan tomates en productos procesados como sopas, jugos y salsas (Krauss *et al.* 2006; Li *et al.* 2018b). Durante la última década, los consumidores se han vuelto más conscientes de los alimentos como una fuente de beneficios para la salud y su papel en la prevención de varias enfermedades y disfunciones crónicas (Pem & Jeewon 2015).

La importancia nutricional de los tomates se explica en gran medida por sus diversos compuestos que promueven la salud, incluidas las vitaminas, los carotenoides, los compuestos fenólicos y α -tocoferol (Beecher 1998; Abushita *et al.* 1997; Liu *et al.* 2016; Li *et al.* 2018b). Estos compuestos bioactivos tienen una amplia gama de propiedades fisiológicas, que incluyen efectos antiinflamatorios, antialérgicos, antimicrobianos, vasodilatadores, antitrombóticos, cardioprotectores y antioxidantes (Raiola *et al.* 2014). Los tomates son ricos en carotenoides, lo que representa la principal fuente de licopeno en la dieta humana (Viuda-Martos *et al.* 2014). Los carotenoides y los compuestos polifenólicos contribuyen al valor nutricional de los tomates y mejoran sus atributos funcionales y cualidades sensoriales, incluidos el sabor, el aroma y la textura (Tohge & Fernie, 2015; Martí *et al.* 2016). Los tomates también tienen los antioxidantes naturales vitaminas C y E (Beecher 1998; Agarwal & Rao 2000; Martí *et al.* 2016), así como grandes cantidades de metabolitos, como sacarosa, hexosas, citrato, malato y ácido ascórbico (Li *et al.* 2018b).

La colonización de las raíces por HMAs aumenta los niveles de vitamina C (Ordookhani *et al.* 2013; Nedorost & Pokluda 2012), licopeno y actividad antiestrogénica de las frutas (Giovannetti *et al.* 2012) frente a los controles no inoculados.

Hart *et al.* (2014) inocularon frutos de tomate (*Solanum lycopersicum*) con dos cepas diferentes de HMA (*Rhizophagus irregularis*, *Funneliformis mosseae*) para probar su impacto en el contenido mineral de los frutos. El resultado mostró una mayor cantidad de minerales, principalmente N, P, Ca y Cu, en comparación con los frutos no micorrícicos. Además, la inoculación de tomate con *G. mosseae* antes de la siembra aumentó el porcentaje de frutos extragrandes, mientras que la coinoculación con *Trichoderma harzianum* y *G. mosseae* aumentó el contenido de licopeno (antioxidante importante) del tomate (Nzanza *et al.* 2012, Giovannetti *et al.* 2012). Ulrich *et al.* (2008) confirmaron que las plantas de tomate inoculadas con HMA tenían mayores contenidos de licopeno y β -caroteno, los cuales son compuestos potenciales para la prevención de algunos tipos de cáncer y están relacionados con un menor riesgo de enfermedades cardiovasculares (Böhm 2012; Calvo 2005; Rao & Rao 2007).

Las plantas micorrizadas tenían menos contenido de Na en los tallos de tomate (Al-Karaki 2001) que las plantas no micorrizadas cuando crecían en un suelo con un alto nivel de salinidad. La inoculación previa de los plantones de tomate con HMA *Funneliformis mosseae* mejoró el rendimiento y puede ayudar a aliviar los efectos nocivos del estrés salino en el rendimiento del cultivo (Al-Karaki 2006).

El mayor potencial hídrico del xilema del tomate y la mejor nutrición de K asociados con los HMAs indican que otros mecanismos distintos al aumento de la nutrición de P pueden ser importantes para las plantas micorrícicas cultivadas bajo estrés salino (Poss *et al.* 1985). Los posibles mecanismos para la mejora de la tolerancia a la sal por parte de los HMAs son la reducción del estrés hídrico de las plantas (Al-Karaki 2001; Augé 2001) y la dilución de iones tóxicos como Na y Cl^- (Al-Karaki 2001; Gupta & Mukerji 2000; Ruiz-Lozano *et al.* 1996).

Mihov y Tringovska (2010) realizaron la aplicación de biofertilizante (que contiene esporas de cuatro especies de hongos micorrícicos, así como bacterias fijadoras de N_2 y solubilizantes de P combinadas con fertilizantes minerales) en el cultivo de tomate con el abonado convencional tanto en control como en la parte tratada (115N, 69P, 366K). El rendimiento del tomate incrementó en 23% (desde 75.431 kg/ha hasta 92.671 kg/ha); el aporte energético total

requerido en los invernaderos sin calefacción aumentó un 1,4 %, sin embargo, disminuyó en 18 % por tonelada de tomate producido gracias a la aplicación del inoculante con HMAs (Mihov & Tringovska 2010).

El uso rutinario del inóculo de HMAs (*Funneliformis mosseae*, *Claroideoglossum claroideum*, *Funneliformis geosporum*, *Claroideoglossum etunicatum*, *Rhizophagus intraradices*) producido en la finca proporcionó un aumento modesto pero significativo en el rendimiento de los frutos de tomate (Douds Jr *et al.* 2016) con un cambio mínimo en el manejo de la finca, incluso en un suelo con alto contenido de P. La dependencia media de micorrizas basada en el crecimiento de los tallos fue significativa (12,5%), el rendimiento medio de los frutos durante el experimento de siete años aumentó en 6% gracias a las aplicaciones de HMAs (Douds Jr *et al.* 2016).

La inoculación con HMAs (*Funneliformis mosseae* o *Rhizophagus intraradices*) afecta positivamente la tolerancia a estrés hídrico en tomate (Chitarra *et al.* 2016), con una respuesta diferente de la planta dependiendo de la especie de HMA involucrada. Las plantas tratadas con HMAs tuvieron mayor vigor, densidad estomatal en hojas, reducción de los niveles de fitohormona ABA y de H₂O₂, aumento de las concentraciones de prolina en las condiciones de estrés hídrico (Chitarra *et al.* 2016).

En el estudio de Volpe *et al.* (2018) se evaluó en maceta el impacto de dos especies de HMAs (*Funneliformis mosseae* y *Rhizophagus intraradices*) sobre la tolerancia al estrés hídrico de un cultivar comercial de tomate (San Marzano nano) bajo el ataque de la plaga de pulgones. Se observó un efecto positivo en la defensa indirecta del tomate hacia los pulgones en términos de mayor atracción de sus enemigos naturales, de acuerdo con la caracterización de los compuestos orgánicos volátiles (COVs) liberados. Los resultados sugieren que los dos HMAs pueden desencadenar diferentes estrategias de adaptación contra el estrés ambiental, con *F. mosseae* que parece más efectivo en la producción de COVs y *R. intraradices* en los parámetros de rendimiento de la planta considerados, por ejemplo, los que llevan a una eficiencia significativamente mayor en el uso del agua bajo un estrés hídrico severo. Además, *R. intraradices* demostró ser eficaz en la respuesta al estrés biótico y abiótico combinado, este último en términos de atracción de los enemigos naturales hacia los pulgones (Volpe *et al.* 2018).

En el estudio de Bowles *et al.* (2016) el genotipo de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) micorrízico 76R (denominado MYC+) bien caracterizado y el genotipo *rmc* de tomate mutante no micorrízico se cultivaron en una granja orgánica con un régimen de riego deficitario y un régimen de pleno riego de control con el reemplazo de la evapotranspiración. La MA aumentó los rendimientos de frutos comerciales en ~25% en ambos regímenes de riego, pero no afectó la biomasa de los tallos. En ambos regímenes de riego, las plantas MYC+ tenían concentraciones más altas de N y P en la planta (p. ej., 5 y 24 % más altas en las hojas en la fase de cuaje, respectivamente), conductancia estomática 8 % más alta, tasas fotosintéticas 7 % mayores, y mayor cuajado de frutos (Bowles *et al.* 2016).

La aplicación de HMAs en el cultivo de tomate híbrido F1 Faino (Candido *et al.* 2015) mejoró el vigor de las plantas (altura, diámetro y peso seco de tallo, índice de área foliar), la eficiencia de uso de agua de riego y el rendimiento de frutos comerciales (desde 65.700 kg/ha en control hasta 72.500 kg/ha en la parte tratada, o +10%).

Los HMAs pueden proteger a las plantas contra la salinidad al aliviar el estrés oxidativo inducido por la sal (Latef & Chaoxing 2011). La micorrización de las plantas de tomate (cv. Zhongzha105) en suelo con NaCl 0, 50 y 100 mM alivió la reducción inducida por la sal de la colonización de raíces, el crecimiento, el área foliar, el contenido de clorofila, el peso fresco de una fruta y el rendimiento de las frutas que fue mayor en comparación con las plantas no micorrizadas 42, 33 y 107% respectivamente (Latef & Chaoxing 2011). Las concentraciones de P y K fueron más altas en plantas tratadas con HMA *Funneliformis mosseae* en comparación con las plantas no micorrizadas cultivadas en condiciones no salinas y salinas. La concentración de Na fue menor en plantas con MA cultivadas en condiciones no salinas y salinas. La colonización por HMA estuvo acompañada por un aumento de la actividad de superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), peroxidasa (POD) y ascorbato peroxidasa (APX) en hojas de plantas de control y afectadas por la sal. Además, la inoculación con HMA provocó una reducción en el contenido de malondialdehído en comparación con las plantas no micorrizadas, lo que indica un menor daño oxidativo en las plantas salinizadas (Latef & Chaoxing 2011).

En el estudio de Schubert *et al.* (2020) las plantas de tomate inoculadas con *Rhizophagus irregularis* se cultivaron bajo diferentes concentraciones de fosfato y en sustratos utilizados en la producción industrial de tomate. Las pruebas revelaron que la reducción de abono de fosfato al 80% y el uso de sustrato mixto permiten el establecimiento de la MA sin afectar el rendimiento. Al comparar frutos verdes de plantas no micorrizadas y micorrizadas, se descubrió que los genes expresados diferencialmente posiblemente estén involucrados en los procesos que regulan la maduración y la nutrición de la fruta (Schubert *et al.* 2020). Los frutos rojos de las plantas micorrizadas de tomate mostraron una tendencia de valores Brix más altos y mayores niveles de carotenoides en comparación con los de las plantas no micorrizadas. Los aminoácidos libres exhibieron niveles hasta cuatro veces más altos en los frutos rojos debido a la MA, lo que demuestra el potencial de la micorrización para aumentar el valor nutricional de los tomates en la producción industrializada (Schubert *et al.* 2020).

El estudio de Fracasso *et al.* (2020) con las inoculaciones de *Rhizophagus intraradices* (diferentes productos y concentraciones) en el cultivo de tomates (cv Zelig) mostró que el período vegetativo y la altura de la planta fueron más cortos en las plantas inoculadas que en las plantas-testigo; además, la inoculación con HMA aumentó la producción de frutos al mejorar el contenido de clorofila en condiciones de estrés hídrico, la eficiencia fotosintética y la eficiencia de uso de agua.

La aplicación de HMAs *Funneliformis mosseae* y *Septoglomus constrictum* y la aplicación del 50% de la dosis recomendada de fertilizante NPK en el cultivo de tomate proporcionó el mismo rendimiento que la dosis completa de fertilizante en la variante sin inocular (Ziane *et al.* 2017). En un suelo tipo vertiso las plantas necesitaban tanto la fertilización como la inoculación con HMAs para lograr un crecimiento y rendimiento óptimos, y la aplicación de HMAs puede compensar la reducción de fertilizantes químicos, ofreciendo un sistema de cultivo más sostenible y respetuoso con el medio ambiente (Ziane *et al.* 2017).

La aplicación de HMA *Funneliformis mosseae* en los tomates puede reducir la severidad de la enfermedad de marchitamiento bacteriano (*Ralstonia solanacearum*) en 21-35% y aumentar la cosecha de frutos en 43-46% (Ambardar 2011).

La aplicación de HMAs mejoró el crecimiento y productividad de las plantas de tomate en las condiciones de estrés salino (Basak *et al.* 2011, Huang *et al.* 2013; Damaiyanti *et al.* 2015).

La inoculación con HMA *Glomus clarum* de las plantas de tomate tanto en condiciones normales como las de estrés hídrico produjo una mayor conductividad hidráulica de las raíces por unidad de masa seca; esto favoreció considerablemente la conductancia estomática y por tanto una mayor tasa fotosintética y un mayor crecimiento en biomasa seca de la parte aérea de las plantas y en el área foliar (Dell'Amico *et al.* 2002).

La aplicación de HMA *Glomus cubense* solo o junto con humus de lombriz (10 t/ha) en el cultivo de tomate provocó mayor vigor de las plantas (Durand Cos *et al.* 2013) y productividad (35.990 kg/ha en control, 52.240 kg/ha con HMA solo, 73.470 kg/ha con HMA más humus de lombriz) con mayores beneficios netos frente a control.

La aplicación de HMA *Funneliformis mosseae* solo o junto con las bacterias promotoras de crecimiento de las plantas *Azospirillum brasilense* o *Pseudomonas fluorescens* en el cultivo de tomate provocó mayor vigor y productividad de las plantas frente a control con abonado NPK 100-25-50 kg/ha (Hernández & Chailloux 2004). La cosecha en control fue 30.150 kg/ha, con *Funneliformis mosseae* – 34.260 kg/ha (+14% frente a control), con *F. mosseae*+ *A. brasilense* – 33.070kg/ha (+10%), con *F. mosseae*+ *P. fluorescens* – 33.070 kg/ha (+10%) (Hernández & Chailloux 2004).

La colonización de las raíces de tomate con HMAs *Funneliformis mosseae* o *Rhizophagus irregularis* mejora el vigor de las plantas y el contenido de P (Habibzadeh & Moosavi 2014). a diferentes niveles de aplicación de abono fosforado (desde 2 hasta 15 mg de P por kg de suelo en forma de KH₂PO₄).

La aplicación de HMA *Glomus fasciculatum* en el cultivo de tomate hidropónico no tiene influencia en el crecimiento vegetativo y absorción de nutrientes, pero puede aumentar la cantidad de frutos y la cosecha de los frutos (5% en el sistema hidropónico abierto, 7% en el sistema cerrado) (Dasgan *et al.* 2008).

La inoculación de tomate cv. Pusa Ruby con diferentes HMAs (*Glomus mosseae*, *Glomus fasciculatum*, *Glomus aggregatum*, *Glomus constrictum*, *Acaulospora scrobiculata*, *Gigaspora gigantea*) puede aumentar el vigor de las plantas (longitud de raíces, altura de tallos, peso de raíces y tallos) y la absorción de N, P y K (Rizvi *et al.* 2015).

Kowalska *et al.* (2015) encontraron que la aplicación de HMAs en el cultivo de tomate hidropónico no tuvo efecto sobre la cosecha de frutos ni en el sustrato de fibra de coco, ni en el sustrato de lana de roca, pero aumentó el contenido del ácido ascórbico (vitamina C) en 18% y el contenido de los azúcares solubles en 13%.

El uso de HMAs (*Claroideglomus etunicatum* y *Rhizophagus irregularis*) puede proporcionar beneficios para el desarrollo de las plántulas de tomate en condiciones de vivero sin suelo y podría ser de particular interés en condiciones de agricultura orgánica (Oseni *et al.* 2010). Las plántulas inoculadas con HMAs exhibieron un mejor rendimiento de trasplante en un cultivo hidropónico en vermiculita debido a su mayor peso fresco y seco de los tallos y raíces, relación más alta raíz/tallo, mayor relación del área foliar, mayor tasa de crecimiento relativo. La inoculación con HMAs resultó en un 23% de colonización de raíces en el medio de vermiculita (Oseni *et al.* 2010).

Las plantas micorrizadas (con *Glomus fasciculatum* y *Acaulospora laevis*) inoculada con el patógeno del marchitamiento del tomate *Fusarium oxysporum* f sp *lycopersici* mostró una resistencia considerable al patógeno y un aumento en el peso seco de los tallos y raíces, la altura y el grosor del tallo en comparación con las plantas sin micorrizas inoculadas con el patógeno del marchitamiento (Manila & Nelson 2013). La colonización con HMAs (*Glomus fasciculatum* o *Acaulospora laevis*) de las plantas de tomate indujo los cambios bioquímicos con la presencia del fitopatógeno del marchitamiento *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, y aumentó significativamente la concentración de nutrientes minerales, clorofila, proteína, aminoácidos, almidón, azúcares y contenido fenólico (Manila & Nelson 2014), mejorando el crecimiento y la resistencia de las plantas contra la enfermedad.

La colonización con HMA *Funneliformis mosseae* activa el efecto priming y mejora la resistencia del tomate al tizón temprano (*Alternaria solani*) al estimular la respuesta de defensa sistémica, y la vía de señalización del ácido jasmónico es esencial para la resistencia provocada por micorriza a la enfermedad (Song *et al.* 2015).

En el ensayo de Song *et al.* (2010) después del establecimiento de la red micelial común (RMC) por el HMA *Glomus mosseae* entre plantas de tomate, la infección de plantas 'donantes' con el patógeno *Alternaria solani* condujo a aumentos en la resistencia a la enfermedad y en las actividades de las enzimas defensivas putativas, peroxidasa, polifenol oxidasa, quitinasa, β -1,3-glucanasa, fenilalanina amoniaco-liasa y lipoxigenasa en plantas "receptoras" vecinas sanas. Las plantas "receptoras" no infectadas también activaron seis genes relacionados con la defensa cuando las RMCs conectaron plantas "donantes" atacadas por *A. solani*. Este hallazgo indica que las RMCs pueden funcionar como un conducto de comunicación subterráneo planta-planta mediante el cual la resistencia a enfermedades y las señales de defensa inducidas pueden transferirse entre las plantas vecinas sanas y las infectadas por patógenos, lo que sugiere que las plantas pueden "escuchar" las señales de defensa de las plantas vecinas atacadas por patógenos a través de CMN para activar defensas antes de ser atacadas (Song *et al.* 2010).

La aplicación de HMAs (mezcla de *Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae*) en el cultivo de tomate no tuvo efecto estadísticamente significativo en el vigor y rendimiento, pero aumentó la concentración de P, N, K, S, Ca, Mg, Na, citrato en frutos (Chouyia *et al.* 2022).

El cultivo de tomates (tres diferentes cultivares) en fibra de coco inoculado con HMAs (*Glomus* spp.) tuvo aumento de las concentraciones de P, Fe, Mn, Zn en los frutos en comparación con las plantas no micorrizadas (Majkowska-Gadomska *et al.* 2022).

El cultivo intercalado de tomate con albahaca inoculado con HMA alivia con éxito el estrés del marchitamiento producido por *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (FOL) incluso sin contacto directo con la raíz (Aza *et al.* 2022). La adición de HMA aumenta la tolerancia de la planta huésped al marchitamiento por *Fusarium* al afectar la morfología de la raíz del tomate y la dinámica de exudación. Los estudios *in vitro* de la germinación de microconidios de FOL en los exudados de raíces de tomate revelaron una tasa de germinación significativamente más baja en los exudados de raíces de tomates colonizados con HMA intercalados con albahaca que en los exudados de tomate intercalado con tomate (Aza *et al.* 2022).

Según Paskovic *et al.* (2021), la inoculación con HMA aumentó significativamente los contenidos de N, Mg y fenoles didrofilicos en las plantas de tomate.

Zheng *et al.* (2020) probaron la aplicación de HMA en los tomates cultivados hidropónicamente. Primero, aplicaron *Rhizophagus irregularis* o *Funneliformis mosseae* en tomates cultivados en arena durante aproximadamente 4 semanas, y luego cultivaron hidropónicamente estos tomates inoculados con HMAs durante 6 semanas. Las plantas micorrizadas mantuvieron un mayor contenido de clorofila, mayor tasa fotosintética neta y un mayor desarrollo de raíces, lo que promovió mayor crecimiento de los tomates cultivados hidropónicamente.

Duc *et al.* (2018) investigaron los impactos de los HMAs *Septoglomus deserticola* y *Septoglomus constrictum* en la tolerancia de las plantas de tomate al estrés combinado por sequía y calor. Bajo estrés por sequía, calor y sequía+calor, ambos simbiontes fúngicos pueden moderar el estrés oxidativo al disminuir la peroxidación lipídica, el nivel de peróxido de hidrógeno y mejorar las actividades de las enzimas antioxidantes de las hojas y raíces, sin embargo, el mejor rendimiento fue en las plantas con *S. constrictum*. En las condiciones de sequía sola y de estrés combinado la inoculación con *S. constrictum* mejoró la conductancia estomática, el potencial hídrico de la hoja y el contenido relativo de agua, elevó la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (F_v/F_m) y la producción de biomasa de los hospedadores en comparación con las plantas no inoculadas mientras que estas mejoras en las plantas con *S. deserticola* no eran evidentes. En conjunto, los resultados de Duc *et al.* (2018) indicaron que la inoculación con HMAs, particularmente con *S. constrictum*, tuvo una influencia positiva en la tolerancia de las plantas de tomate al estrés por sequía y calor.

6. Pimiento y MA

El género *Capsicum* comprende un grupo grande y diverso de plantas que producen frutos de pulpa que varían de dulces a picantes (Finger & Pereira 2016). Originario de las regiones tropicales de América Latina, fue domesticado hace 10.000 a 12.000 años, extendiéndose desde Chile hasta el sureste de los Estados Unidos, las especies de *Capsicum* son cultivadas y apreciadas en todo el mundo. Hay cinco especies domesticadas en el género, con características y distribución distintas (Finger & Pereira 2016). *Capsicum annuum* es la especie más popular y diversa. Las otras cuatro especies, *C. frutescens*, *C. baccatum*, *C. pubescens* y *C. chinense*, por lo general tienen su cultivo restringido a países o regiones particulares.

Los pimientos pertenecen a un grupo de especies botánicas con características únicas, que producen frutos carnosos con una amplia gama de sabores picantes además de frutos dulces sin capsaicina (Finger & Pereira 2016). La

planta es perenne, pero se cultiva como un cultivo anual. La planta parece un arbusto de 120 cm de altura con muchos brotes laterales, aunque también se cultivan plantas pequeñas con fines ornamentales, es autógena, pero presenta polinización cruzada dentro y entre especies (Reche Marmol 2010).

El mercado de las frutas es enorme con una amplia gama tanto de productos procesados, como frutas frescas y con fines ornamentales (Finger & Pereira 2016). Los productos procesados incluyen salsas, encurtidos, pimentón, pimienta seca partida, frutos secos enteros, mermeladas y productos medicinales. La diversidad de color, formato y sabor de los frutos son algunas de las razones de su apreciación, pero la característica más importante es su picor, debido a la presencia de capsaicina secretada por las glándulas presentes en la placenta del fruto. El consumo de pimienta ayuda a la digestión y es una fuente importante de sustancias antioxidantes, como la vitamina C, los carotenoides y la vitamina E.

La FAO distingue en sus estadísticas los cultivos de chiles y pimientos secos y de chiles y pimientos verdes (frescos) (Tab. I.6.12). Los chiles y pimientos secos ocupan 1.615.140 ha en el mundo (0,11% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab. I.1.2), con el rendimiento de 2.574kg/ha y producción total de 4.157.205 t, siendo los mayores productores India, Tailandia y China. En España no hay estadística de sobre la producción de chiles y pimientos secos. Pero hay datos sobre la producción de las guindillas (chiles, *Capsicum* spp.) (MAPA 2022c) gran parte de las cuales son secadas. En España el cultivo de la guindilla ocupa 166 ha (16 ha en secano, 147 ha en regadío al aire libre, 3 ha en regadío con suelo protegido) con la producción total de 2.882 t y rendimientos de 3.443 kg/ha en secano, 18.718kg/ha en regadío al aire libre, 27.000kg/ha en regadío con suelo protegido. La producción de la guindilla se concentra en Navarra, País Vasco, Canarias y Andalucía.

Los chiles y pimientos verdes (frescos) ocupan 2.069.990 ha en el mundo (0,14% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab. I.1.2), con el rendimiento medio de 17.458kg/ha y producción total de 36.136.996 t (Tab. I.6.12), siendo el mayor productor China con 16.650.855t, seguido de lejos por México e Indonesia según datos de FAOSTAT. En España según los datos de MAPA el cultivo de los pimientos frescos ocupa 21.587 ha (143 ha en secano, 6.162 ha en regadío al aire libre, 15.282 ha en regadío con suelo protegido) con la producción total de 1.469.969 t (MAPA 2022c) y rendimientos de 6.505 kg/ha en secano, 36.687 kg/ha en regadío al aire libre, 81.295 kg/ha en regadío con suelo protegido. La mayor producción de pimientos frescos En España se concentra en Andalucía (14.470 ha y 1.047.920 t), especialmente en la provincia de Almería (11.955 ha y 942.757 t), seguida por la Región de Murcia (1.493 ha y 165.061t), Comunidad Valenciana (839 ha y 69.808 t), Galicia (1.074ha y 56.101 t) y Castilla-La Mancha (1.009 ha y 40.962 t).

La aplicación en campo de una mezcla de inóculo comercial de *Glomus* spp. fue probada en el cultivo de pimienta picante (*Capsicum annuum* L. var. *longum*), cv. Szegedi (Hernádi *et al.* 2012) – el inoculante micorrízico aumentó el rendimiento en más del 65 % en comparación con las plantas de control no tratadas.

La inoculación con HMA (*Funneliformis mosseae*) solo y la aplicación de HMA + abono de P (100 kg/ha de P₂O₅) durante 2013, 2014 y 2015 aumentaron el rendimiento del pimienta rojo (cv. Inan 3363) hasta en un 25 % en comparación con el tratamiento de control específicamente en los años productivos (Almacá *et al.* 2021).

La inoculación micorrízica de plantas de chile piquín (*Capsicum annuum* L. var. *glabriusculum*) con *Rhizophagus irregularis* y *Glomus fasciculatum* incrementó la altura de planta y el rendimiento del cultivo en 61% y 135%, respectivamente, en relación con las plantas testigo sin inocular (Rodríguez-del-Bosque 2003). Dependiendo del estado fenológico de las plantas y de la disponibilidad de fósforo, los niveles de propágulos de HMAs nativos modificaron los patrones de colonización funcional de las raíces y consecuentemente los contenidos de N, P y otros macro y micronutrientes en los tallos (Jiménez-Leyva *et al.* 2017).

El-Sarkassy *et al.* (2017) mostraron que la aplicación de HMA (*Glomus fasciculatum*) dio un efecto positivo y mejoró todos los parámetros de crecimiento de la planta de pimienta en todos los niveles de estrés salino (2000 ppm y 4000 ppm) actuando como un bioestimulante del crecimiento. Todos los tratamientos de ácido húmico y HMA, ya sea solos o en combinación bajo diferentes niveles de estrés salino, aumentaron el contenido de prolina, N, P, K y pigmentos fotosintéticos, actividades de peroxidasa y catalasa, mientras que el contenido de Na disminuyó en las plantas de pimienta (El-Sarkassy *et al.* 2017). Se observó que, la interacción entre el ácido húmico y HMA aumentó el efecto positivo de la inoculación de micorrizas en las plantas de pimienta.

Douds & Reider (2003) mostraron que la aplicación de HMAs puede aumentar los rendimientos de pimienta cv Camelot entre un 14 y un 23 % (1997 y 1999) en las parcelas abonadas con compost y un 34 % (1997) con fertilizantes químicos.

Douds Jr *et al.* (2012) realizaron siete años de los ensayos en campo con varios cultivares de pimienta morrón (*Capsicum annuum* L.) cada año para ver el efecto de HMAs (*Glomus mosseae*, *G. claroideum*, *G. geosporum* o *G. etunicatum* además de *G. intraradices*) en una finca convencional de hortalizas con alto contenido de P disponible en el suelo, típico de la región del Atlántico medio de los EE. UU. (159 mg/kg de suelo). En general, el rendimiento medio de

frutos no fue significativamente diferente entre las plantas inoculadas y las no inoculadas; sin embargo, el cultivar Boynton Bell mostró una respuesta positiva significativa a la inoculación (9,1%) a lo largo de los años. Los resultados de este estudio de siete años ilustran la confiabilidad del método en finca de producción de inóculo de HMAs, sin embargo, la falta de una respuesta de rendimiento significativa para la mayoría de los cultivares estudiados refleja el debate actual en torno al papel funcional de los HMAs en suelos con alto contenido de P (Douds Jr *et al.* 2012).

Se informó que los HMAs están asociados con el pimiento e incluso si el grado de asociación fue variado, se encontró que todas las muestras estudiadas de plantas de pimiento formaban asociación con la micorriza arbuscular (Gashua *et al.* 2015). Como todas las demás plantas, la asociación de micorrizas con la raíz de pimiento tiene diferentes beneficios mutualistas y contribuye a la producción de pimiento. La inoculación de pimiento con el HMA tuvo una diferencia significativa en la madurez del fruto, el rendimiento económico y la tolerancia a enfermedades sobre el control (Long *et al.* 2008). El efecto general de las MAs en la producción de pimiento es el aumento del vigor y la productividad de las plantas (38-75% más de la cosecha dependiendo de la concentración de inóculo de HMA *Funneliformis mosseae*) (Trimananda & Syafruddin 2018).

Un informe de investigación muestra que el inoculante nativo de HMA, *Glomus claroideum*, en comparación con un inoculante comercial, *Glomus intraradices*, afectó positivamente la producción de chile, resultando en plantas más vigorosas con una mayor área foliar y una mayor relación tallo/raíz, lo que aceleró la fructificación y mejoró la calidad y dio lugar a una mayor cantidad de propágulos fúngicos en el suelo (Castillo *et al.* 2009). De manera similar, otros estudios muestran que hubo diferencias significativas en la altura de la planta, el peso fresco y seco del tallo y de la raíz y la longitud de la raíz entre plantas de pimiento inoculadas y de control (Tanwar *et al.* 2013). En algunos suelos problemáticos en los que el P no está disponible para la planta, las micorrizas pueden cambiar el P inmóvil a P disponible para aumentar la producción de la planta de pimiento (Trimananda & Syafruddin 2018).

La inoculación doble y la inoculación múltiple de plantas de pimiento morrón con *Glomus mosseae*, *Acaulospora laevis* y *P. fluorescens* aumentaron el crecimiento, la tasa fotosintética, el número de frutos, el peso de los frutos, el contenido total de N y P tanto al nivel de P bajo o reducido como en las plantas muy fertilizadas (Tanwar *et al.* 2013).

Otros estudios también muestran que el uso de HMA a partir de un inóculo nativo en la agricultura contribuye a mejorar el estado nutricional de la planta, lo que se refleja en el aumento del área foliar, peso fresco de raíz y fruto de las plantas de chile evaluadas (Sánchez-Roque *et al.* 2016).

Los informes de investigación también muestran que los HMAs son muy importantes para controlar la pudrición del cuello (*Phytophthora capsici*) en la producción de pimiento (Fauziyah *et al.* 2017). El uso de HMAs podría controlar la intensidad de la enfermedad de la pudrición del cuello de pimiento en las plántulas de pimiento plantadas en el suelo infectado. El tratamiento con HMA fue más efectivo para suprimir la tasa de progreso de la enfermedad donde la esterilización del suelo con vapor de agua caliente durante 3 horas aún no pudo controlar los patógenos (Fauziyah *et al.* 2017).

Se informa que la inoculación previa de las plántulas de pimiento verde con HMAs tiene efectos de mejora positivos en la reducción de los efectos del estrés salino al mejorar el crecimiento de la planta, el rendimiento de la fruta y la absorción de nutrientes con los niveles de salinidad relativamente medios (Al-Karaki 2017). La cosecha de frutos de los pimientos verdes tratados con HMA *Funneliformis mosseae* regados con agua de grifo (ECw=0,5 dS/m) aumentó desde 82 t/ha en control hasta 113 t/ha en las plantas micorrizadas (+38%); en las parcelas regadas con agua medianamente salina (ECw=2,4 dS/m) el aumento de cosecha fue desde 62 t/ha hasta 88 t/ha (+48%) (Al-Karaki 2017). Los HMAs alivian los efectos perjudiciales de la salinidad en el crecimiento, mejoran la nutrición (mayores concentraciones de K y P y menores concentraciones de Na en el tejido foliar) y alivian los impactos de la salinidad en la estabilidad de la membrana celular, en condiciones de alta concentración de P y alta salinidad (Al-Karaki 2017; Beltrano *et al.* 2013). Por lo tanto, el uso de HMAs proporciona un tratamiento sostenible y ambientalmente seguro para mejorar la tolerancia a la salinidad (Beltrano *et al.* 2013).

Otro estudio también muestra que las plantas inoculadas con *G. intraradices* tuvieron menor peroxidación lipídica, por lo que se puede decir que estas plantas tienen una ventaja bajo estrés salino y la aplicación de *G. intraradices* sería más efectiva como estrategia de defensa de las plantas de pimiento en las condiciones de estrés salino a largo plazo (Çekiç *et al.* 2012).

Pereira *et al.* (2016) hicieron la revisión de numerosos artículos sobre los efectos positivos de los HMAs en la nutrición, el crecimiento y el rendimiento de *Capsicum* spp., prestando especial atención a las interacciones HMA-patógeno, las respuestas a algunos estreses ambientales. La aplicación a gran escala de HMAs en los cultivos de importancia económica, como pimiento picante y pimiento dulce, sigue siendo un desafío debido a la naturaleza obligatoria de la simbiosis, que requiere la presencia de un hospedador para el desarrollo del HMA y formación de la MA (Pereira *et al.* 2016). La ocurrencia de HMAs no depende tanto del tipo de suelo; más bien depende del tipo de

práctica agronómica y los insumos utilizados. Por lo tanto, se recomienda aplicar los HMAs apropiados a nivel de vivero (Pereira *et al.* 2016). Otros hallazgos también indican que la inoculación en vivero fue más efectiva que la inoculación después del trasplante²². Por lo tanto, para las plantas hortícolas será más efectivo inocular HMAs a nivel de plántula en el vivero (Yilma 2019).

7. Pepino y MA

El pepino es una planta ampliamente cultivada en la familia Cucurbitaceae (Swaidar *et al.* 2005; Sharma *et al.* 2020). Es una de las hortalizas de mercado más importantes de los trópicos (Okonmah 2011), una enredadera o trepadora anual monoica (Adetula & Dentan 2003) que se cultiva desde hace más de 3.000 años. Es una planta suculenta suave con alto contenido de agua y tiene hojas grandes que forman un dosel sobre la fruta. Las vides crecen en tutores o en espaldera. El fruto es aproximadamente cilíndrico, alargado con extremos cónicos, se utiliza en estado inmaduro, generalmente se comen crudos en ensaladas o en escabeche y también se guisan (Grubben 1977; Sharma *et al.* 2020).

El cultivo de pepinos y pepinillos a nivel mundial ocupa 2.261.318 ha (0,16% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab I.1.2). La producción de pepinos y pepinillos asciende a 91.258.272 t (Tab. I.6.12) con rendimiento medio de 40.356 kg/ha, siendo China el mayor productor, seguida de lejos por Turquía y Federación Rusa. España tiene 7.729 ha de los campos de pepinos y pepinillos (MAPA 2022c) de los cuales 5 ha son de secano (en País Vasco y Castilla-La Mancha), 527 ha son de regadío al aire libre (mayormente en Andalucía, Cataluña y Comunidad Valenciana) y 7.197 ha son de regadío en suelo protegido (en invernaderos). El rendimiento medio en secano es 8.416 kg/ha, en regadío al aire libre – 29.549 kg/ha y en regadío en suelo protegido – 108.276 kg/ha. La producción total de pepinos y pepinillos en España en 2020 fue 794.867 toneladas (MAPA 2022c), siendo Andalucía la comunidad con mayor producción (6.669ha y 704.252t) y las provincias de Almería (5.350 ha, 583.050 t) y Córdoba (1.064 ha, 107.156 t) con mayor superficie y producción de pepino. Les siguen muy de lejos Canarias (251 ha, 35.252 t), Región de Murcia (233 ha, 18.966 t), Comunidad de Madrid (115 ha, 13.800 t).

El pepino crece bien en suelos fértiles bien drenados con pH 6-7 y amplia riqueza en materia orgánica. A menudo se planta en lechos elevados y prospera en suelos franco-arenosos. El cultivo requiere una buena cantidad de luz solar, calor y se cultiva mucho en los invernaderos (Jeffery 2001).

Al ser bajo en calorías y buena fuente de fibra dietética soluble, el pepino es un alimento ideal para la hidratación y el control de la obesidad. Contiene alrededor de 2,8 % de carbohidratos, 0,4 % de proteínas, 0,1 % de grasas y 0,3 % de minerales a pesar de tener un 96,4 % de humedad (Sharma *et al.* 2020). Entre los minerales, el calcio, el fósforo, el potasio y el hierro son los principales contribuyentes.

Se informa que el pepino tiene una cantidad significativa de compuestos polifenólicos (Melo *et al.* 2006). En el pepino se encuentran varios compuestos no nutritivos y bioactivos, también denominados fitoquímicos, como taninos, alcaloides, esteroides, flavonoides, flobataninos y saponinas (Sheetal & Jamuna 2009). Sood *et al.* (2012) reportaron la presencia de varios compuestos bioactivos en pepino como fitoesteroles, taninos, terpenoides, saponinas, glucósidos cardíacos y resinas. Se informa que el extracto de pepino amarillo tiene una cantidad significativa de compuestos antioxidantes (Sharma *et al.* 2020). El pepino contiene un compuesto conocido como cucurbitacinas que tienen posibles propiedades inhibitorias del cáncer y citotoxicidad (Sharma *et al.* 2020).

Los pepinos (*Cucumis sativus*) poseen compuestos terpenoides que tienen actividad antiinflamatoria y analgésica en el cuerpo humano (El-Sayed & Verpoorte 2007; Sharma *et al.* 2017). La inoculación con HMAs aumentó significativamente el nivel de estos compuestos en las raíces y mejoró la acumulación de terpenoides en la fruta (Akiyama & Hayashi 2002).

Li *et al.* (1997) inocularon pepino con HMA durante la siembra y con bacteria patógena (*Pseudomonas lachrymans*) durante el trasplante. Treinta y cinco días después, las hojas de las plantas no inoculadas se marchitaron y las manchas amarillas a lo largo de las nervaduras de las hojas se extendieron a los tallos de las hojas, con una incidencia del 21,3% y un índice de enfermedad de 12,0. Sin embargo, las plantas tratadas con *Glomus versiforme* tuvieron una incidencia de 9,1% y un índice de enfermedad de 2,1.

Los resultados de los experimentos de campo (1998, 1999, 2001, 2002, 2004) mostraron que las inoculaciones con HMAs aumentaron significativamente la supervivencia de las plántulas de pepino, el rendimiento de la fruta y las concentraciones de P y Zn en los tallos tanto en un tratamiento control, como en un tratamiento fertilizado con P (100 kg/ha de P₂O₅) (Ortas 2010).

En el estudio de Ali *et al.* (2019) se evaluó el papel de la cepa autóctona de HMA (*Glomus versiforme* L.) y la aplicación de un sustrato orgánico (tallos de ajo, TAs) para la interacción plantas-microorganismos y la retroalimentación de la productividad de los cultivos en un invernadero (2016-2018) bajo un anthrosol cultivado caracterizado como un suelo degradado replantado. La adición repetitiva de inóculos de HMA con sustratos orgánicos (TAs) mejoró el

crecimiento y la fisiología del pepino. El rasgo útil de la simbiosis MA junto con sustratos orgánicos modificados con C se manifiesta como una mayor colonización de la raíz, proliferación de densidad de hifas, esporulación de HMA, actividad de la raíz, supresión de la incidencia de *Fusarium*, actividad fotosintética, contenido de N, P, K, azúcares solubles, vitamina C, proteínas solubles en frutos y mayor cosecha media de dos años (2017 y 2018), superando a control en 14% con la aplicación de solo HMA y en 21% con la aplicación conjunta de HMA y TAs (Ali *et al.* 2019). Además, la aplicación de HMA solo o junto con TAs aumentó la diversidad de las poblaciones microbianas en el suelo (mayor cantidad de UTOs, mayor estimador de cobertura basado en la abundancia (ACE), mayores índices de biodiversidad de Shannon y Chao). Los resultados del estudio de Ali *et al.* (2019) sugieren que la combinación HMA-sustrato orgánico podría ser una opción pragmática para su uso como un recurso biológico económico y eficiente y como un mediador de microorganismos vegetales sostenible para mejorar los servicios ecosistémicos y la productividad vegetal y son corroborados por el otro estudio de Ali *et al.* (2021).

La salinidad reduce el contenido de agua y la síntesis de pigmentos en las plantas de pepino (Hashem *et al.* 2018). Sin embargo, la inoculación con HMAs (*Claroideoglomus etunicatum*, *Rhizophagus intraradices* y *Funneliformis mosseae*) mejoró los efectos negativos de la salinidad al mejorar la biomasa, la síntesis de pigmentos, la actividad de las enzimas antioxidantes, incluidas la superóxido dismutasa, la catalasa, la ascorbato peroxidasa y la glutatión reductasa, y el contenido de ácido ascórbico, que podría ser el resultado de un nivel más bajo de peroxidación lipídica y de fuga de electrolitos. Una acumulación de fenoles y prolina en plantas inoculadas con HMAs también medió en la eliminación de radicales superóxido (Hashem *et al.* 2018). Además, aumentaron las concentraciones del ácido jasmónico, del ácido salicílico y de varios elementos minerales importantes (K, Ca, Mg, Zn, Fe, Mn y Cu) con reducciones significativas en la absorción de iones nocivos como Na⁺. Estos resultados sugirieron que los HMAs pueden proteger el crecimiento del pepino del estrés salino (Hashem *et al.* 2018).

Las plantas de pepino inoculadas en condiciones alcalinas y no alcalinas con HMA *Rhizophagus irregularis* tuvieron mayor rendimiento comercial total y biomasa total, mayor concentración de macronutrientes en el tejido de la hoja que las plantas no inoculadas (Rouphael *et al.* 2010). El mayor rendimiento y producción de biomasa en las plantas inoculadas con HMA parece estar relacionado con la capacidad de mantener una mayor fotosíntesis neta y un mejor estado nutricional (mayor acumulación de P, K, Mg, Fe, Zn y Mn y menor acumulación de Na) en respuesta al estrés por bicarbonato (Rouphael *et al.* 2010).

Haghighi *et al.* (2015) realizaron un experimento con un diseño factorial para estudiar el efecto de la densidad de HMA *Funneliformis mosseae* (0, 1.000 esporas y 2.000 esporas) en pepino (cv. Super N3) en las condiciones de temperatura baja (15°C), alta (35°C) y temperatura óptima (25°C) en las zonas radicales. El resultado mostró que las temperaturas altas y bajas de la zona radical disminuyeron el peso fresco de los tallos y las raíces, el contenido de clorofila y la actividad antioxidante en comparación con la temperatura óptima, mientras que los fenoles de los brotes y la actividad de nitrato reductasa aumentaron a temperaturas bajas y altas, respectivamente, en comparación con la temperatura óptima. Ambas inoculaciones con HMA (1000 y 2000 esporas) aumentaron el peso fresco de tallos y raíces, mientras que las micorrizas con 1000 esporas aumentaron la actividad antioxidante y el contenido de fenoles y la actividad de nitrato reductasa (Haghighi *et al.* 2015). La inoculación con HMA aumentó el valor de SPAD a temperatura óptima. El contenido de fenoles totales aumentó en todos los niveles de temperatura por la inoculación de HMA. La micorriza con 1000 esporas aumentó la actividad antioxidante de las hojas en todas las temperaturas de la zona de la raíz. En general, nuestros resultados mostraron que la simbiosis de MA tuvo un efecto positivo en el cultivo de pepino a temperaturas bajas, óptimas y altas en la zona de la raíz (Haghighi *et al.* 2015).

En el estudio de Ma *et al.* (2019) en pepinos el estrés por frío (15/10°C de día/noche) disminuyó el contenido de clorofila, la tasa fotosintética neta y los parámetros relacionados con la actividad fotoquímica, mientras que aumentó la extinción no fotoquímica y el contenido de azúcar en las hojas frente a las temperaturas óptimas (25/15°C de día/noche). Por el contrario, la aplicación de HMA *Rhizophagus irregularis* tuvo efectos opuestos en la mayoría de los parámetros determinados; mejoró la eficiencia de la fotosíntesis en las plántulas de pepino tanto en condiciones de estrés por frío como a temperatura ambiente controlada. Además, registramos un alivio significativo del efecto del estrés por frío en el contenido de azúcar en las hojas, lo que indicó que una mayor fuerza del sumidero de carbono fue un factor importante para mantener una mayor eficiencia de la fotosíntesis en plántulas de pepino micorrizadas en las condiciones de estrés por frío (Ma *et al.* 2019).

El estudio de Wang *et al.* (2008) mostró que la aplicación de *Funneliformis mosseae* mejoró significativamente el crecimiento de las plántulas de pepino, *Glomus versiforme* lo inhibió y *Rhizophagus irregularis* no influyó significativamente. El peso seco de las plántulas inoculadas con *F. mosseae* fue 1,2 veces mayor que el de control. Las concentraciones de N y P en raíces y Mg, Cu y Zn en los tallos se incrementaron al inocular los tres HMAs, y las concentraciones de K y Fe en los tallos disminuyeron significativamente. Los pesos de frutos individuales de plantas

preinoculadas con *R. irregularis*, *F. mosseae* y *G. versiforme* fueron 12, 51 y 58% mayores en el suelo esterilizado y 20, 68 y 35% mayores en el suelo no esterilizado (Wang *et al.* 2008).

Marzizadeh *et al.* (2020) mostraron que las plantas inoculadas con *Diversispora versiformis* o *Rhizophagus intraradices* pueden mejorar los parámetros de crecimiento, cantidad de frutos y rendimiento de pepino en comparación en control en los tres portainjertos estudiados. El tratamiento con *Diversispora versiformis* y portainjerto Shintoza tuvo el mayor rendimiento de frutos por planta (2.087g) y las plantas control no injertadas y sin micorrizas tuvieron el menor rendimiento de frutos (788 g por planta) (Marzizadeh *et al.* 2020).

Aljawasim *et al.* (2020) evaluaron dos especies de HMAs (*Glomus mosseae* y *Glomus clarum*) contra *Rhizoctonia solani* en plantas de pepino. Las plantas inoculadas con HMAs mostraron una reducción significativa en la severidad de la enfermedad, 21% y 25%, respectivamente, mientras que la severidad de la enfermedad fue del 65% para las plantas no inoculadas. Además, las plantas inoculadas con ambas especies de HMAs mostraron un aumento significativo tanto en el peso seco de los tallos como en el peso seco de las raíces en comparación con control (Aljawasim *et al.* 2020).

Según Chen *et al.* (2017), algunos de los géneros de HMAs (*Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Funneliformis*, *Rhizophagus*) incrementan la conductancia estomática y la tasa de fotosíntesis, en plantas de pepino.

Cultivos extensivos (maíz, soja, girasol)

Los cultivos extensivos estudiados en relación de su respuesta a las aplicaciones de un gel inoculante micorrícico ultrapuro de última generación fueron maíz, soja y girasol importantes tanto en España como a nivel mundial (Tab. I.1.2; Tab. I.6.13).

Tab. I.6.13. Superficie, rendimiento y producción de cultivos de maíz, soja y girasol en 15 países mayores productores y a nivel mundial en 2020 (FAOSTAT).

	Pais	Maíz, superficie, ha	Maíz, rendimiento, kg/ha	Maíz, producción, t	Pais	Soja, superficie, ha	Soja, rendimiento, kg/ha	Soja, producción, t	Pais	Girasol, superficie, ha	Girasol, rendimiento, kg/ha	Girasol, producción, t
1	EE.UU.	33.373.570	10.795	360.251.560	Brasil	37.188.168	3.275	121.797.712	Federación Rusa	8.392.310	1.593	13.314.418
2	China	41.260.000	6.318	260.670.000	EE.UU.	33.313.270	3.379	112.549.240	Ucrania	6.480.900	2.051	13.110.430
3	Brasil	18.253.766	5.696	103.963.620	Argentina	16.721.424	2.918	48.796.661	Argentina	1.528.567	2.918	3.232.649
4	Argentina	7.730.506	7.554	58.395.811	China	9.866.000	1.987	19.600.000	China	900.000	1.987	2.375.000
5	Ucrania	5.392.100	5.618	30.290.340	India	12.100.000	928	11.226.000	Rumania	1.194.320	2.025	2.198.670
6	India	9.865.000	3.057	30.160.000	Paraguay	3.631.000	3.036	11.024.460	Turquía	1.030.000	4.418	2.067.004
7	México	7.156.391	3.832	27.424.528	Canadá	2.041.200	3.115	6.358.500	Bulgaria	821.920	1.375	1.733.530
8	Indonesia	3.955.340	5.689	22.500.000	Federación Rusa	2.704.093	1.593	4.307.593	Hungría	612.570	2.825	1.697.960
9	Sudáfrica	2.610.800	5.860	15.300.000	Bolivia	1.357.998	2.084	2.829.356	Francia	778.400	2.178	1.607.080
10	Federación Rusa	2.731.870	5.081	13.879.210	Ucrania	1.364.300	2.051	2.797.670	EE.UU.	674.090	3.379	1.352.800
11	Canadá	1.408.200	9.632	13.563.400	Uruguay	916.800	2.171	1.990.000	Tanzania	1.030.000	1.173	1.075.000
12	France	1.691.130	7.935	13.419.140	Sudáfrica	705.000	1.767	1.245.500	España	650.050	3.186	892.800
13	Nigeria	7.534.493	1.593	12.000.000	Indonesia	690.000	1.507	1.040.000	Kazakstán	749.903	2.084	844.256
14	Rumania	2.680.100	4.083	10.942.350	Italia	256.130	3.926	1.005.630	Sudáfrica	500.300	1.767	788.500
15	Etiopía	2.363.507	4.240	10.022.286	Serbia	236.758	3.175	751.578	Serbia	221.149	3.175	636.688
	Mundo	201.983.645	5.755	1.162.352.997	Mundo	126.951.517	2.784	353.463.735	Mundo	27.874.284	1.802	50.229.567

8. Maíz y MA

El maíz (*Zea mays* L.) pertenece a la familia de las gramíneas Poaceae (Gramineae), tribu Maydeae. El maíz cultivado es una planta completamente domesticada y es una de las especies más productivas de plantas alimenticias. Es una planta C4 con una alta tasa de actividad fotosintética, una relación de multiplicación de 1:600 – 1:1000 y el mayor potencial de producción de carbohidratos por unidad de área por día (García-Lara S & Serna-Saldivar 2019). El maíz se originó en los trópicos; sin embargo, se cultiva en una amplia diversidad de ambientes ubicados desde los 58°N en Canadá hasta los 40°S en Argentina (Paliwal *et al.* 2000).

Hoy, el maíz es el cereal de grano más importante en términos de producción. El maíz se convirtió en el líder mundial superando al arroz y al trigo hace unos 10 años debido al desarrollo de genotipos regulares y modificados genéticamente de alto rendimiento y su mayor adaptación a diferentes ecosistemas. Es el cereal que ocupa el primer lugar en rendimiento de grano por hectárea (García-Lara S & Serna-Saldivar 2019). El maíz tiene un alto valor e importancia económica a nivel mundial no solo como alimento humano, sino también como alimento para animales y como materia prima para una gran cantidad de productos industriales y biocombustibles. En la agricultura de subsistencia, el maíz se cultiva y utiliza como alimento básico, pero en los países desarrollados, con un aumento simultáneo de la demanda de harina de trigo y alimentos derivados de animales, el uso principal es como alimento para

animales. Como resultado, en muchos países desarrollados, más del 85% del maíz producido o importado se utiliza para la alimentación animal (Food and Agriculture Organization 2018).

Maíz es un cultivo de grano más importante a nivel mundial según el volumen de producción (1.162.352.997 toneladas en 2020; FAOSTAT, Tab. I.6.13), superando a trigo y arroz en 53 y 54% respectivamente. La superficie mundial de cultivo de maíz es de 201.983.645ha en 2020 (13,93% de la superficie agrícola cultivada) (FAOSTAT, Tab I.1.2), unos 8% por debajo de la superficie de trigo, pero ganándolo en el rendimiento medio con 5.755 kg/ha. El continente americano produce casi el 55% de la producción total mundial, seguido de Asia, Europa y Oceanía (García-Lara S & Serna-Saldivar 2019). El Com Belt de EE. UU. produce el 31 % del total mundial, seguido de China (22%), Brasil (9 %), Argentina (5 %), Ucrania (3 %), India (3 %) y México (2%) (Tab. I.6.13).

España cultiva 343.778 ha de maíz (MAPA 2022c) de los cuales 325.717 ha son de regadío y 18.061ha son de secano, con el rendimiento medio de 6.011 kg/ha en secano y 12.605 kg/ha en regadío. La producción total de 4.214.102 toneladas. El maíz en secano principalmente se cultiva en Galicia – 15.385ha. El maíz en regadío principalmente se cultiva en Castilla y León (115.582 ha), Aragón (83.789 ha), Extremadura (40.996 ha), Cataluña (38.877ha), Navarra (16.099 ha), Castilla-La Mancha (15.728ha) y Andalucía (8.639 ha).

El maíz es un componente esencial de la seguridad alimentaria mundial y se consume en todo el mundo en una variedad de productos crudos y procesados (Lobell *et al.* 2008; García-Lara S & Serna-Saldivar 2019) con una producción anual de más de un billón de toneladas (FAOSTAT), y se espera que duplique su demanda para 2050. El maíz se consume en mazorca y es adecuado para la elaboración de una variedad de alimentos como palomitas de maíz, polenta, tortillas, mush, cereales para el desayuno, snacks, artículos de panadería y harina de maíz, entre otros. Hoy en día, los hábitos alimenticios de las personas en todo el mundo han cambiado de comer alimentos de maíz tradicionales a no tradicionales, como la comida rápida, los cereales para el desayuno y los bocadillos extruidos y nixtamalizados. La maicena refinada se transforma en una serie de jarabes y edulcorantes que compiten fuertemente con el azúcar cristalizado tradicional refinado de caña de azúcar o remolacha (Serna-Saldivar 2010a). El consumo directo de maíz se concentra en América y África. Particularmente en México, la oferta de alimentos per cápita (proteína incluida) de maíz es superior a la del resto de América y superior a los valores del mundo y de los cinco continentes. México es uno de los diez principales consumidores de maíz con un consumo per cápita de 140 kg/año, seguido por Zambia, Sudafrica, Tanzania, Mozambique, Colombia (Food and Agriculture Organization 2018).

La producción de maíz se ve afectada por una serie de limitaciones, incluida una serie de estreses bióticos y abióticos (Daryanto *et al.* 2016). Actualmente, los sistemas de cultivo de clima templado de América del Norte representan más del 40% de la producción mundial de maíz de clima templado (Campos *et al.* 2004). A pesar de los altos niveles de producción de maíz, durante la mayoría de las temporadas de crecimiento en América del Norte, una parte importante de la cosecha de maíz sufre pérdidas de rendimiento inducidas por la sequía (Jensen 1995). Las pérdidas de rendimiento significativas debido al estrés hídrico están presentes tanto en ambientes templados como tropicales de otros continentes que también proporcionan maíz para el consumo local y mundial (Campos *et al.* 2004). Los cambios observados y pronosticados en la atmósfera, el clima y el sistema biofísico de la Tierra (p. ej., mayores concentraciones de gases de efecto invernadero, mayores temperaturas medias en la superficie, mayor evapotranspiración, redistribución de los patrones de lluvia) tienen el potencial de aumentar la ocurrencia de sequías en lugares de todo el mundo (IPCC 2001, 2007). Las tendencias a largo plazo en el cambio climático global, junto con la expansión en curso de la producción de maíz hacia las regiones marginales de producción, tienen el potencial de generar una mayor cantidad de entornos de producción de maíz propensos a la sequía que pueden generar inestabilidad en los rendimientos y, en consecuencia, inseguridad en el suministro de alimentos. a nivel local e incluso global (Edmeades *et al.* 1997a; IPCC 2001, 2007; Hillel & Rosenzweig 2002; Campos *et al.* 2004).

La relación simbiótica entre HMAs y las raíces de las plantas superiores contribuye significativamente a la nutrición y el crecimiento de las plantas (Augé 2001), y se ha demostrado que aumenta la productividad de una variedad de cultivos agronómicos, incluido el maíz (Sylvia *et al.* 1993). Estas respuestas positivas en la productividad a la colonización de HMAs se han atribuido principalmente a la absorción mejorada por MA de los iones del suelo relativamente inmóviles, como fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), azufre (S), hierro (Fe), zinc (Zn), cobre (Cu) y manganeso (Mn) (Marschner & Dell 1994; Marschner 2012; Liu *et al.* 2000a, 2000b; Liu *et al.* 2007), pero también implican una mayor captación y transporte de iones de nitrógeno (N) mucho más móviles, especialmente en condiciones de sequía (Tobar *et al.* 1994a; Azcón *et al.* 1996; Liu *et al.* 2007). En el maíz y otras especies, la contribución más ampliamente reconocida de los HMAs a la nutrición de la planta hospedadora implica su capacidad para extraer P desde fuera de la zona de agotamiento de P alrededor de las raíces de la planta (Marschner 2012; Miller 2000; Liu *et al.* 2003; Smith *et al.* 2003; Liu *et al.* 2007).

Algunos estudios no han encontrado ningún efecto de la simbiosis MA sobre los parámetros de relación hídrica del maíz o las respuestas de crecimiento durante la sequía (p. ej., Kothari *et al.* 1990; Simpson & Daft 1990). Sin embargo, como lo detallé ampliamente Augé (2001), muchos otros estudios en maíz colonizado por MA en los últimos 20 años han encontrado alteraciones en el intercambio de gases de la planta huésped, las relaciones hídricas y la tolerancia general a la sequía en condiciones limitantes del agua (Boomsma & Vyn 2008).

Las plantas de maíz inoculadas con HMA *Rhizophagus irregularis* produjeron granos con concentraciones de Fe y Zn un 10-15 % más altas, mientras que un factor antinutricional, el “ácido fítico”, disminuyó independientemente del tipo de suelo (Subramanian *et al.* 2013), lo que sugiere que la inoculación con HMAs es uno de los factores potenciales que ayudan en la biofortificación de granos con micronutrientes.

El estudio de Zhao *et al.* (2015) mostro el papel positivo de HMA *Rhizophagus intraradices* en la mejora de la resistencia al estrés por sequía de las plantas de maíz cultivadas en diferentes escombreras de las minas de carbón.

Usando líneas de maíz casi isogénicas, el tipo salvaje *B73* y el mutante sin pelos radicales *rth3*, Ma *et al.* (2021) cuantificaron el efecto de los pelos de la raíz y la infección por HMA *Rhizophagus irregularis* en un suelo calcáreo con deficiencia de P a través de un análisis combinado de factores morfológicos, fisiológicos y moleculares. Los resultados identificaron 33% mayor dependencia de las micorrizas que la dependencia de los pelos radicales bajo la deficiencia de P en el maíz. Los pelos radicales y la inoculación con HMAs son dos formas alternativas de aumentar la adquisición de Pi en condiciones de deficiencia de P, pero estas dos estrategias pueden competir entre sí (Ma *et al.* 2021).

La colonización por HMA del cultivo de maíz podría mejorar la absorción de nutrientes del maíz en suelos calcáreos alcalinos al mejorar el área de superficie de la raíz (Saboor *et al.* 2021).

9. Soja y MA

El cultivo de soja a nivel mundial ocupa 126.951.517ha (8,76% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab I.1.2), el cultivo en puesto 4 según la superficie entre todos los cultivos del mundo y en primer puesto entre los cultivos oleaginosos. La producción de semilla de soja asciende a 353.463.735 t (Tab. I.6.13) con rendimiento medio de 2.784kg/ha, siendo Brasil, EE. UU. y Argentina 3 mayores productores de soja. España tiene solo 1.450ha de los campos de soja (MAPA 2022c) de los cuales 99% son de regadío, con el rendimiento medio de 3.114 kg/ha y la producción total de 4.515 toneladas. El cultivo de soja se concentra en Extremadura, Aragón, Castilla y León y Cataluña.

La soja (*Glycine max* (L.) Merr.) es una fuente importante de proteínas y aceite vegetal para los seres humanos y como alimento para animales de alta calidad (Sugiyama *et al.* 2015; FAO 2021). Además, la presencia de importantes suplementos alimenticios en la soja y el aumento del consumo ha resultado en una mayor demanda para la producción de soja (Pagano & Miransari 2016). La soja tiene el mayor contenido de proteínas (40–42%) de todos los demás cultivos alimentarios y es el segundo después del cacahuete con respecto al contenido de aceite (18–22%) entre las leguminosas alimenticias (Robert 1986). Además, la soja se utiliza para la acuicultura y como biocombustible, así como una fuente de proteínas para la dieta humana (Masuda & Goldsmith 2009). Además, la proteína de soya puede prevenir la obesidad y la fatiga muscular (Agyei *et al.* 2015).

La soja se domesticó originalmente en China, con alrededor de 23 000 cultivares en Asia, y se introdujo en EE. UU. y Brasil (López-López *et al.* 2010). Para una breve historia de la difusión mundial de la soja, véase Rodríguez-Navarro *et al.* (2011).

Júnior *et al.* (2013) probaron la nodulación y micorrización de soja transgénica en condiciones de invernadero después de usar glifosato. Determinaron un aumento en el número de nódulos usando Roundup hasta 15 días después de la aplicación. Sin embargo, después de ese período, el control inoculado presentó más nódulos. No observaron influencia del glifosato en la colonización de raíces por HMAs.

Malty *et al.* (2006) probaron Roundup en tres cepas de *Bradyrhizobium* y en tres HMAs (*Glomus etunicatum*, *Gigaspora margarita* y *Scutellospora heterogama*) en cultivo y en suelo. El crecimiento de *Bradyrhizobium* spp. y los HMAs en medio de cultivo disminuyeron a concentraciones superiores a la concentración óptima de glifosato. La germinación y el crecimiento de las esporas de HMAs se vieron más afectados en los representantes de Gigasporaceae que en *Glomus*. En conclusión, los resultados indicaron que la aplicación al suelo del herbicida hasta una dosis equivalente a 10 L/ha no afectó la nodulación y la micorrización de la soja.

Cotton *et al.* (2015) analizaron las comunidades de HMAs en las raíces de la soja en campos expuestos a niveles más altos de O₃ y CO₂ (como se predijo para 2050). Al aumentar la tasa de exposición al CO₂, solo se crearon diferencias en la composición de la comunidad de HMAs (mayor proporción de *Glomeraceae* que *Gigasporaceae*).

Juge *et al.* (2012) probaron la inoculación de tres microorganismos (*Azospirillum* sp., *Bradyrhizobium japonicum* y *Glomus irregulare*) en la producción de soja. Encontraron diferentes efectos de los microorganismos probados en la biomasa de los tallos y raíces. *Bradyrhizobium japonicum* + *Glomus irregulare* tuvieron un efecto transitorio negativo

sobre la nodulación. La aplicación conjunta de tres microorganismos redujo la biomasa de los tallos, pero aumentó la biomasa de raíces y el contenido del aminoácido prolina. La prolina se acumula en las plantas en respuesta a una amplia gama de estreses bióticos y abióticos y actúa como un soluto compatible mientras tiene la capacidad de estabilizar la estructura celular y desintoxicar los radicales libres (Hare & Cress, 1997).

Higo *et al.* (2013) analizaron la diversidad y distribución vertical de HMAs bajo dos sistemas de rotación de soja en Japón. Encontraron el efecto de la rotación de cultivos en las comunidades de HMAs con HMAs específicos asociados con la soja. En Argentina, Grumberg *et al.* (2015) mostraron el papel significativo de los HMAs en el alivio de los efectos de la sequía en la soja. También señalaron las diferencias entre las mezclas de los aislados de HMAs y los inóculos de una sola cepa, proponiendo una selección eficaz de HMAs para la soja.

Los HMAs pueden mejorar significativamente la eficiencia del uso de fósforo, la fijación simbiótica de N y la acumulación de N en la planta hospedadora (Tang *et al.* 2001) y los mecanismos que pueden afectar la absorción y utilización de P por parte de la planta hospedadora (Bucher *et al.* 2001; Jia *et al.* 2004). La utilización de P en las plantas determina el crecimiento de los tallos y la fijación de N₂ (Rodino *et al.* 2009).

La soja puede establecer asociaciones simbióticas tripartitas con rizobios y HMAs (Lisette *et al.* 2003); sin embargo, hay pocos resultados disponibles sobre sus efectos en el crecimiento de las plantas, o su asociación con la arquitectura de la raíz, así como con la disponibilidad de N y P. Xie *et al.* (1995) reportaron que la coinoculación de soja con *Bradyrhizobium japonicum* 61-A-101 y HMA resultó en una colonización más eficiente por parte de *Glomus mosseae*, y aumentó la absorción de N y P por parte de la planta hospedante.

Wang *et al.* (2011) mostraron que la coinoculación con rizobios y HMAs aumentó significativamente el crecimiento de la soja en condiciones de bajo P y/o bajo N, como lo indica el aumento del peso seco de los brotes, junto con el contenido de N y P de la planta. Además, los efectos de la coinoculación estaban relacionados con la arquitectura de la raíz. El genotipo de raíces profundas se benefició más de la coinoculación que el genotipo de raíces superficiales.

También encontraron que la asociación sinérgica entre los rizobios y los HMAs depende del estado de N y P que afecta el crecimiento de la soja (Wang *et al.* 2011). Tal coinoculación también incrementó el crecimiento de la soja en los niveles bajos de P y/o N (aumento del peso seco de los brotes, junto con el contenido de N y P de la planta). La arquitectura de la raíz determinó los efectos de la coinoculación ya que el genotipo con raíces profundas se benefició más de la coinoculación que el genotipo con raíces superficiales. Por lo tanto, sus resultados aclararon algunas incógnitas previas sobre dicha asociación tripartita cuando los nutrientes son limitados, lo que indica un aspecto teórico para la siembra de soja con coinoculantes en condiciones de campo.

Hay más investigaciones disponibles sobre la asociación de soja con rizobios que con la asociación micorrícica arbuscular (Pagano & Miransari 2016). La soja generalmente responde mejor a la inoculación con *Glomus* que a la inoculación con otros géneros como *Gigaspora* (Nogueira & Cardoso 2000). Esto se debe a que el hongo absorbe P, lo que da como resultado la inhibición de los transportadores de P de la planta. Una mayor concentración de micronutrientes en los tejidos de las plantas puede estar relacionada con la colonización por HMAs. Por ejemplo, la soja colonizada puede tener una mayor tasa de absorción de zinc que las plantas fertilizadas con P (Cardoso 1985).

En su experimento de invernadero Nogueira y Cardoso (2000) probaron los efectos de dos especies diferentes de HMAs (*Gigaspora margarita* y *Glomus intraradices*), en la producción de soja bajo niveles crecientes de P (0, 25, 50, 100 y 200 mg/kg). El aumento de las concentraciones de P en el suelo disminuyó la colonización de la raíz, así como el micelio externo total y activo en ambas especies de hongos. Debido a un crecimiento más rápido *G. intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) inoculó las raíces de soja de manera más eficiente y produjo un micelio externo más activo que *G. margarita*. La inoculación de soja con *G. intraradices* y la producción del micelio externo activo aumentó con el tiempo y disminuyó con el aumento de las tasas de P.

Otros investigadores, como Minhoni *et al.* (1993), también investigaron la inoculación de soja por HMAs. Encontraron que, bajo niveles crecientes de fertilización con P, la colonización de raíces por *Glomus macrocarpum* disminuyó lentamente. Previamente Faquin (1988) indicó que no había diferencias a 90 mg/kg de P, y Siqueira *et al.* (1984) también detectaron una relación inversa entre la disponibilidad de P y la colonización de raíces en un suelo arenoso.

Además, la inoculación con HMAs puede aliviar los efectos negativos de la sequía sobre el crecimiento de la soja y prevenir la senescencia prematura de los nódulos provocada por el estrés (Porcel *et al.* 2003). Si los HMAs y los rizobios se combinan adecuadamente, dicha combinación mejora el crecimiento de las plantas y la resistencia a los patógenos (Aysan & Demir 2009) y mejora la nodulación y la fijación de nitrógeno (Barea *et al.* 2002). Las investigaciones futuras podrían ilustrar mejor el papel de los inóculos de HMAs en la agricultura sostenible (Pagano & Miransari 2016).

Las colonizaciones con HMAs (*Glomus mosseae* o *Glomus etunicatum*) en las plantas de soja mejoran sus resistencias a la escasez de agua (Aliasgharзад *et al.* 2006) y se correlacionó positivamente con el contenido relativo de

agua, el potencial hídrico en las hojas, el contenido de N y K en los tallos y el peso de la semilla, lo que implica una mejora del estado hídrico y nutricional de la planta como resultado de la colonización. Los pesos secos relativamente más altos de tallos y semillas en plantas inoculadas con *G. etunicatum* y rizobacterias *Bradyrhizobium japonicum* podrían atribuirse a su contenido relativo de agua y potencial hídrico de hojas más altos, lo que sugiere que evitar la sequía es el mecanismo principal de esta asociación micorrícica para aliviar el estrés hídrico en la soja (Aliasgharza *et al.* 2006).

En condiciones de sequía, la colonización con *Glomus mosseae* estimuló la actividad de acetileno reductasa (ARA) en un 112 %, aumentó el contenido de leghemoglobina en un 25 % y aumentó el contenido de proteína en un 15 %, en relación con las plantas colonizadas solo por *Bradyrhizobium* (Ruiz-Lozano *et al.* 2001). La sequía aumentó considerablemente el daño oxidativo de los lípidos y las proteínas en los nódulos de las plantas sin micorrizas, mientras que los tratamientos con micorrizas estaban protegidos contra el daño oxidativo. Los autores (Ruiz-Lozano *et al.* 2001) sugieren que el alivio del daño oxidativo está fuertemente involucrado en la protección de la MA contra la senescencia de los nódulos.

El estudio de Wang *et al.* (2016) sugiere que los HMAs pueden contribuir significativamente a la absorción de P y al potencial de crecimiento de los genotipos con una eficiencia de adquisición de P más alta, pero que los beneficios de P micorrícico dependen en gran medida de las condiciones de suministro de P y de las especies fúngicas involucradas. La colonización con *Rhizophagus irregularis* aumentó el crecimiento y la absorción de P de ambos genotipos estudiados de la soja; también condujo a niveles más altos de transcripción del transportador de P inducible por micorrizas *GmPT9*, los niveles más altos de transcripción se correlacionaron con un mejor suministro de P (Wang *et al.* 2016).

Una adición modesta de superfosfato (15 kg/ha) al cultivo de soja estimula la colonización de micorrizas (Thioub *et al.* 2019). Esta dosis junto con la aplicación de HMAs dio mayores niveles de colonización de las raíces con micorriza, aumento las concentraciones de P en tallos y granos, la biomasa de tallos y la productividad de granos estadísticamente comparables con la adición de 30 kg/ha de superfosfato, lo que demuestra el potencial de HMAs para ahorrar el uso de los fertilizantes fosforados. La inoculación con *Glomus mosseae* reduce la inmovilización del fósforo por parte de los microorganismos (Thioub *et al.* 2019). La aplicación de los inóculos de HMAs *Funneliformis mosseae* o *Rhizophagus irregularis* en el cultivo de soja en Ghana aumentó significativamente la biomasa de tallo y la productividad de granos en los años 2016 y 2017 (Thioub *et al.* 2019). El aumento de la cosechas de grano con *Rhizophagus irregularis* fue de 267 kg/ha (frente a control con 1.148kg/ha) o 23% en 2016, un año de baja productividad, y +688 kg/ha (frente a control con 1510 kg/ha) o +46% en 2017, un año de productividad incrementada.

El estudio de Adeyemi *et al.* (2021b) mostró que la soja cultivada en macetas en suelos contaminados e inoculada con HMA (*Funneliformis mosseae*) fue más tolerante para aliviar la toxicidad de los metales al retener los metales pesados en las raíces, reduciendo así la translocación de Cu, Pb y Zn en 22, 58 y 67% respectivamente en la parte aérea de la planta, y mejoró la productividad total de la planta en 59%.

Los hallazgos del estudio de Adeyemi *et al.* (2021a) indican que la inoculación con *Rhizophagus intraradices* o *Funneliformis mosseae* junto con una tasa moderada de abono de P (20 kg/ha de P₂O₅) es óptima para promover el crecimiento de las plantas, la nutrición con P y el rendimiento del grano de soja tropical para el cultivo sostenible en Nigeria. La aplicación de HMAs junto con la aplicación de superfosfato a 20 kg/ha de P₂O₅ produjo las cosechas de grano de soja similares o mayores que la aplicación de superfosfato a 40 kg/ha de P₂O₅.

La inoculación de tres variedades de soja con HMAs a dos diferentes niveles de CO₂ en el aire (ambiental con ≈385 ppm y elevado con ≈550 ppm) provocó aumento de cosecha de granos en todas las variantes inoculadas y mejoró el vigor de las plantas (Sakariyawo *et al.* 2017). En otro estudio de Adeyemi *et al.* (2017) la inoculación del cultivo de soja con HMAs permitió aumentar la cosecha de granos de 2.480 kg/ha en control a 3.010 kg/ha en la parte inoculada (+530 kg/ha o +21%). La inoculación del cultivo de soja con HMAs permitió aumentar la cosecha de granos de 1.337 kg/ha en control a 2.439 kg/ha en la parte inoculada (+1.102 kg/ha o +82%); también aumentó los parámetros de vigor (altura de plantas, circunferencia de tallo, cantidad de hojas, superficie de hojas, biomasa de plantas, actividad APAD de clorofila) (Adeyemi *et al.* 2019).

La inoculación con los HMAs *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus intraradices* y *Claroideoglossum etunicatum* de dos cultivares de la soja (Soretire *et al.* 2020a) mejoró los parámetros de crecimiento, la nodulación y los pesos secos de raíces y partes aéreas de las plantas, lo que resultó en un mayor número de vainas, peso de 100 semillas y rendimiento de semillas. Se observaron efectos más pronunciados con la inoculación de *F. mosseae* y *R. intraradices* en comparación con *C. etunicatum*. Además, se observó una tendencia similar para el contenido de P y N en las plantas, así como las actividades de fijación de N₂, lo que resultó en un aumento del N total fijado en ambos cultivares (más de 27 kg/ha). Después de la cosecha, los resultados mostraron una mejora en la fertilidad del suelo en términos de N del suelo, P disponible, carbono orgánico y cationes intercambiables (calcio, magnesio, potasio y sodio) con la inoculación de

HMA (Soretire *et al.* 2020a). Los hallazgos de este estudio sugieren que los HMAs podrían usarse para mejorar la fijación de N₂, la fertilidad del suelo y la productividad de la soja en suelos con deficiencia de fósforo.

La inoculación con los HMAs *Funneliformis mosseae*, *Rhizophagus intraradices* y *Claroideoglossum etunicatum* de la soja (Soretire *et al.* 2020b) aumentó el peso seco de tallos y raíces, la cantidad de nódulos por planta, la proporción de N derivado de la atmósfera sin y con la aplicación de P (20 kg/ha de P₂O₅ en forma de superfosfato simple) y no tuvo efecto significativo o tuvo disminuciones de estos parámetros con la aplicación de P de 40 kg/ha de P₂O₅. La cantidad de N fijado de la atmósfera aumentó significativamente con la inoculación de las tres especies de HMAs superando a control entre 12,2 y 27,4 kg/ha. La absorción de N y P por tallo, la biomasa de las plantas y la cosecha de granos aumentaron significativamente con las tres especies de HMAs (Soretire *et al.* 2020b). Las mayores producciones fueron observadas en las combinaciones de *Funneliformis mosseae* o *Rhizophagus intraradices* con 20 kg/ha de P₂O₅, por lo que esta tecnología podría ser recomendada para su uso en los suelos deficientes en P de la sabana de Nigeria (Soretire *et al.* 2020b).

El estudio de Cely *et al.* (2016) mostró que la inoculación con HMA *Rhizophagus clarus* incrementó alrededor de 20 % la colonización de raíces de soja. Los análisis de nutrientes en tejidos vegetales mostraron un aumento del contenido de P y N en las plantas inoculadas, estos resultados se reflejan en un mayor rendimiento, siendo HMA aplicado solo o en combinación con el fertilizante fosforado (Cely *et al.* 2016).

La inoculación con HMA *Glomus mosseae* y bacterias de *Rhizobium* SH212 en el sistema de cultivo intercalado de soja/maíz mejoró la eficiencia de fijación de N de la soja y promovió la transferencia de N de la soja al maíz, lo que resultó en la mejora de las ventajas de rendimiento de los cultivos intercalados de leguminosas/no leguminosas (Meng *et al.* 2015).

Varios estudios han proporcionado evidencia de la interacción positiva de los HMAs con otras simbiosis radicales como bacterias fijadoras de N *Bradyrhizobium* (Auge 2001; Barea *et al.* 2002). Los estudios de coinoculación de rizobios y HMAs recientemente han proporcionado evidencia de una menor incidencia de la pudrición roja de la corona de la soja (*Cylindrocladium parasiticum*) (Gao *et al.* 2012) y la facilitación de la absorción y transferencia de N en el sistema de cultivo intercalado de soja/maíz (Meng *et al.* 2015).

Para los sistemas de producción de soja sostenibles, se espera una comprensión más profunda de los efectos de interacción de la co-inoculación de *Bradyrhizobium* y HMAs en el futuro (Meena *et al.* 2018), de modo que se puedan aplicar combinaciones optimizadas de microorganismos como inoculantes de suelo efectivos para la promoción del crecimiento y vigor de las plantas.

El estudio de Sheteiwy *et al.* (2021) mostró que la inoculación con HMAs (*Glomus clarum*, *Glomus mosseae*, *Gigaspora margarita*) y *Bradyrhizobium* mejoró el crecimiento y el rendimiento (la biomasa vegetal, el contenido de clorofila, la nodulación y el rendimiento de grano) de la soja en condiciones de sequía en las etapas R3 y R5. Los recuentos de bacterias, los niveles de colonización de micorrizas y las actividades de las enzimas del suelo también aumentaron en el suelo de la rizosfera de las plantas tratadas con biofertilizantes que pueden tener un papel importante para mejorar el crecimiento y el rendimiento de la soja en condiciones de déficit de agua. Los HMAs y *Bradyrhizobium* han mejorado el sistema antioxidante de la soja y sus genes relacionados que contribuyen a reducir el daño oxidativo inducido por el estrés por sequía. Además, la acumulación de prolina y la regulación positiva de sus genes metabólicos relacionados en las plantas podrían desempeñar un papel vital como señal de estrés que influye en las respuestas adaptativas de la soja bajo estrés por sequía. Además, las plantas que fueron inoculadas con HMAs y *Bradyrhizobium* acumularon actividades más altas del metabolismo secundario, lo cual fue consistente con su patrón de expresión bajo estrés por sequía (Sheteiwy *et al.* 2021). Los tratamientos con biofertilizantes disminuyeron la inhibición de los efectos del estrés por sequía en el progreso celular y dieron como resultado un tiempo más corto para la acumulación de ADN y la división celular. El estudio de Sheteiwy *et al.* (2021) concluyó que la aplicación de HMAs y *Bradyrhizobium* en el cultivo de soja se puede utilizar como una tecnología alternativa y prometedora para aliviar los efectos del estrés hídrico en el rendimiento del crecimiento de las plantas, lo que puede ayudar a obtener una mayor sostenibilidad de los agroecosistemas al introducir esta práctica en los sistemas agrícolas para mejorar fertilidad del suelo, crecimiento de las plantas bajo estrés por sequía.

10. Girasol y MA

El girasol (*Helianthus annuus* L.) pertenece a la familia Asteraceae, una planta del nuevo mundo, nativa del sur de los Estados Unidos de América y México, se ha convertido en una valiosa fuente de aceite y harina comestible, con casi un 20-27% de proteína, y 40-47% de aceite (Saleem *et al.* 2003). Es fácil de cultivar y crecer en diferentes condiciones y suelos. El aceite de girasol tiene excelentes propiedades nutricionales y tiene una concentración relativamente alta de

ácido linoleico (Seiler 2007). También es una rica fuente de vitaminas A y D. La torta de semillas de girasol utilizada para la alimentación del ganado, que es una buena fuente de proteínas (Gandhi *et al.* 2008).

El cultivo de girasol a nivel mundial ocupa 27.874.284ha (1,92% de la superficie agrícola cultivada) (2020; Tab I.1.2), el cultivo en puesto 14 según la superficie entre todos los cultivos del mundo y en un cuarto puesto entre los cultivos oleaginosos detrás de soja, colza y palmera de aceite. La producción de semilla de girasol asciende a 50.229.567t (Tab. I.6.13), siendo Federación Rusa, Ucrania y Argentina 3 mayores productores de girasol. España tiene 650.054ha de los campos de girasol (MAPA 2022c) de los cuales 90% son de secano y 10% de regadío, con el rendimiento medio de 1.358 kg/ha y la producción total de 883.094 toneladas. El cultivo de girasol en secano se concentra en Castilla y León, Andalucía, Castilla-La Mancha. El cultivo de girasol en regadío se concentra en Andalucía, Castilla y León y Aragón.

El girasol tratado con HMA *Glomus fasciculatum* a tres niveles de aplicación de abono fosforado (16, 24, 32 kg/ha de P en forma de superfosfato simple) aumentó en contenido de fósforo en plantas, la biomasa y la cosecha de semillas a los tres niveles de P aplicado (Chandrashekara *et al.* 1995). Con el aumento de las dosificaciones de abono de P el efecto positivo de HMA sobre la cosecha disminuyó desde 23% con 16 kg/ha de P a 15% con 24 kg/ha de P y a 7% con 32 kg/ha de P.

En el estudio de Heidari y Karami (2014) no hubo efecto de HMAs en el aumento del rendimiento de semillas de girasol, pero hubo efecto positivo en el aumento del contenido de aceite y P.

La aplicación de HMAs a *Glomus intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) en las plantas de girasol mejoró la tolerancia a Cr y su acumulación en las plantas lo que podría hacer de girasol un buen candidato para la fitoextracción en campo (Davies *et al.* 2001).

En los suelos contaminados con Cd los HMAs en la simbiosis con el girasol median estrategias de tolerancia para aliviar la toxicidad de los metales en las plantas (Hassan *et al.* 2013). El HMA *Rhizophagus irregularis* mejoró la fitoextracción de cadmio; el HMA *Funneliformis mosseae* mejoró la fitoestabilización de Cd y Zn en el suelo (Hassan *et al.* 2013).

El número de hojas, la longitud de los brotes, el diámetro de la cabeza, la biomasa aérea y la masa de las semillas fueron significativamente mayores en las plantas de girasol inoculadas con la mezcla de HMAs (*Glomus intraradices*, *Glomus mosseae* y *Glomus viscosum*) seguidas por la variante de la inoculación individual con *Glomus viscosum* y luego seguida por control (Ibrahim 2019). La mezcla de HMAs superó a *G. viscosum* solo al aumentar la dependencia de las micorrizas y el efecto de inoculación de micorrizas en el girasol. Los resultados indican que la mezcla de HMAs podría considerarse un buen inóculo para mejorar el crecimiento y el rendimiento del girasol en la agricultura sostenible (Ibrahim 2019).

El contenido de N, P, proteínas en las semillas mejoró mediante la inoculación de girasol con HMAs en comparación con las plantas de control (Ibrahim 2018).

La aplicación de HMAs en el cultivo de girasol aumentó el vigor de las plantas y la cosecha media de semillas en 7% (desde 4.287 kg/ha en control hasta 4.603 kg/ha en la parte micorrizada), mejoró el contenido de aceite en semillas y la productividad total de aceite (Soleimanzadeh 2010).

Las aplicaciones de HMAs (*Glomus mosseae* o *Glomus hoy*) en el cultivo de girasol aumentaron las cosechas de semillas a tres niveles de estrés hídrico (Gholamhoseini *et al.* 2013) en dos años de cultivo (2006 y 2007), mejoraron los parámetros de vigor de las plantas, la calidad de las semillas y la productividad de agua de riego.

La aplicación de HMA *Glomus intraradices* (*Rhizophagus irregularis*) en el cultivo de girasol a los cuatro niveles de abono fosforado (25, 50, 75 y 100 kg/ha de P₂O₅ [P25, P50, P75, P100] en forma de superfosfato simple) mejoró el vigor de las plantas (altura, índice de área de hojas, producción de materia seca, contenido de clorofila, diámetro de cabeza, cantidad de semillas llenas, peso de 100 semillas) y la productividad de tallos y semillas (Kalaiyarasan *et al.* 2019). La productividad de semillas aumentó en los cuatro niveles de fertilización aumentó significativamente con la aplicación de HMA: en P25 la parte inoculada con HMA fue 1.376 kg/ha superando a control en 357 kg/ha o 35%; en P50 la parte inoculada fue 1.735 kg/ha superando a control en 516 kg/ha o 42%, en P75 la parte inoculada fue 2.114kg/ha superando a control en 543 kg/ha o 35%, en P100 la parte inoculada fue 2.153 kg/ha superando a control en 211 kg/ha u 11%. Estadísticamente, los valores de productividad de semillas en las variantes P75 y P100 con HMA no tuvieron la diferencia significativa (2.114 kg/ha y 2.153 kg/ha) (Kalaiyarasan *et al.* 2019) lo que sugiere la posibilidad de ahorrar el abonado fosforado a dosis altas en 25% (o 25 kg/ha) sin perder la productividad gracias al uso de HMAs.

La aplicación de HMAs (*Funneliformis mosseae*, *Claroideoglomus etunicatum*, *Rhizophagus irregularis*) en el cultivo de girasol (Parça & Unay 2021) tanto por recubrimiento de semillas antes de la siembra como por la aspersión en la fase vegetativa de 6-8 hojas provocó las mejorías en el vigor de las plantas (altura, diámetro de cabezas, valores de SPAD de actividad de clorofila e índice de contenido de clorofila), la calidad de semillas (calibre y peso relativo de semillas) y la productividad de semillas (3.430 kg/ha con HMAs aplicados por recubrimiento de semillas, 3.133 kg/ha

con HMAs aplicados por aspersión, 2.888 kg/ha en control no inoculado). Los autores del estudio (Parça & Unay 2021) concluyeron que el recubrimiento de semillas con HMA puede ser rentable para los productores de girasol de pipas debido al aumento del rendimiento y bajo costo.

Mayer *et al.* (2017) sugieren que la tolerancia inducida a altas temperaturas en el girasol micorrícico puede atribuirse a la inducción de las actividades enzimáticas de glutatión S-transferasa, guayacol peroxidasa y polifenol oxidasa, así como a la expresión elevada de glutatión S-transferasa.

En el estudio de Abobaker *et al.* (2018) la aplicación en girasol de un inoculante comercial que contenía HMAs (*Rhizophagus irregularis* y *Funneliformis mosseae*) junto con hongos ectomicorrícicos mejoró el crecimiento de las plantas (altura, diámetro de inflorescencias), redujo el tiempo de floración, aumento el contenido de clorofila (unidades de SPAD) y la concentración de B en hojas, pero redujo la concentración de Mn en hojas.

Langeroodi *et al.* (2021) sugieren que la aplicación de la combinación de HMAs y de biochar debe adoptarse como una práctica de ahorro de agua para la producción sostenible de girasol cultivado en ambientes semiáridos.

Jahantigh *et al.* (2021) encontraron que la aplicación conjunta de HMAs y K redujo significativamente la translocación de metales pesados Pb y Zn a la parte aérea de las plantas, incrementaron el contenido de clorofila y el índice de área foliar, mejoró la producción de glomalina y aumentó la resistencia de las plantas al estrés por metales pesados.

La simbiosis del girasol con *Rhizophagus irregularis* aumenta el vigor de las plantas y la producción de almidón, azúcares, proteínas, clorofila de tipos *a* y *b*, carotenoides en las hojas, mejora la absorción de N, P, K, Mg, B en las hojas, a la vez que disminuye el estrés oxidativo de la planta a diferentes niveles de CO₂ (normal y elevado) (Bellido *et al.* 2021).

La combinación de tratamientos con HMA *Funneliformis mosseae* y RPCP *Pseudomonas fluorescens* en el girasol mostró el máximo incremento en todos los parámetros considerados (Sharma *et al.* 2021), es decir, altura y peso de la planta, largo y ancho de las hojas, número de hojas por planta, peso específico de la hoja, contenido relativo de agua de la hoja, eficiencia fotosintética, longitud, ancho y área de la semilla, rendimiento de semilla por planta, número de semillas por flor, días al 50% de floración, días a la madurez, diámetro de la flor y de la cabeza, índice de cosecha, contenido de aceite, composición de ácidos grasos (palmítico ácido, ácido oleico, ácido esteárico y ácido linoleico), y rendimiento total. La mejora en diferentes parámetros puede atribuirse a la mayor disponibilidad de nutrientes debido a la asociación simbiótica de HMA y RPCP con las raíces de las plantas junto con estructuras de raíces mejoradas para una mayor absorción de agua en condiciones de estrés (Sharma *et al.* 2021).

La colonización con *Rhizophagus irregularis* en el girasol mejoró el crecimiento de la planta, redujo la severidad de la enfermedad que resultó de la infección con *Rhizoctonia solani* y mejoró la inmunidad de la planta (Rashad *et al.* 2020), además aumentó las concentraciones de ácido clorogénico, flavonoides y antocianinas. La colonización proactiva, más que curativa, de las plantas de girasol con *R. irregularis* es de gran importancia debido a sus funciones protectoras y promotoras del crecimiento; incluso si no hay infección cuando ocurrió *R. solani* (Rashad *et al.* 2020).

I.6.5. Efecto de los hongos micorrícicos arbusculares sobre los esquejes

Los hongos micorrícicos arbusculares (HMAs) ayudan en la adaptación de las plantas al promover la supervivencia y el establecimiento de esquejes enraizados (Fatemeh & Zaynab 2014). La inoculación con HMAs en el medio de enraizamiento durante la propagación por esquejes mejora la capacidad de enraizamiento en diferentes plantas (Linderman & Call 1977; Singh 2002; Scagel 2004a, b). Koshila Ravi y Muthukumar (2019) realizaron la recopilación de los datos de diferentes estudios sobre las respuestas a la inoculación con HMAs por parte de los diferentes cultivares de plantas propagadas a través de esquejes. Sin embargo, la eficiencia de la simbiosis MA difiere según la especie de HMA y la capacidad de las especies de plantas para formar raíces (Scagel 2004b). Por ejemplo, la inoculación de esquejes de *Prunus maritima* Marshall (madera dura y madera blanda) con tres especies diferentes de HMAs, *Funneliformis mosseae* (= *Glomus mosseae*), *Claroideoglomus etunicatum* (= *Glomus etunicatum*) y *Glomus diaphanum*, en suelo esterilizado indujo un mayor crecimiento de raíces adventicias. De estos HMAs, *F. mosseae* fue más eficiente en la producción de raíces adventicias (Zai *et al.* 2007). Sin embargo, el método seguido para la propagación de plantas a través de esquejes no permite la formación de micorrizas de forma natural ya que el medio de enraizamiento o sustrato generalmente se esteriliza para evitar la interferencia de patógenos o se utilizan sustratos sin suelo que carecen de HMAs (Essahibi *et al.* 2017; Koshila Ravi & Muthukumar, 2019). La calidad de esqueje, el medio de enraizamiento y las condiciones ambientales son factores importantes para el enraizamiento exitoso de los esquejes. Un medio radical ideal

permite una buena aireación, evita el encharcamiento y mantiene el contenido de humedad y un desarrollo radical mejorado y más alto (Washa *et al.* 2012).

La aplicación de HMAs en el medio de enraizamiento en los invernaderos podría ser útil para el crecimiento de las plantas que se propagan en condiciones al aire libre después del trasplante (Koshila Ravi & Muthukumar, 2019). La inoculación temprana de esquejes con HMAs durante la formación de raíces adventicias beneficia el crecimiento de la planta (Scagel *et al.* 2003). La respuesta de los esquejes (las estaquillas) de olivo a la inoculación con dos especies de HMAs *Rhizophagus irregularis* (= *Glomus intraradices*) y *F. mosseae* en el vivero y en condiciones de campo mostró un mayor crecimiento y rendimiento de la planta. Además, la inoculación previa con HMAs en el campo mejoró la respuesta de crecimiento de la planta a través del establecimiento temprano de simbiosis en clones criados en sustratos esterilizados (Estaun *et al.* 2003). Sin embargo, el efecto del tratamiento previo a la inoculación se reduce con el tiempo a medida que las plántulas se colonizan con los HMAs autóctonos en el campo (Siqueira *et al.* 1998; Estaun *et al.* 2003).

El establecimiento exitoso de plantas clonales en un ambiente depende de la capacidad de los clones para producir un gran volumen de raíces, una longitud superior de raíces y un vigor clonal (Washa *et al.* 2012). La inoculación con HMAs mejora las características de crecimiento de las raíces en las especies de plantas propagadas por esquejes. Además, Wimalarathne *et al.* (2014) informaron sobre una mayor arquitectura de la raíz, como la biomasa de la raíz, la longitud de la raíz, el volumen de la raíz y el diámetro medio de la raíz en esquejes enraizados de *Piper nigrum* L. inoculados con diferentes cantidades de inóculos de *F. mosseae* en un medio de enraizamiento esterilizado que comprende tierra vegetal, estiércol de ganado y arena de río. De manera similar, tanto los brotes ortotrópicos como los estolones de *P. nigrum* inoculados con HMAs [*Rhizophagus fasciculatus* (= *Glomus fasciculatum*), *Gigaspora margarita* y *Acaulospora laevis*] indujeron características de crecimiento de raíces de más altas en comparación con los no inoculados y los tratados con ácido indol butírico (AIB) (Thanuja *et al.* 2002). Las plantas de *Origanum vulgare* L., *Origanum onites* L., *Mentha piperita* L., *Mentha spicata* L. y *Mentha viridis* L. criadas con esquejes de tallo cuando se transfirieron a un medio de enraizamiento estéril que contenía propágulos de *Claroideglomus etunicatum* aumentaron el crecimiento de la planta, los nutrientes, y la producción de aceite esencial (Karagiannidis *et al.* 2012). Además, se ha informado que los usos de inóculos de HMAs mejoran la supervivencia y el establecimiento de los esquejes de *Khaya anthotheca* y también en la restauración de plantas en las tierras degradadas (Dugbley *et al.* 2015). La colonización de raíces por HMAs promueve la tasa de crecimiento y la absorción de nutrientes en clones propagados a través de esquejes (Sohn *et al.* 2003; Karagiannidis *et al.* 2012).

Diferentes tipos de esquejes, incluidos esquejes de madera blanda, semidura y de madera dura, y también esquejes de raíz para el árbol *Dalbergia melanoxylon* criado con HMAs exhibieron mayores características de enraizamiento en comparación con las plantas no micorrizadas, lo que aumentó el crecimiento de la planta (Washa *et al.* 2012).

La formación de raíces adventicias en los esquejes es un proceso vital en las plantas que se propagan ampliamente a través de los métodos vegetativos (Koshila Ravi & Muthukumar 2019). La formación de raíces adventicias en los tejidos de tallo es un proceso de desarrollo complejo que incluye inducción, diferenciación, desdiferenciación y crecimiento de raíces (Hartmann *et al.* 2002). Depende principalmente de nutrientes como el C y el N y está controlado específicamente por la interacción de las hormonas vegetales (Druege *et al.* 2004; Kevers *et al.* 1997). Los esquejes de rosas miniaturas tratadas con hormonas e inoculadas con *Rhizophagus intraradices* (= *Glomus intraradices*) mejoraron la biomasa de la raíz y la formación de las raíces adventicias antes de la colonización de la raíz, lo que sugiere que los procesos de señalización HMA-planta podrían haber ocurrido antes del enraizamiento (Scagel 2004a).

I.6.6. Influencia de los HMAs sobre los plantones

Los HMAs pueden promover un rápido aumento en el crecimiento de las plantas y contribuir a un mejor establecimiento de las plántulas cuando se trasplantan al campo (Kumari *et al.* 2017). En vivero, la inoculación de estos hongos puede mejorar el crecimiento de las plantas, reducir el tiempo de producción de plántulas, aumentar la supervivencia, la uniformidad de los plantones, así como la resistencia inducida a los estreses abióticos y bióticos.

La inoculación con *Glomus macrocarpum*, *G. coledonicum* y *Acaulospora* sp. dio como resultado un aumento en la altura de la planta, el diámetro del tallo y la biomasa en naranjos trifoliados y en citrangeros Troyer (Vinayak & Bagyaraj, 1990; Dutra de Souza, 2000).

Varios experimentos de campo e invernadero demostraron que la inoculación con HMA mejoró el crecimiento y la absorción de nutrientes en las plántulas de cítricos, y mejoró la tolerancia a la sequía y el estrés salino y también la calidad de la fruta (Wu *et al.* 2010). Además, se informa que la simbiosis MA en naranja trifoliada mejoró el azúcar

soluble y el contenido de clorofila de la hoja. Los tratamientos con HMA *Glomus mosseae*, excepto la inoculación de dos capas, mejoraron significativamente algunos rasgos de crecimiento y arquitectura del sistema radical, además de un marcado aumento en las concentraciones de clorofila foliar y azúcar soluble de la hoja y la raíz (Wu & Zou, 2012).

La inoculación con *Glomus macrocarpum* aumentó la altura de la planta, la longitud de la raíz, el número de hojas y la materia seca de las plántulas de melocotonero (Awad, 1999). Da Silva Nunes *et al.* (2009) informaron que los HMAs influyeron positivamente en el crecimiento vegetativo y el contenido de nutrientes de los portainjertos de melocotonero cv. Aldgrighi. También se estudió el efecto de la inoculación previa con HMAs en el crecimiento posterior al trasplante de plántulas de melocotonero en los suelos de replantación y no replantación (Kipkoriony & Fusao, 2006). Se ha informado que la inoculación con HMAs mejora el crecimiento de las plantas y la producción de materia seca, también es la causa del aumento del área foliar y el contenido de clorofila en los plantones de melocotonero (Awasti *et al.* 1998).

Wu *et al.* (2011) demostraron que los HMAs (*Funneliformis mosseae*, *Glomus versiforme* y *Paraglomus occultum*) mejoraron el rendimiento de las plántulas de melocotonero en condiciones de maceta, y también elevaron significativamente las concentraciones de K, Mg, Fe y Zn en hojas y raíces, la concentración de Ca en las hojas y las concentraciones de Cu y Mn en las raíces. *F. mosseae* exhibió la mejor eficiencia micorrízica en el crecimiento y la adquisición de nutrientes de las plántulas de melocotonero (Wu *et al.* 2011).

Sharma y Bhutani (1998) también obtuvieron un mejor crecimiento de las plántulas de manzano cultivados en suelos esterilizados inoculados con HMAs. La inoculación de plántulas de manzano cultivadas en invernadero con especies MAs aumentó el área foliar, la biomasa y el contenido de clorofila. Mortín *et al.* (1994) informaron que plántulas de manzano inoculadas con diferentes *Glomus* spp. produjeron plantas altas y con mayor biomasa que las plantas no inoculadas. La colonización de raíces por HMAs aumentó significativamente el crecimiento de plántulas de manzano (Wang *et al.* 2001). Se ha observado que la población de esporas de HMAs y el porcentaje de colonización de raíces se correlacionaron positiva y significativamente con el crecimiento de la extensión de los tallos, el área foliar y el rendimiento en las plántulas de manzano (Sharma *et al.* 2002).

En las plántulas de peral la altura de la planta, el diámetro del tallo y el peso seco del brote aumentaron significativamente con la inoculación MA (Gardiner & Christensen, 1991).

La inoculación con *Gigaspora rosea* y *Glomus mosseae* aumentó el crecimiento de diferentes portainjertos y cultivares de vid en comparación con las plantas no inoculadas (Linderman & Davis, 2001). La inoculación con HMA de tres variedades de patrones de vid (Dogridge, 1103 Paulsen y Harmony) cultivados a tres niveles de salinidad provocó mayor crecimiento de las plántulas, mayor contenido de clorofila, prolina, carbohidratos totales, N y K foliares, mientras que las concentraciones de Na fueron significativamente menores (Khalil, 2013)

Lakshmiathy *et al.* (2002) evaluaron el efecto de nueve especies diferentes de HMAs e informaron que *Acaulospora lavis* y *Glomus mosseae* aumentaron significativamente la altura de la planta, la circunferencia del tallo y la biomasa total de los portainjertos de anacardo en comparación con las plantas no inoculadas. Joolka *et al.* (2004) también observaron el crecimiento lineal y radial más alto, la longitud internodal, el número de hojas, el peso seco del brote, la relación raíz/brote y la tasa más alta de fotosíntesis en las plántulas de nuez pecan tratadas con HMA.

Raj y Sharma (2009) informaron que diferentes combinaciones de tratamiento con HMA y *Azotobacter chroococcum* dieron como resultado una mayor longitud de los tallos en las plántulas de manzano cultivadas en el suelo solarizado en comparación con parcelas no tratadas. Mía *et al.* (2010) informaron que la planta de banano micropropagada inoculada con HMAs y rizobacterias, ya sea solas o en combinación, tuvieron un crecimiento de extensión de brotes significativamente mayor que las plantas de control no tratadas.

Iglesias *et al.* (2011) informaron que tanto las plántulas tanto de *Theobroma cacao* como de *Igna edulis* tuvieron aumentos en la producción de hojas después de la inoculación con HMA. Su estudio reveló que las plántulas de *Theobroma cacao* con el inóculo de HMA conespecífico eran un 125 % más altas que las plántulas de control a las 16 semanas después de la inoculación (Iglesias *et al.* 2011).

Las investigaciones pimienta y *Pongamia pinnata* sugieren que el precondicionamiento de plántulas jóvenes con HMAs eficientes fortalece las plantas y ayuda a su establecimiento en los campos después del trasplante (Cekic *et al.* 2012; Jha *et al.* 2014).

La colonización por *F. mosseae* o *R. intraradices* aumentó tanto la supervivencia como el crecimiento (en más del 100%) de los trasplantes micropropagados de *Prunus cerasifera* L., en comparación con los controles no inoculados (Berta *et al.* 1995). Por lo tanto, la inoculación de plántulas de especies leñosas en condiciones de vivero es una estrategia valiosa para producir plántulas con buen vigor, lo que se traduciría en una alta supervivencia y crecimiento en el campo (Zangaro *et al.* 2003; Vandresen *et al.* 2007; Tahat *et al.* 2008).

I.6.7. Influencia de los HMAs sobre el injerto y viceversa

El injerto es uno de los principales métodos de propagación vegetativa de plantas que tiene un papel crucial en el desarrollo de cultivos hortícolas que implica la producción de nuevas plantas mediante la inserción de la parte del tallo (vástago) en el patrón que forma el sistema de raíces y así se genera una nueva planta (Lee 1994). El patrón influye en la formación y realización de la unión del injerto. El rápido desarrollo de un sistema radical prominente es esencial para el desarrollo exitoso de la planta, por lo que el portainjerto (patrón) depende en gran medida de la formación efectiva de raíces (Yetisir & Sari 2003). Como el sistema radical tiene un efecto pronunciado sobre las funciones de la raíz, es importante conocer la influencia de los HMAs en el rendimiento del portainjerto. Se observa que la inoculación inicial o temprana con HMAs es beneficiosa para el desarrollo de portainjertos (Kumar *et al.* 2008).

Los HMAs influyen en la morfogénesis de la raíz a través de metabolitos de HMAs y hormonas que son independientes del suministro externo de nutrientes (Hooker *et al.* 1992). Koshila Ravi y Muthukumar (2019) describen los efectos de la inoculación de especies de HMAs en las plantas a través del método de injerto. En un estudio, Kumar *et al.* (2008) observaron que la inoculación con HMAs (*G. margarita* y *R. fasciculatus*) aumentó el vigor del patrón y los parámetros vegetativos y radicales del mango, lo que contribuyó al éxito del injerto. Asimismo, el portainjerto de *Syzygium cuminii* L. tratado con *R. fasciculatus* y *R. intraradices* cuando se injertó con la madera blanda mostró un mayor porcentaje del éxito de injerto y supervivencia en comparación con *S. cuminii* injertado sin inocular (Neeraja Gandhi *et al.* 2010). La producción de hormonas de crecimiento como auxinas, giberelinas y vitaminas por HMAs podría contribuir a la mejora del crecimiento de los portainjertos (Koshila Ravi & Muthukumar, 2019). Además, una mayor geometría de la raíz y un mayor suministro de nutrientes mediado por HMAs conducen al crecimiento de hifas extramatriciales que a su vez mejora el crecimiento de la planta. El mayor porcentaje de colonización de raíces por HMAs aumenta el área de superficie para la absorción y la absorción de nutrientes en los portainjertos.

La inoculación con las especies de HMAs (*Acaulospora laevis* y *Claroideglomus etunicatum*) aisladas del suelo de la rizosfera de plantas de marañón de diferentes sitios mejoró el rendimiento del crecimiento y el vigor del patrón de anacardo desarrollado a través del proceso de injerto. La inoculación de HMAs benefició a las plantas injertadas para resistir el impacto del trasplante y prosperar bien en condiciones de campo (Lakshmipathy *et al.* 2004). Además, algunos estudios han revelado una mayor tolerancia a la salinidad en respuesta a la inoculación de micorrizas en plantas injertadas a través de la extensión de las hifas micorrizas en el sustrato para una mayor absorción de nutrientes y mejorar los parámetros de la arquitectura de la raíz, mejorando así el rendimiento del crecimiento y la producción de frutos de las plantas injertadas (Oztekin *et al.* 2013). La colonización de raíces por HMAs varía entre las diferentes especies de las plantas injertadas. Por ejemplo, Schreiner (2003) investigó la colonización de las raíces por HMAs de diez portainjertos diferentes de la vid (*Vitis vinifera* L.) e informó solo pequeñas variaciones en la colonización micorrícica, donde la densidad de longitud de raíces de raíces finas y la colonización MA de raíces finas se correlacionaron con el vigor y el rendimiento del vástago. Además, la colonización con HMAs se relacionó con el desempeño del crecimiento del vástago en los portainjertos variados (Schreiner 2003).

Algunos estudios han informado que los genotipos de vástagos (injertos) ejercen un mayor efecto sobre las comunidades de HMAs en comparación con los portainjertos cultivados en diversos tipos de suelo (Song *et al.* 2015). Por ejemplo, Shu *et al.* (2017) realizaron un experimento para averiguar la influencia de los vástagos de aguacate (*Persea americana* Mill.) en los HMAs y el desarrollo de pelos radicales en los portainjertos y observaron que los vástagos no tenían ningún impacto en los HMAs, pero los vástagos influían sistemáticamente en la absorción de nutrientes por MA. Se cree que las hormonas vegetales y los metabolitos secundarios que producen las hojas y los brotes y luego se transfieren a las raíces son cruciales para el desarrollo del pelo radical y la colonización de HMAs (Micallef *et al.* 2009; Shu *et al.* 2017).

Varios estudios han destacado el papel de los HMAs en la protección de las plantas contra fitopatógenos (Koshila Ravi & Muthukumar, 2019). Mora-Romero *et al.* (2015) realizaron un experimento de injerto utilizando dos patógenos diferentes, *Sclerotinia sclerotiorum*, patógeno fúngico en el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) y el patógeno bacteriano (*Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*) en el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), ambos casos con la presencia y ausencia de HMAs. Los resultados del estudio mostraron que, para ambos fitopatógenos, los vástagos provenientes de plantas no micorrizadas tenían la capacidad de exhibir la resistencia contra las enfermedades inducida por HMA a través de su portainjerto inoculado con *Rhizophagus irregularis* (Mora-Romero *et al.* 2015). Bolandnazar *et al.* (2014) también informaron una disminución en la incidencia de la enfermedad del marchitamiento por *Fusarium* en plantas de tomate mediante el injerto en portainjertos resistentes y la inoculación con micorriza arbuscular.

La influencia de los HMAs varía según las diferentes especies de plantas sometidas a la técnica de injerto y la calidad de los vástagos y portainjertos (Koshila Ravi & Muthukumar, 2019). El injerto de minisandía (*Melothria scabra*

Naudin) en los portainjertos de una variedad híbrida (*Cucurbita moschata* Duchesne × *Cucurbita maxima* Duchesne) inoculada con HMA aumentó el vigor, la producción y la calidad de los frutos de minisandía (Miceli *et al.* 2016). Además, el contenido de vitamina C en la fruta mejoró debido a la mayor absorción de nutrientes, el sistema de raíces bien desarrollado en los portainjertos y la producción de hormonas endógenas en las plantas micorrizadas (Miceli *et al.* 2016). La producción de portainjertos de diferentes variedades de citrange ('Fepagro C37 Reck', 'Kumquat') con las especies de HMAs como *Claroideglomus etunicatum*, *Fuscutata heterogama* (= *Scutellospora heterogama*), *Gigaspora margarita* y *Acaulospora* sp. dio como resultado un mayor rendimiento del crecimiento de la planta y un mayor porcentaje de colonización de HMAs en citrange 'Fepagro C37 Reck' en comparación con otros portainjertos, lo que revela que el efecto de los HMAs en el desarrollo vegetativo depende de las especies de portainjertos (Back *et al.* 2016).

En el estudio de Babaj *et al.* (2014) se probaron diferentes métodos de injerto para determinar el proceso de injerto exitoso. Los pepinos cultivados con el autoinjerto, el injerto por empalme y el injerto por empalme podado de raíz, e inoculados con *Glomus* spp. mostraron un mayor crecimiento y rendimiento de las plantas. De estos tres métodos, el pepino injertado por empalme y podado de raíces produjo un mayor rendimiento y una respuesta de crecimiento de la planta superior en la inoculación con especies autóctonas de HMAs en las condiciones de invernadero (Babaj *et al.* 2014).

Además de mejorar la calidad y el rendimiento de las plantas, la técnica de injerto ha recibido una gran reputación como una importante herramienta de investigación, especialmente en los estudios relacionados con los mecanismos de señalización entre la raíz y el tallo (Gaion *et al.* 2018). En su estudio clásico Gianinazzi-Pearson y Gianinazzi (1992) demostraron que el injerto intergenérico de vástagos de lupino en los portainjertos de guisantes reducía en gran medida la colonización de raíces por *Funneliformis mosseae* y *Rhizophagus intraradices* y prevenía totalmente el desarrollo de arbuscúlos en las células corticales de la raíz. Con base en los resultados, los autores sugirieron la posible participación de factores móviles que se originan en los brotes que impiden el establecimiento de la simbiosis micorrícica en los lupinos (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1992). Basándose en el experimento de injerto intergenérico entre el lupino y el guisante, Foo *et al.* (2015) mostraron que la simbiosis MA y la nodulación se regulan de forma independiente, probablemente debido a la señalización de larga distancia. Además, el bajo contenido de estrigolactonas en las raíces de guisantes injertadas con vástagos de lupino se sugirió como una posible causa de la supresión de la simbiosis MA en la combinación de los injertos de lupino y guisante.

I.7. INOCULANTES COMERCIALES DE LOS HONGOS MICORRÍDICOS ARBUSCULARES Y OTROS MICROORGANISMOS BENEFICIOSOS

I.7.1. Generalidades sobre biofertilizantes

Los microorganismos asociados al suelo y a las plantas juegan un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas al llevar a cabo numerosos ciclos biogeoquímicos y la degradación de la materia orgánica (Paul 2015). Por esta razón, los biofertilizantes (es decir, fertilizantes basados en microorganismos) se consideran componentes cruciales de la agricultura sostenible, que pueden tener efectos duraderos sobre la fertilidad del suelo (Bargaz *et al.* 2018; Singh *et al.* 2019). El término biofertilizante se puede definir como formulaciones compuestas por células microbianas vivas, ya sea una sola cepa o múltiples cepas (mixtas o en consorcio), que promueven el crecimiento de las plantas al aumentar la disponibilidad y adquisición de nutrientes (Riaz *et al.* 2020). Sin embargo, el término en sí ha evolucionado durante los últimos 30 años recibiendo muchas interpretaciones (El-Ghamry *et al.* 2018; Macik *et al.* 2020). Como afirman Macik *et al.* (2020), el mayor error ocurre cuando se incluyen inoculantes microbianos con otras aplicaciones beneficiosas (por ejemplo, bioplaguicidas y fitoestimuladores) como biofertilizantes. Del mismo modo, las bacterias o rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PGPB/PGPR) y los biofertilizantes no deben considerarse un término intercambiable, ya que no todas las PGPB/PGPR son biofertilizantes (Riaz *et al.* 2020). No obstante, cabe mencionar que los biofertilizantes también pueden aportar otros beneficios directos e indirectos para el crecimiento de las plantas, como la fitoestimulación, la tolerancia al estrés abiótico y el biocontrol de las plagas y enfermedades (Ferreira *et al.* 2019; Liu *et al.* 2020; Shirmohammadi *et al.* 2020).

La historia comercial de los biofertilizantes se remonta a 1895 cuando empezaron a utilizar “Nitragin” de Nobbe y Hiltner con un cultivo de laboratorio de *Rhizobium* sp. (Singh *et al.* 2019). A fines de la década de 1950, varios estudios con inoculantes de hongos micorrícicos arbusculares informaron efectos positivos de promoción del crecimiento de las plantas a través de la absorción de fósforo (P) (Koide y Mosse 2004). Sin embargo, a pesar de sus numerosas ventajas y bajo costo, la comercialización de biofertilizantes no está muy extendida. Las razones que limitan su uso están relacionadas principalmente con respuestas inconsistentes sobre diferentes suelos, cultivos y condiciones ambientales, junto con aspectos prácticos relacionados con la producción en masa, la vida útil, las recomendaciones adecuadas y la facilidad de uso para los agricultores (Debnath *et al.* 2019).

Vozzo (1971) supuso que la aplicación de las micorrizas arbusculares en los campos podría ser útil debido a sus efectos beneficiosos sobre el crecimiento de las plantas.

En los últimos 10 años, las tecnologías multi-ómicas mejoraron nuestra comprensión de la complejidad de los microbiomas, ya que nos permitieron caracterizar mejor la estructura y función de las comunidades microbianas (Kaul *et al.* 2016). Estos nuevos enfoques se aplican cada vez más para describir las comunidades microbianas del suelo y su influencia en la adquisición de nutrientes de las plantas y otros rasgos de la promoción del crecimiento de las plantas (Saad *et al.* 2020; Tosi *et al.* 2020a, b). Sin embargo, aún no se han aplicado con éxito en el desarrollo de tecnologías de biofertilizantes novedosas y mejoradas (Qiu *et al.* 2019).

Hay un mayor interés en utilizar la biota beneficiosa del suelo como una herramienta para mejorar la nutrición y la productividad de las plantas (Barrios 2007). La presencia de biota del suelo beneficiosa puede estimularse modificando las prácticas agrícolas, como la rotación de cultivos o la intensidad de la labranza, que favorecen a grupos particulares de microorganismos (Altieri 1999, Köhl *et al.* 2014). Además, la biota del suelo beneficiosa también se puede introducir deliberadamente en los agroecosistemas mediante la inoculación o el recubrimiento de semillas para agregar una función deseada o mejorar una ya existente (Berg 2009, Vessey 2003).

I.7.2. Desafíos actuales que limitan las aplicaciones de biofertilizantes

El uso actual de inoculantes microbianos (biofertilizantes) ha resultado útil para abordar algunos desafíos agronómicos; sin embargo, la adopción a gran escala sigue siendo baja debido principalmente a la inconsistencia en la eficacia bajo diferentes condiciones ambientales (Qiu *et al.* 2019; Kaminsky *et al.* 2019). Esta inconsistencia es impulsada por cuestiones científicas y tecnológicas, incluida la falta de colonización y/o expresión de fenotipos, competencia con la microflora del suelo indígena, falta de reconocimiento mutuo entre plantas y microorganismos y selección impulsada

por las plantas. La aplicación exitosa de las tecnologías del microbioma a los sistemas agrícolas requiere abordar estas lagunas fundamentales de conocimiento. Estos incluyen el avance en nuestra comprensión de los componentes claves y de las capacidades funcionales del cultivo y su microbioma central; de los procesos ecoevolutivos que gobiernan el ensamblaje, de la dinámica y la estabilidad del microbioma del cultivo (por ejemplo, a través de procesos de domesticación); de las redes de interacción planta-microbioma y vías de comunicación que influyen en la productividad de los cultivos en una variedad de condiciones ambientales; y de la influencia del microbioma en el genotipo, el fenotipo y la salud del hospedador que, en última instancia, regulan la productividad de los cultivos. De manera similar, las brechas técnicas actuales limitan los resultados de traducción de los productos actuales, incluida la falta de productos efectivos y técnicas de aplicación que promuevan la colonización efectiva del microbiota introducido, y las herramientas efectivas para manipular el microbioma in situ para atraer y mantener las actividades de los microbiomas beneficiosos (Singh & Trivedi 2017; Trivedi *et al.* 2020; Kaminsky *et al.* 2019; Busby *et al.* 2017). Además, algunos riesgos regulatorios (los requisitos de registro y seguridad de biofertilizantes) y sociales (por ejemplo, percepción y aceptación del público) siguen siendo las limitaciones que necesitan una gestión proactiva para ayudar a los éxitos futuros de su comercialización y adopción en el manejo agrícola.

Tab. I.7.1. Desafíos asociados con el éxito de los biofertilizantes y posibles soluciones que dependen de tecnologías novedosas (Mitter *et al.* 2021).

Desafíos			Soluciones potenciales
Edáficos y ambientales	Bióticos	Interacciones negativas con el microbioma residente (por ejemplo, competencia, depredación y antagonismo).	Biofertilizantes personalizados para una finca específica (por ejemplo, suelo, cultivo y manejo en particular).
	Abióticos	Alta variabilidad en las propiedades fisicoquímicas del suelo (por ejemplo, niveles de nutrientes, pH, contenido de materia orgánica, humedad, temperatura, salinidad).	Biofertilizantes basados en un rango óptimo de rendimiento.
	Prácticas agrícolas	Interacción con otras prácticas agrícolas (por ejemplo, enmiendas orgánicas, fertilizantes, pesticidas, labranza, estrategias de diversificación de cultivos).	
Relacionados con plantas	Genotipo vegetal y estado fisiológico	Diferentes resultados según el genotipo de la planta debido a diferentes grados de especificidad o selección indirecta a través de la rizodeposición de la planta y la arquitectura de la raíz.	Compuestos aislados o "prebióticos" (por ejemplo, benzoxazinoides, cumarinas, triterpenos) para atraer o favorecer a los microorganismos de interés.
		Variabilidad en diferentes etapas de crecimiento de la planta y estado fisiológico general.	Inóculo específico de genotipo (por ejemplo, microorganismos compatibles, microbioma preadaptado). Tiempo de aplicación optimizado.
Relacionados con inoculantes	Rasgos genéticos y fisiológicos	Microorganismos con características de escasa relevancia ecológica que afectan su establecimiento, colonización, persistencia y tolerancia al estrés abiótico (p. ej., osmótico y temperatura).	Microorganismos preadaptados (p. ej., aislados localmente), aislamiento y cribado centrados tanto en promoción de crecimiento de plantas como en rasgos ecológicos. Comunidades microbianas diseñadas (por ejemplo, SynComs) o microbiomas completos. Inoculantes mixtos con redundancia funcional, pero con una amplia gama de adaptación ambiental. Microorganismos formadores de biopelículas.
	Formulaciones	Protección física y química insuficiente para mantener la viabilidad celular y evitar la desecación o la contaminación.	Procesos basados en diferentes métodos como la microencapsulación de alginato y el secador de lecho fluidizado (FBD).
Aspectos prácticos	Costes	Viabilidad económica a escala comercial (bioprospección, pruebas, ampliación, almacenamiento y aplicación).	Aportaciones de recursos de los sectores público y privado alentados por agencias reguladoras y políticos (por ejemplo, incentivos, promoción y concienciación).
	Accesibilidad para los agricultores	Productos con limitada versatilidad, reproducibilidad, vida útil, practicidad (manejo y aplicación), adaptabilidad a diferentes prácticas agrícolas. Colaboración y comunicación insuficientes entre investigadores, industria y agricultores.	
	Normativas	Falta de protocolos de pruebas y directrices de evaluación estandarizados y universales.	
	Propiedad intelectual	Descuido o negligencia para proteger la propiedad intelectual (desarrollo de patentes) y la transferencia de tecnología.	

Hay varios pasos clave que deben superar los microorganismos introducidos antes de lograr los efectos deseados en el crecimiento y el bienestar de la planta: supervivencia, establecimiento, colonización e interacción con la planta (por ejemplo, comportamiento parasitario/simbiótico, rendimiento en la promoción de crecimiento de la planta). Esto es particularmente preocupante en la transición del laboratorio al campo, donde es común que una cepa microbiana con buen desempeño in vitro tenga un desempeño deficiente en ensayos de invernadero y/o de campo (Parnell *et al.* 2016; Hart *et al.* 2018; Keswani *et al.* 2019). El resultado de la inoculación es especialmente difícil de predecir porque generalmente consideramos y controlamos un número limitado de variables, generalmente sin tener en cuenta sus intrincadas interacciones (Moutia *et al.* 2010; Sasaki *et al.* 2010; Busby *et al.* 2017). La tabla I.7.1 resume los principales factores asociados con el éxito de un biofertilizante (Mitter *et al.* 2021) clasificándolos en relacionados con plantas, edáficos y ambientales y relacionados con inoculantes (por ejemplo, aditivos, concentración, viabilidad) (Malusà *et al.* 2016), así como los aspectos prácticos que actualmente limitan la aplicabilidad de los biofertilizantes en la agricultura.

Condiciones edáficas y ambientales

Las condiciones edáficas y ambientales son dos factores principales detrás de la variabilidad y baja reproducibilidad de los biofertilizantes en los ensayos de campo (Hoeksema *et al.* 2010; Da Costa *et al.* 2014; Schütz *et al.* 2018). Los pasos iniciales de las pruebas de biofertilizantes se llevan a cabo en condiciones asépticas controladas, lo que permite una caracterización imparcial del microorganismo en estudio. El escalado a ensayos en cámara de crecimiento o invernadero, y especialmente a condiciones de campo, aumenta la cantidad de factores bióticos y abióticos no controlados que pueden interferir con el éxito de la inoculación (Nkebiwe *et al.* 2016; Bacilio *et al.* 2017). Entre los factores bióticos que pueden afectar el resultado de la inoculación, el más discutido es la presencia de competidores, depredadores u otros antagonistas dentro del microbioma residente (es decir, microorganismos autóctonos e introducidos previamente) (Biró *et al.* 2000; Vargas *et al.* 2000; Ortas 2003). Los factores abióticos, ya sean climáticos o edáficos, también pueden influir en la eficacia de la biofertilización en la eficiencia y el rendimiento del uso de los nutrientes de los cultivos. Según un metaanálisis de Schütz *et al.* (2018), los biofertilizantes generalmente funcionan mejor en condiciones climáticas más secas, niveles más altos de P en el suelo (especialmente para fijadores de N₂) y, exclusivamente para HMA, menor contenido de materia orgánica del suelo y pH neutro. Sin embargo, las respuestas de mayor crecimiento y rendimiento a la biofertilización generalmente se observan en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (Ozturk *et al.* 2003; Da Costa *et al.* 2014), ya que la planta puede beneficiarse plenamente de la interacción con el microorganismo introducido. La relación negativa entre el éxito de la biofertilización y el contenido de nutrientes del suelo ha sido ampliamente estudiada tanto para la colonización de HMA con P del suelo (Kaeppler *et al.* 2000; Jansa *et al.* 2009) como para la nodulación de rizobios con N del suelo (Thilakarathna y Raizada 2017).

Algunas propiedades edáficas también pueden ser altamente susceptibles a las prácticas agrícolas, por lo que generan una variabilidad adicional en el éxito de la inoculación. Existen estudios de la influencia de diferentes prácticas agrícolas sobre la eficacia de la inoculación microbiana, destacando entre ellas los fertilizantes químicos (Ozturk *et al.* 2003; Jansa *et al.* 2009; Da Costa *et al.* 2014), las enmiendas orgánicas (Manandhar *et al.* 2017; Ulzen *et al.* 2009; al. 2019), los pesticidas (Gaiand *et al.* 2007; Jin *et al.* 2013b) y la labranza (Miller *et al.* 1995; Mulas *et al.* 2015). También se espera que las prácticas de diversificación de cultivos (por ejemplo, rotaciones, cultivos de cobertura) puedan modular la eficacia de la biofertilización al modificar las comunidades microbianas residentes (Maiti *et al.* 2011; Buysens *et al.* 2016).

Factores relacionados con las plantas

La biofertilización puede conducir a diferentes resultados según la especie de cultivo o el genotipo seleccionados. Aunque algunos estudios están comenzando a identificar marcadores genéticos (por ejemplo, loci de rasgos cuantitativos o QTL - *quantitative trait loci*, en inglés) asociados con esta respuesta diferencial (Kaeppler *et al.* 2000; Remans *et al.* 2008), los factores vegetales detrás de ellos aún no están claramente comprendidos. En términos generales, se sabe que las plantas pueden alterar directa- e indirectamente el hábitat de la rizosfera a través de rizodepósitos y cambios en la arquitectura de las raíces (Somers *et al.* 2004; Saleem *et al.* 2018). Entre sus muchos rizodepósitos, las raíces de las plantas secretan moléculas de señalización como metabolitos secundarios (p. ej., flavonoides, hormonas, antibióticos), algunos de los cuales son importantes en el reconocimiento y la interacción con microorganismos de PCP (Vierheilig *et al.* 1998; Bais *et al.* 2004). El grado de especificidad de este proceso de señalización puede ser alto para ciertas simbiosis como rizobios-leguminosas, donde la compatibilidad entre microorganismos y plantas hospedadoras es crucial para establecer una colonización exitosa (Hirsch *et al.* 2003; Thilakarathna y Raizada 2017). En el caso de la micorriza arbuscular, la especificidad del hospedador puede no ser tan crítica (Koyama *et al.* 2017) pero la colonización y la PCP aún pueden verse afectadas por el genotipo de la planta (Yao *et al.* 2001; Linderman y Davis 2004; Hoeksema *et al.* al. 2010). Los estudios han explicado estos diferentes niveles de compatibilidad entre HMA y la planta hospedadora a través de diferencias en la arquitectura de la raíz (Declerck *et al.* 1995), la arquitectura aérea (Liu *et al.* 2000) y la eficiencia de utilización y absorción de P (Kaeppler *et al.* 2000; Yao *et al.* 2001). También se observó una especificidad significativa entre el genotipo de microorganismo y vegetal para las PGPR de vida libre como *Azospirillum* spp. (Sasaki *et al.* 2010; Vargas *et al.* 2012), *Pseudomonas* sp. (Digat *et al.* 1990) y *Azotobacter* sp. (Mezei *et al.* 1997; Anbi *et al.* 2020). Teniendo en cuenta que la mayoría de los programas de fitomejoramiento no abordan las interacciones planta-microorganismo, la variabilidad inducida por el genotipo de la planta en los resultados de la biofertilización sigue siendo una preocupación importante. Además, los efectos del genotipo no están aislados, sino modulados por la edad de la planta y su estado fisiológico (Dennis *et al.* 2010), que en última instancia estará determinado por las condiciones ambientales circundantes y el momento de la inoculación.

Factores relacionados con los inoculantes

El genotipo microbiano seleccionado no solo determina sus funciones PGP, sino también su compatibilidad con el genotipo de la planta hospedadora (Linderman y Davis 2004; Vargas *et al.* 2012; Ehinger *et al.* 2014). Además, los rasgos microbianos también determinan aspectos clave de la inoculación, como la supervivencia (antes y después de la aplicación), el establecimiento, la colonización y la persistencia. En general, el desarrollo de inoculantes se centra en los rasgos genéticos y la promoción de crecimiento de plantas, con poca o ninguna atención a los rasgos ecológicos, que en última instancia determinarán el éxito de la inoculación en condiciones de campo (Hart *et al.* 2018; Kaminsky *et al.* 2019). Por ejemplo, se pueden seleccionar cepas adaptadas a condiciones ambientales específicas centrándose en rasgos específicos como la tolerancia osmótica (García *et al.* 2017) o la psicotolerancia (Rawat *et al.* 2019). Otro enfoque consiste en el aislamiento de cepas nativas, que demostraron mejorar el rendimiento de la biofertilización (Melchiorre *et al.* 2011; Ahmed *et al.* 2013; Maltz y Treseder 2015). Sin embargo, parece haber una compensación entre los rasgos de establecimiento y supervivencia y los rasgos de la promoción de crecimiento de plantas, lo que plantea un desafío en cada una de las diferentes etapas del desarrollo del inoculante (Parnell *et al.* 2016; Kaminsky *et al.* 2019). Esta compensación, junto con la alta especificidad de las cepas microbianas tanto para el medio ambiente como para el genotipo del huésped, lleva a una pregunta crucial: ¿deberíamos apuntar a biofertilizantes más específicos y dirigidos o, en su lugar, buscar productos versátiles de amplio espectro? (Parnell *et al.* 2016; Bell *et al.* 2019; Tosi *et al.* 2020a). En este último, el resultado implicaría utilizar microorganismos versátiles o formular inoculantes mixtos que amplíen el rango de adaptación ecológica (es decir, cepas funcionalmente redundantes que abarquen un rango más amplio de adaptación ambiental). A pesar de los desafíos derivados de la interacción y posible interferencia entre miembros de un inoculante mixto, que será diferente en cada escenario particular (Xavier y Germida 2003; Remans *et al.* 2008; Ballesteros-Almanza *et al.* 2010), tienen un gran potencial para superar los problemas de adaptabilidad ambiental.

Además de la identidad del microorganismo inoculado, las prácticas de concentración, formulación y administración de biofertilizantes también determinarán cuán tolerantes y protegidos serán los microorganismos inoculados frente a las limitaciones ambientales. La formulación del inoculante debe ser capaz de apoyar el crecimiento microbiano, mientras protege una cantidad de células viables lo suficientemente alta para una respuesta efectiva en la planta (Herrmann y Lesueur 2013; Bashan *et al.* 2014). Los desafíos adicionales asociados con la ampliación y la comercialización de un producto microbiano incluyen, entre otros, el riesgo de cambios genéticos y fisiológicos en la cepa, la pérdida de viabilidad (particularmente por desecación) y la contaminación (Parnell *et al.* 2016; Glick 2020; Greffe y Michiels 2020). Con la expansión de la industria de los biofertilizantes, se han desarrollado formulaciones novedosas y más sofisticadas, que incluyen una variedad de vehículos sólidos, en suspensión y líquidos, así como una amplia gama de aditivos (por ejemplo, nutrientes, estimulantes, conservantes) para mejorar el estado físico. propiedades del inoculante (p. ej., adhesivos, tensioactivos) (Bashan *et al.* 2014, 2016; Preininger *et al.* 2018). Estos aditivos permiten que los microorganismos resistan las condiciones fluctuantes y subóptimas durante la distribución, el almacenamiento y la aplicación (Parnell *et al.* 2016) (se analiza con más detalle en la sección Nuevas formulaciones y métodos de administración). Aunque estos vehículos y aditivos parecen ser un aspecto secundario del desarrollo de biofertilizantes, pueden ser críticos para obtener resultados exitosos (Gomez *et al.* 1997; Herrmann y Lesueur 2013; Lee *et al.* 2016).

De manera similar, los métodos de administración (por ejemplo, en semillas o en el suelo) y el momento y la frecuencia de la aplicación pueden ser críticos para el éxito de la inoculación (Parnell *et al.* 2016). Por ejemplo, en un ensayo de inoculación de rizobios en *Pisum sativa*, las aplicaciones al suelo de un inoculante granular dieron como resultado un PGP más alto que las aplicaciones de semillas de una formulación líquida (Clayton *et al.* 2004). Las aplicaciones foliares y florales también se estaban considerando como una estrategia de administración más segura y efectiva para microorganismos endofíticos o filosfera (Mitter *et al.* 2013; Preininger *et al.* 2018). El momento y la frecuencia de la aplicación también deben tenerse en cuenta en relación con las etapas de crecimiento de las plantas (Bashan 1986; Fallik *et al.* 1988; Linderman y Davis 2004), así como otras prácticas agrícolas como la fertilización (Pii *et al.* 2019) y trasplante (Sohn *et al.* 2003). El tiempo transcurrido entre la aplicación y el establecimiento es crítico, ya que determinará la supervivencia del microorganismo a las limitaciones ambientales antes de que pueda proporcionar algún beneficio a la planta.

Aspectos prácticos de biofertilizantes

Aparte de las principales limitaciones técnicas, que pueden afectar notablemente la eficiencia de los biofertilizantes, también hay un conjunto de aspectos prácticos que no pueden pasarse por alto en el desarrollo de biofertilizantes. Una de estas preocupaciones es la accesibilidad y conveniencia de los inoculantes tanto para los agricultores como para los fabricantes, especialmente en comparación con los fertilizantes químicos. Algunos factores claves relacionados con la accesibilidad de los biofertilizantes son: relación coste/beneficio, versatilidad,

homogeneidad, reproducibilidad, vida útil y requisitos de almacenamiento, facilidad de uso (manipulación y aplicación), adaptabilidad a las prácticas y maquinarias agrícolas y bioseguridad (Bashan *et al.* 2014; Parnell *et al.* 2016; Bell *et al.* 2019). Los productos novedosos deberían ir acompañados de una mejor difusión para informar a los agricultores sobre los beneficios de los biofertilizantes y para facilitar y promover su aplicación (Parnell *et al.* 2016; Martínez-Hidalgo *et al.* 2018). Un tema menos discutido son los derechos de propiedad intelectual y el desarrollo de patentes, que pueden ser una valiosa herramienta para transferir tecnología entre los sectores académico e industrial, pero también podrían poner en riesgo el libre intercambio de ideas y materiales entre investigadores (Glick 2020). La comercialización de productos también requiere regulaciones adecuadas (Sessitsch *et al.* 2019) con protocolos de pruebas y directrices de evaluación de riesgos estandarizados y universales (Vilchez *et al.* 2016; Timmusk *et al.* 2017). Finalmente, el sector de investigación y desarrollo aún necesita protocolos estandarizados para evaluar el éxito de la inoculación (Hart *et al.* 2018; Martínez-Hidalgo *et al.* 2018; Kaminsky *et al.* 2019) y para monitorear microorganismos una vez aplicados en el campo (Schütz *et al.* 2018; Compant *et al.* 2019).

I.7.3. Inoculantes micorrícicos arbusculares – definición, aspectos y tipos

Dentro de la comunidad microbiana del suelo, los HMAs son bien conocidos por su capacidad para mejorar la absorción de nutrientes de las plantas, mejorar el crecimiento de las plantas e influir en el funcionamiento del ecosistema (Smith & Read 2008). Hasta el 50% de la biomasa microbiana del suelo consiste en HMAs (Olsson *et al.* 1999). Los HMAs son nativos de todos los ecosistemas terrestres y se pueden encontrar en casi todos los suelos (Abbott & Robson 1982, Öpik *et al.* 2006, Jansa *et al.* 2009). Varios estudios informan una reducción de la diversidad de HMAs tras la intensificación del uso de la tierra (Helgason *et al.* 1998, Verbruggen *et al.* 2010). La reducción de la abundancia de micorrizas y la diversidad de especies se debe a factores relacionados con el manejo agrícola intensivo, como alta fertilización, labranza intensiva, barbecho y secuencia de cultivos con cultivos no hospedadores (Jansa *et al.* 2006, Koide & Peoples 2012, Säle *et al.* 2015). Se ha demostrado en microcosmos que esta pérdida de diversidad de hongos en el suelo puede interrumpir una variedad de servicios ecosistémicos del suelo (Maherali & Klironomos 2007, van der Heijden *et al.* 1998, Wagg *et al.* 2014). Además, algunos estudios indican que la agricultura intensiva selecciona a los mutualistas inferiores (Johnson 1993, Scullion *et al.* 1998).

Se ha propuesto la inoculación del suelo con HMAs beneficiosos para superar esta limitación y contribuir a un uso más eficiente de los nutrientes. La inoculación con HMAs beneficiosos se considera cada vez más para los suelos pobres en especies y a menudo estériles en los viveros (Azcón-Aguilar & Barea 1997) y en la producción de los cultivos tropicales donde los suelos tienen poco fósforo disponible para las plantas y poca abundancia de HMAs (Ceballos *et al.* 2013; Sieverding 1991). **La aplicación indecisa de HMAs en la agricultura comercial en la zona templada podría deberse a los altos costos de aplicación, la percepción de que los HMAs no son muy beneficiosos cuando la disponibilidad de P es alta, y que los HMAs pueden incluso conducir a una depresión del crecimiento de las plantas en algunos cultivos** (Ryan & Graham 2002). **A pesar de estas preocupaciones, los metanálisis han revelado que la producción de biomasa y la absorción de fósforo pueden aumentar mediante la inoculación del suelo con HMAs** (McGonigle 1988, Lekberg & Koide 2005, Hoeksema *et al.* 2010).

Formulaciones de inóculos de HMAs

La formulación es esencialmente una mezcla de propágulos microbianos con una variedad de vehículos o adyuvantes, para producir un material que se pueda administrar de manera efectiva a la aplicación objetivo (Adholeya *et al.* 2005). Se han propuesto varias formulaciones de inóculos micorrícicos. A nivel de laboratorio de investigación, se han utilizado perlas de vidrio (Redecker *et al.* 1995), también arcilla expandida (Plenchette *et al.* 1983) en el sector comercial. Estas formulaciones tienen la ventaja de permitir el atrapamiento natural de esporas y raíces de micorrizas durante la fase de crecimiento, en condiciones de invernadero. Las perlas tienen una textura porosa con numerosos espacios de aire en los que pueden establecerse los propágulos micorrícicos. También se ha documentado la mezcla del inóculo secado al aire con vehículos inertes como arena, vermiculita y Soilrite (Millner & Kitt 1992). El inóculo micorrícico está disponible en polvo, pastillas/pellets o gránulos, perlas de gel y bolas (Adholeya *et al.* 2005). Las esporas/vesículas intraradicales de *Glomus/Rhizophagus* spp. también podrían quedar atrapados en perlas de alginato y usarse como inóculo (Redecker *et al.* 1995). Se observó que los materiales intraradicales aislados en tales perlas se regeneraban y colonizaban raíces frescas en condiciones controladas (Strullu & Plenchette 1991). También se demostró que el atrapamiento en perlas de alginato es eficaz con esporas producidas monoxénicamente (Declerck *et al.* 1996).

En las operaciones comerciales, donde cada paso del proceso de producción aumenta el costo del producto final, el costo de transporte es un criterio importante en el desarrollo del proceso (Adholeya *et al.* 2005). Una formulación exitosa debe ser económicamente viable de producir (preferiblemente hecha de un material inerte disponible localmente con desechos no tóxicos), sin efectos nocivos sobre la simbiosis micorrícica. Además, debe ser fácil de manipular, lo que permite una dispersión eficaz durante la aplicación. La formulación debe permitir una disolución o dispersión temprana (para pastillas / pellets / gránulos) cerca de las raíces, en el caso de plantas en macetas, de modo que las raíces puedan invadir fácilmente el carrier para una micorrización eficaz. Si el carrier está muy fuertemente pegado y no se disuelve durante el riego, el efecto puede reducirse, ya que las raíces y los propágulos micorrícicos pueden no poder establecer contacto (Adholeya *et al.* 2005).

Durante la distribución del inóculo es necesario abordar la cuestión de su dilución para una aplicación localizada y eficaz. Entre otros factores, se considera que la materia orgánica estimula la actividad microbiana, la estructura del suelo y mejora el crecimiento de las plantas (Adholeya *et al.* 2005). También sería útil incorporar en el inóculo micorrícico los compuestos estimulantes como los flavonoides (Bécard & Piché 1989; Gianinazzi-Pearson *et al.* 1989; Vierheilig *et al.* 1998), o incluso incluir microorganismos sinérgicos (Hildebrandt *et al.* 2002).

Hay informes de inóculo comercial que porta especies de hongos no deseados, como *Olpidium brassicae* que es una especie que forma estructuras intrarradicales similares a las de HMAs (Tarbell & Koske 2007).

Multiplicación del inóculo MA y su identidad

Los HMAs son simbioses obligados y no pueden multiplicarse en ausencia de plantas hospedadoras (Berruti *et al.* 2016). Akhtar y Abdulla (2014) describen tres métodos para la multiplicación de los HMAs en experimentos de laboratorio o invernadero: producción basados en sustrato, producción libre de sustrato (aeroponía) y sistema de producción *in vitro*. Por su parte, Rouphael y col (2015) describen tres formas más populares de producción de inóculos de HMAs: 1) en campo, 2) *ex vitro* en invernaderos o cámaras climáticas o 3) *in vitro* en plantas, en cultivos de órganos radicales (CORs) o en biofermentadores (Fig. 1.7.1). Dado que los métodos de cultivo monoxénicos o *in vitro* han tenido éxito solo para unas pocas especies limitadas, los métodos de cultivo basados en sustrato siguen siendo el método más popular, y se aplican en el 75 por ciento de los estudios según Berruti *et al.* (2016) e Igiehon y Babalola (2017).

Las raíces secas con hifas de hongos, vesículas, arbusculos y otras estructuras de HMAs o suelos con esporas e hifas constituyen las fuentes populares de inóculo para la multiplicación de estos hongos (Brundrett *et al.* 1996). Varios taxones de HMAs difieren en su capacidad para propagarse a partir de un propágulo dado. La propagación a través de la fragmentación micelial se prefiere para las especies de la familia Glomeraceae, mientras que la germinación de esporas es el método preferido para los miembros de otras familias (por ejemplo, Gigasporaceae, Acaulosporaceae y Scutellosporaceae) (Berruti *et al.* 2016). Una revisión sobre el uso prevalente de diferentes tipos de inóculos de HMAs reveló que se utilizó una mezcla de diferentes tipos de propágulos (inóculo crudo) en el 68% de los experimentos revisados, esporas solas en el 14%, esporas mezcladas con hifas en 4 %, e inóculo radical en el 2% de los casos (Berruti *et al.* 2016). Gupta (2017) sugiere usar los esporocarpos (de las especies de HMAs capaces de producirlos) como los propágulos para la producción masiva de inoculo en cultivos-trampas, experimentos y otras aplicaciones.

La identidad de los inóculos de iniciación para la multiplicación y el cultivo resultante debe confirmarse mediante métodos moleculares porque la identificación basada únicamente en caracteres morfológicos muy a menudo conduce a una identificación incorrecta (Redecker *et al.* 2013). Se han informado errores en la identificación de HMAs hasta el nivel de género. Por ejemplo, basándose en caracteres morfológicos, una especie de *Acaulospora* fue nombrada incorrectamente como *Ambispora brasiliensis*, lo cual es incorrecto a nivel genérico, familiar e incluso ordinal (Goto *et al.* 2008).

El estudio de Maitra *et al.* (2021) mostró que el tamaño de partícula del sustrato y la reducción y regulación de P podrían tener una fuerte influencia en la maximización de la esporulación y colonización de *Rhizophagus irregularis* en los cultivos basados en el sustrato de arena. En el sistema *in vivo*, la esporulación más alta (≈ 500 esporas/g de arena) ocurrió cuando agregaron una solución Hoagland de concentración media ($20 \mu\text{M}$ P) en la arena con un tamaño de partícula entre $500 \mu\text{m}$ y $710 \mu\text{m}$ y omitieron el P después de siete semanas. Sin embargo, la mayor colonización ocurrió cuando agregaron una solución Hoagland de concentración media en la arena con tamaños de partículas entre $710 \mu\text{m}$ y $1000 \mu\text{m}$ y omitieron P después de siete semanas (Maitra *et al.* 2021).

El estudio de Tiwari y Adholeya (2003) demostró que las diferentes especies y variedades de las plantas hospedadoras influyen de diferente manera en los eventos de micorrización y vigor de las plantas, produciendo diferentes cantidades de las estructuras micorrícicas. Estos resultados son relevantes para las investigaciones sobre interacciones fúngicas hospedador-HMA, también son importantes a tener en cuenta para la selección de la planta-hospedadora para una mejor producción de los inóculos micorrícicos arbusculares. Todos los inoculantes micorrícicos

convencionales descritos aquí han quedado atrás comparados con el nuevo gel inoculante micorrízico ultrapuros de última generación, que se describirá más adelante (apartado 1.7.7).

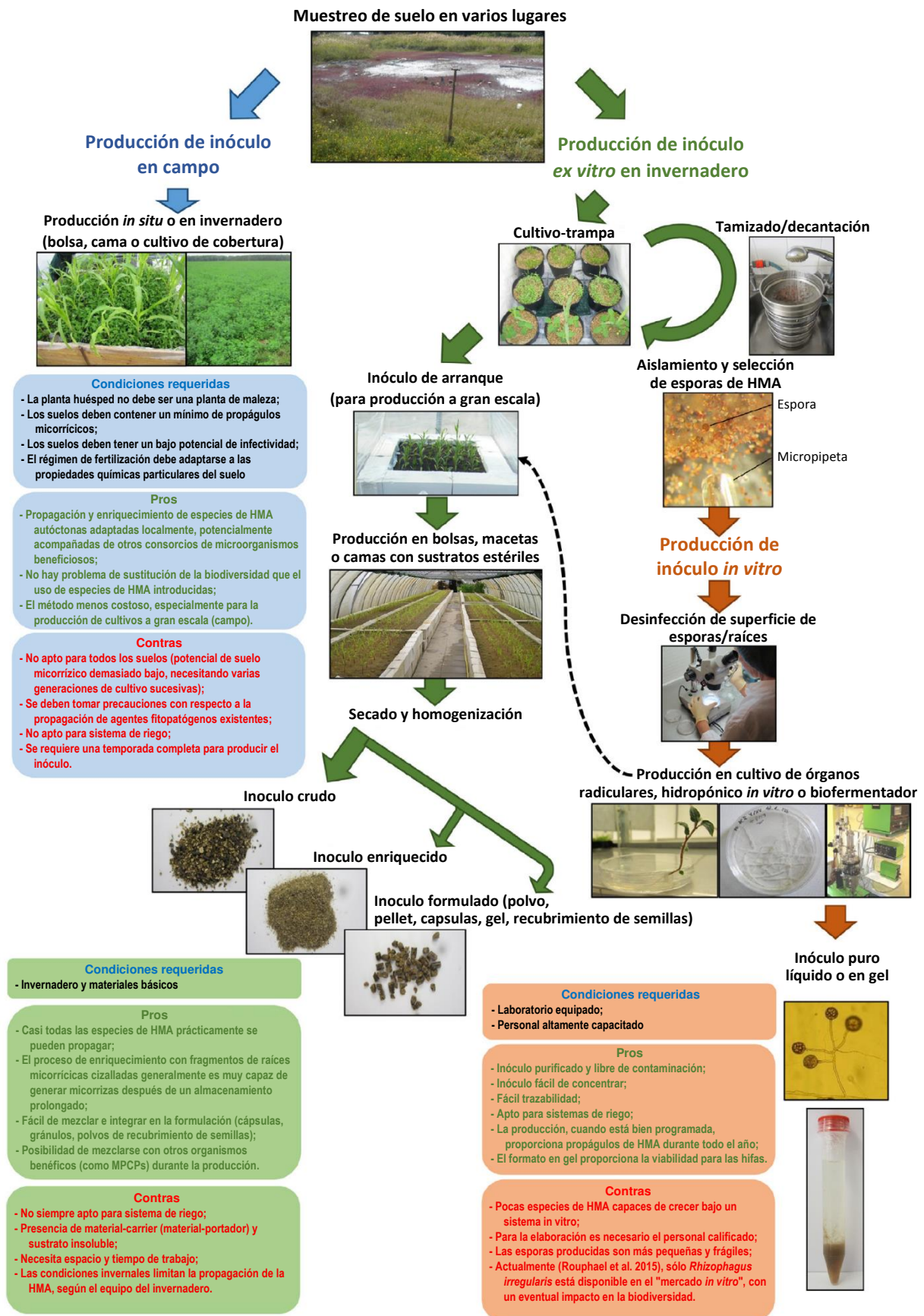


Fig. 1.7.1. Tres formas más populares de producción de inóculos de HMAs (modificado de Rouphael *et al.* 2015). Los inóculos de HMAs se pueden producir en campo, *ex vitro* en invernaderos o cámaras climáticas o *in vitro* en plantas, en cultivos de órganos radicales (CORs) o en biofermentadores. Se resumen las condiciones requeridas, las ventajas y desventajas de las tres tecnologías.

Eficiencia de inóculos de HMAs en suelos agrícolas

Varios estudios informan una reducción de la diversidad de HMAs tras la intensificación del uso de suelo (Helgason *et al.* 1998, Verbruggen *et al.* 2010). La reducción de la abundancia de micorrizas y la diversidad de especies de HMAs se debe a factores relacionados con el manejo agrícola intensivo, como alta fertilización, labranza intensiva, barbecho y secuencia de los cultivos que incluyen los cultivos no hospedadores de MA (Jansa *et al.* 2006, Koide & Peoples 2012, Säle *et al.* 2015). Se ha demostrado en los microcosmos que esta pérdida de la diversidad de hongos en el suelo puede interrumpir una variedad de servicios ecosistémicos del suelo (Maherali & Klironomos 2007, van der Heijden *et al.* 1998, Wagg *et al.* 2014). Además, algunos estudios indican que la agricultura intensiva selecciona a los mutualistas inferiores en su eficiencia (Johnson 1993, Scullion *et al.* 1998).

La inoculación del suelo con los HMAs beneficiosos fue propuesta para superar esta limitación y contribuir a un uso más eficiente de los nutrientes (Köhl *et al.* 2016). La inoculación con HMAs beneficiosos se considera cada vez más para suelos pobres en especies y a menudo estériles en los viveros (Azcón-Aguilar & Barea 1997) y en la producción de cultivos tropicales donde los suelos tienen poco fósforo disponible para las plantas y baja abundancia de HMAs (Ceballos *et al.* 2013, Sieverding 1991). La aplicación titubeante de los HMAs en la agricultura comercial en las zonas templadas podría deberse a los altos costos de aplicación, la percepción de que los HMAs no son muy beneficiosos cuando la disponibilidad de P es alta, y que los HMAs pueden incluso conducir a una depresión del crecimiento de las plantas en algunos cultivos (Ryan & Graham 2002). A pesar de estas preocupaciones, los metanálisis han revelado que la producción de biomasa y la absorción de fósforo pueden aumentar mediante la inoculación del suelo con los HMAs (McGonigle 1988, Lekberg & Koide 2005, Hoeksema *et al.* 2010).

Uno de los factores bióticos cruciales del suelo que determinan el éxito del inoculante fúngico es la comunidad autóctona de micorrizas (Köhl *et al.* 2016). Si la cepa es compatible con un suelo en particular, aún necesita superar a la comunidad autóctona de HMAs, y los HMAs ya establecidos en el campo pueden ser competitivamente superiores (efecto de prioridad) en comparación con los introducidos (Verbruggen *et al.* 2013). Además, se cree que los ecosistemas solo pueden sustentar las poblaciones de HMAs hasta un cierto límite (capacidad de carga) evitando un mayor establecimiento si ya se ha alcanzado esta capacidad de carga (Köhl *et al.* 2016). Por lo tanto, parece cuestionable si la inoculación puede tener éxito en campos con alta abundancia de hongos. A pesar de los numerosos estudios de inoculación, solo se han realizado algunos intentos con herramientas moleculares para evaluar si una cepa no autóctona puede colonizar con éxito las plantas hospedadoras y persistir en el suelo del campo a pesar de la presencia de otros HMAs (Farmer *et al.* 2007, Ceccarelli *et al.* 2010, Pellegrino *et al.* 2012, Sýkorová *et al.* 2012). Además, todos estos estudios se centraron en un campo en particular y aún no se ha probado suficientemente si un inoculante en particular puede establecerse en una amplia gama de suelos. Tampoco está claro si el mismo hongo aislado que a menudo se encuentra en el inóculo comercial puede establecerse con éxito en una amplia gama de los campos. Una aplicabilidad tan amplia es una condición previa para los inóculos comerciales de HMAs (Köhl *et al.* 2016).

El estudio de Köhl *et al.* (2016) con la aplicación de un inóculo de HMA *Rhizophagus irregularis* en los microcosmos, basados en ocho diferentes tipos de suelos no esterilizados donde se sembraron las plantas *Lolium multiflorum* y *Trifolium pratense*, mostró que la inoculación aumentó la abundancia de *R. irregularis* en todos los suelos, independientemente de la disponibilidad de P en el suelo, la abundancia inicial de *R. irregularis* o la abundancia de comunidades fúngicas MA nativas. La inoculación con HMA no tuvo efecto sobre el pasto (*Lolium multiflorum*), pero mejoró significativamente el rendimiento del trébol en cinco de los ocho suelos de campo. Los resultados de Köhl *et al.* (2016) demuestran que la inoculación con HMA puede tener éxito, incluso cuando la disponibilidad de fósforo en el suelo es alta y las comunidades nativas de HMAs son abundantes.

I.7.4. Tecnologías de aplicación de HMAs

La inoculación se refiere a la aplicación de un inóculo comercialmente disponible de los HMAs para la siembra o para el suelo listo para plantar. El inóculo es un material que transporta hongos micorrícicos en una forma utilizable, es decir, esporas, hifas y fragmentos de raíces colonizadas (Adholeya *et al.* 2005). Un producto inoculante se usa mejor cuando hay razones para creer que las poblaciones nativas de los HMAs en el suelo son bajas o cuando los HMAs nativos ya no son efectivos. Es particularmente importante inocular las plantas cuando se trasplantan a sitios sin riego o cuando se trata de suelos alterados donde las plantas tienen dificultades para establecer sus sistemas de raíces.

Antes de la inoculación con HMA en un suelo o sustrato, es necesario conocer el grado de dependencia micorrícica de la planta objetivo. Se recomienda la inoculación de HMA cuando (Osorio 2014):

- Los cultivos requieren altas dosis de fertilizantes fosfatados;
- El suelo presenta una baja disponibilidad de P;

- La población nativa de HMA es escasa, nula o ineficaz;
- El suelo ha sido sometido a un intenso régimen de fungicidas y otros biocidas;
- El suelo se ha erosionado, degradado o quemado;
- Las especies de plantas exhiben dependencia de micorrizas.

Cabe destacar que la mera presencia de un HMA no implica beneficios para una planta (Adholeya *et al.* 2005). Con las mejoras en la tecnología y la selección de los aislados de HMA, debería ser posible utilizar aislados novedosos y más eficientes de HMAs MA para reemplazar los aislados nativos menos eficientes, ya presentes en el suelo. Adholeya *et al.* (2005) creen que los HMAs introducidos pueden diluirse en su efecto ya que residen en el suelo durante períodos prolongados, y sugieren que agregar los niveles óptimos de aislados seleccionados y eficaces de HMAs en cada plantación podría ser beneficioso.

En principio, la simbiosis se puede lograr a partir de un solo propágulo que germina y coloniza una raíz, pero el HMA puede tardar mucho en extenderse a una parte significativa del sistema radical (Adholeya *et al.* 2005). Por lo tanto, es mejor iniciar infecciones múltiples para acelerar el proceso de colonización, como lo demuestran los ensayos de infectividad de los inóculos (Sharma *et al.* 1996). Normalmente, uno se refiere a la cantidad de propágulos de hongos entregados por cada producto en cada semilla o en el suelo alrededor de cada semilla o raíz. En teoría, cuanto mayor sea el número de propágulos de HMAs entregados a la zona de la raíz en el momento de la aplicación, más rápida será la colonización de las raíces (Adholeya *et al.* 2005). La eficacia de esto en la práctica variará, por supuesto, con el producto, las condiciones ambientales, el método de entrega y una serie de otras variables. Los cálculos del número de propágulos de HMA por planta, o por área, se basan en varios parámetros tales como (1) peso o volumen del producto; (2) número de propágulos de HMAs; (3) tasa de aplicación del inóculo a la semilla o al suelo; (4) grado de adhesión del producto a la semilla; (5) dosis de siembra por la unidad de superficie en campo (Adholeya *et al.* 2005).

Para una colonización exitosa de las micorrizas, los propágulos de los hongos deben estar en estrecho contacto con las raíces de las plantas (Fig. 1.7.1) (Adholeya *et al.* 2005). La formulación del inóculo puede involucrar una o más especies de HMAs o incluso otros organismos, tales como bacterias u hongos beneficiosos que juntos mejoran los parámetros deseables en la planta objetivo. Actualmente hay una serie de las tecnologías de aplicación de inóculos de HMAs: esparcimiento a voleo, recubrimiento de semillas, aplicación en surco, aspersion, inyección al suelo y al cepellón de plántulas, aplicación en el fondo del hoyo durante el trasplante, aplicación en riego, inoculación de las plántulas en el semillero, inoculación in vitro, mezcla del inóculo con el sustrato, inmersión de raíces en el inóculo.

Las tecnologías conocidas de aplicación de HMAs (Fig. 1.7.1) para inocular las plantas y cultivos agrícolas y experimentadas de una u otra manera por el autor de esta Tesis Doctoral son: 1) esparcimiento; 2) recubrimiento de semillas; 3) aplicación en surco; 4) aspersion; 5) inyección al suelo; 6) aplicación en el fondo del hoyo durante el trasplante; 7) aplicación en riego; 8) inyección al cepellón de plántula; 9) inoculación de plántulas en el semillero; 10) inoculación in-vitro; 11) mezcla del inóculo con el sustrato; 12) inmersión de raíces. Debajo se describen más detalladamente cada una de las tecnologías de aplicación de HMAs:

1) Esparcimiento

En este método, las semillas y el inóculo se esparcen sobre la superficie del suelo (Adholeya *et al.* 2005). Luego se mezclan con los primeros centímetros de tierra. El inóculo que crece en las inmediaciones de las semillas en germinación colonizará las raíces de la plántula. El esparcimiento no requiere un equipo especial y puede realizarse manual o mecánicamente por las abonadoras mecánicas (por gravedad, centrífugas o neumáticas) agrícolas tiradas por camiones o tractores. También se pueden utilizar pequeños esparcidores de fertilizantes, disponibles en las ferreterías. Este método tiene la ventaja de cubrir una gran área con semillas e inóculo rápidamente. Sin embargo, se requiere una gran cantidad de inóculo para asegurar la colonización, ya que solo el inóculo inmediatamente adyacente a las semillas las colonizará cuando germinarán y producirán las raíces. El inóculo de HMA aplicado es sólido.

2) Recubrimiento de semillas

El tratamiento de semillas, una práctica conocida como el recubrimiento o el revestimiento de semillas, es otro método de inoculación (Adholeya *et al.* 2005). Aquí, el inóculo se prepara mezclándolo con un vehículo pegajoso como goma de acacia antes de enrollarlo con las semillas. Los gránulos de semillas se secan y se plantan en grandes superficies con una sembradora. La ventaja de este método es que el inóculo puede colonizar fácilmente la semilla en germinación debido al contacto directo. Se requiere menos inóculo y la mano de obra es mínima (Sieverding 1991). El inóculo de HMA puede ser sólido o líquido.

3) Aplicación en surco

En este método, se hace un pequeño surco (justo debajo de la profundidad de siembra de semillas) y el inóculo se coloca directamente en el surco (Adholeya *et al.* 2005). Las semillas se colocan sobre el inóculo y se cubren con tierra (Fig. 1.7.1). Las semillas germinan y sus raíces penetran en la capa de suelo con el inóculo, donde las hifas de HMA pueden colonizar estas raíces. El método de aplicación en surco funciona muy bien y produce altos niveles de colonización micorrícica (Adholeya *et al.* 2005). Suele aplicarse en los cultivos extensivos, en las plantaciones de patatas. El inóculo de HMA puede ser tanto sólido como líquido.

4) Aspersión

La aplicación de HMA por aspersión normalmente se realiza en los cultivos extensivos con un equipo especializado para los tratamientos fitosanitarios que disponga del depósito para la solución de los productos y una barra con los aspersores. Este puede ser un tractor con el depósito y la barra acoplados o un vehículo autopropulsado con el depósito y la barra integrados. El inóculo micorrícico aplicado a través de aspersión debe cumplir varias condiciones: ser fácilmente soluble y no dejar el pozo en el depósito, tener un tamaño de propágulos inferior al tamaño de poros de los filtros y el tamaño de los canales en las boquillas para no obstruirlos, por un lado, y para poder ser aplicado al 100% y no quedarse atascado parcial o completamente en los filtros o en las boquillas, por otro lado. En algunos casos es necesario quitar los filtros o sustituirlos por otros con mayor tamaño de poros para que todos los propágulos puedan ser aplicados. Después de la aplicación de HMA por aspersión sería conveniente aplicar un riego posterior (donde es posible) para mejor incorporación del inóculo micorrícico al suelo y para mejorar las condiciones de humedad del suelo para mejor crecimiento inicial de las hifas de HMA. En los campos de secano la aplicación por aspersión debería ser justo antes de una lluvia moderada o abundante para el mismo propósito descrito en la oración anterior.

5) Inyección al suelo

La inyección al suelo se realiza utilizando los inyectoros metálicos con una punta cónica que permite introducir inyector dentro del suelo cerca de las raíces jóvenes de las plantas. Este tipo de aplicación permite colocar el inóculo dentro del suelo a una profundidad diferente (normalmente entre 10-50 cm de profundidad) cerca de las raíces jóvenes, las más adecuadas para la inoculación con HMA. Por lo tanto, la probabilidad de contacto rápido entre los propágulos de HMA aumenta, también aumenta la supervivencia de los propágulos frente a la escasez de agua, los efectos adversos de sol, viento u otros factores adversos ambientales. El inóculo micorrícico debe ser soluble en agua sin dejar el pozo ni obstruir los filtros. La inyección de HMA se puede realizar con un equipo mecanizado con un tractor o de forma manual con una mochila y un inyector acoplado. Esta tecnología suele ser aplicada en las plantaciones de los árboles normalmente en secano, pero también en riego para mejorar el acceso del inóculo a las raíces jóvenes de las plantas.

6) Aplicación en el fondo del hoyo durante el trasplante

Esta tecnología se aplica frecuentemente para cualquier cultivo en macetas, también puede aplicarse en la plantación de árboles, arbustos, trasplantes de cultivos hortícolas. La aplicación se realiza con una cuchara o un dosificador específico tanto para el inóculo de HMA sólido como líquido.

7) Aplicación en riego

La aplicación de HMA puede ser efectuada a través de diferentes sistemas de riego (por góteo, con pívot, aspersor rotativo, etc.) con la dilución de inóculos de HMA en tanques de agua de riego o inyección al sistema de riego a través del sistema Venturi. Cada vez se hace más frecuente esta tecnología en los cultivos de invernadero (por ejemplo, en provincia de Almería, España), cultivos intensivos, frutales.

El inóculo micorrícico aplicado a través de riego debe cumplir varias condiciones: ser fácilmente soluble y no dejar el pozo en el tanque o el depósito del sistema Venturi, tener un tamaño de propágulos inferior al tamaño de poros de los filtros, el tamaño de los canales en las boquillas o de los goteros para no obstruirlos, por un lado, y para poder ser aplicado al 100% y no quedarse atascado parcial o completamente, por otro lado. En algunos casos es necesario quitar los filtros o sustituirlos por otros con mayor tamaño de poros para que todos los propágulos puedan ser aplicados. Además, a la hora de aplicar los HMA y cierto tiempo después de la aplicación, no se deben utilizar los abonos fosforados (especialmente los que están en concentraciones altas) porque frenan o paran por completo el proceso de la colonización de las raíces. También la hora de aplicar los HMA y cierto tiempo después de la aplicación no se deben utilizar los fungicidas porque pueden matar a los propágulos de los HMA.

8) Inyección al cepellón de plantón

La inyección del inoculo de HMA al cepellón del plantón es una práctica bastante rápida y efectiva para diversos plantones (normalmente de cultivos arbóreos, aunque puede ser tratada cualquier planta con cepellón cultivada en un recipiente). Permite el acceso rápido del inóculo a las raíces de las plantas, requiere menos tiempo y esfuerzos en comparación con la inyección al suelo descrita en el punto 5). Se puede realizar tanto con una jeringa, como con una mochila de espalda acoplada con una manguera y una pistola de inyección. Un pincho metálico puede ser utilizado para hacer el agujero en el sustrato demasiado duro del cepellón para introducir luego la jeringa. El inóculo de HMA debe ser fácilmente soluble y no dejar el pozo en el depósito. En el caso de la aplicación con una mochila de espalda hay que quitar el filtro para no obstruirlo con las partículas del inoculo.

9) Inoculación de plántulas en el semillero o vivero

La producción de plántulas inoculadas para el trasplante en campo a gran escala requiere más mano de obra (Adholeya *et al.* 2005). Las plántulas se pueden cultivar en los sustratos de semilleros que contienen micorrizas, donde serán colonizadas con un alto grado de eficiencia (Fig. 1.7.1). Luego, las plántulas se pueden trasplantar en el campo. Este método se usa generalmente para inocular las plántulas de especies de árboles forestales, pero también se puede usar para los cultivos agrícolas micorrizables.

Dado que la producción y aplicación típicas del inóculo fúngico de MA es relativamente intensiva en mano de obra, la aplicación de HMAs es particularmente interesante para cultivos de alto valor, por ejemplo, en horticultura, y para la adaptación de esquejes y plántulas micropropagadas en viveros (Azcón-Aguilar & Barea 1997; Jeffries *et al.* 2003; Troncoso de Arce *et al.* 2005, 2008; Ruta *et al.* 2009; Kleinwächter *et al.* 2008; Yilmaz *et al.* 2020; Feldmane *et al.* 2021).

Una gran parte de la producción de plantas hortícolas involucra la micropropagación estéril *in vitro*. Un punto crítico del desarrollo de las plántulas así generadas es el traslado al sustrato o suelo (endurecimiento) que puede ocasionar grandes pérdidas (Schubert & Lubraco 2000). La inoculación con HMA de los árboles frutales micropropagados en el momento del trasplante mejora el crecimiento y la absorción de nutrientes durante la etapa de endurecimiento, produciendo plantas de mayor tamaño y mejores características comerciales (Lovato *et al.* 1992; Vidal *et al.* 1992; Cordier *et al.* 1996; Schubert & Lubraco 2000). Los HMAs pueden acelerar esta transición y mejorar la salud de las plántulas (Vestberg *et al.* 2002), lo que hace que la producción de plantas sea más rentable. Un buen ejemplo de tal aplicación son los esquejes de manzana y melocotonero que crecen más fuertes con el inóculo de HMAs (Schubert & Lubraco 2000; Balla *et al.* 2008).

10) Inoculación *in vitro*

Se ha encontrado que la inoculación con HMAs mejora el crecimiento y la absorción de nutrientes en una gran variedad de plantas propagadas *in vitro* (Lovato *et al.* 1996; Sharma & Adholeya 2004; Fortunato & Avato 2008). La inoculación *in vitro* con HMA fue descrita por Mark *et al.* (1999). Para esta tecnología el inoculo debe ser producido en las condiciones estériles normalmente sin contaminación con otros microorganismos.

11) Mezcla del inoculo con el sustrato

La mezcla del inoculo de HMA con el sustrato suele ser aplicada para los cultivos en macetas antes del trasplante. Permite tener una distribución relativamente homogénea de los propágulos aumentando así la probabilidad del contacto de las raíces jóvenes de las plantas trasplantadas o sembradas con las hifas germinadas a partir de los propágulos de HMAs. Requiere adaptaciones específicas para la realización del mezclado homogéneo del sustrato con el inóculo, y un esfuerzo adicional de tiempo y labor manual o mecánico. El inoculo de HMA aplicado puede ser sólido o líquido.

12) Inmersión de raíces

Los HMAs y otros microorganismos beneficiosos generalmente están ausentes en los sustratos o en las mezclas artificiales para macetas que se usan comercialmente en los viveros, y los trasplantes de plantas cultivadas *in vitro* habitualmente carecen de HMAs. La inoculación de las plántulas con aislados de HMAs apropiados da excelentes resultados con muchas plantas ornamentales. La técnica de inmersión de raíces se recomienda generalmente para inocular plantas micropropagadas y criadas en vivero (Adholeya *et al.* 2005). Estas plántulas criadas en macetas e *in vitro* se lavan primero en agua y luego se sumergen las raíces en el inóculo (mezclado con un carrier) durante 5 min. El inóculo se adhiere a las raíces y, a continuación, se puede llevar a cabo el trasplante mediante métodos estándar. Se ha informado el establecimiento exitoso de los HMAs en una variedad de medios de enraizamiento que contienen arena, grava, turba, arcilla expandida, piedra pómez, perlita, corteza, aserrín, vermiculita o sus mezclas (Adholeya *et al.* 2005).

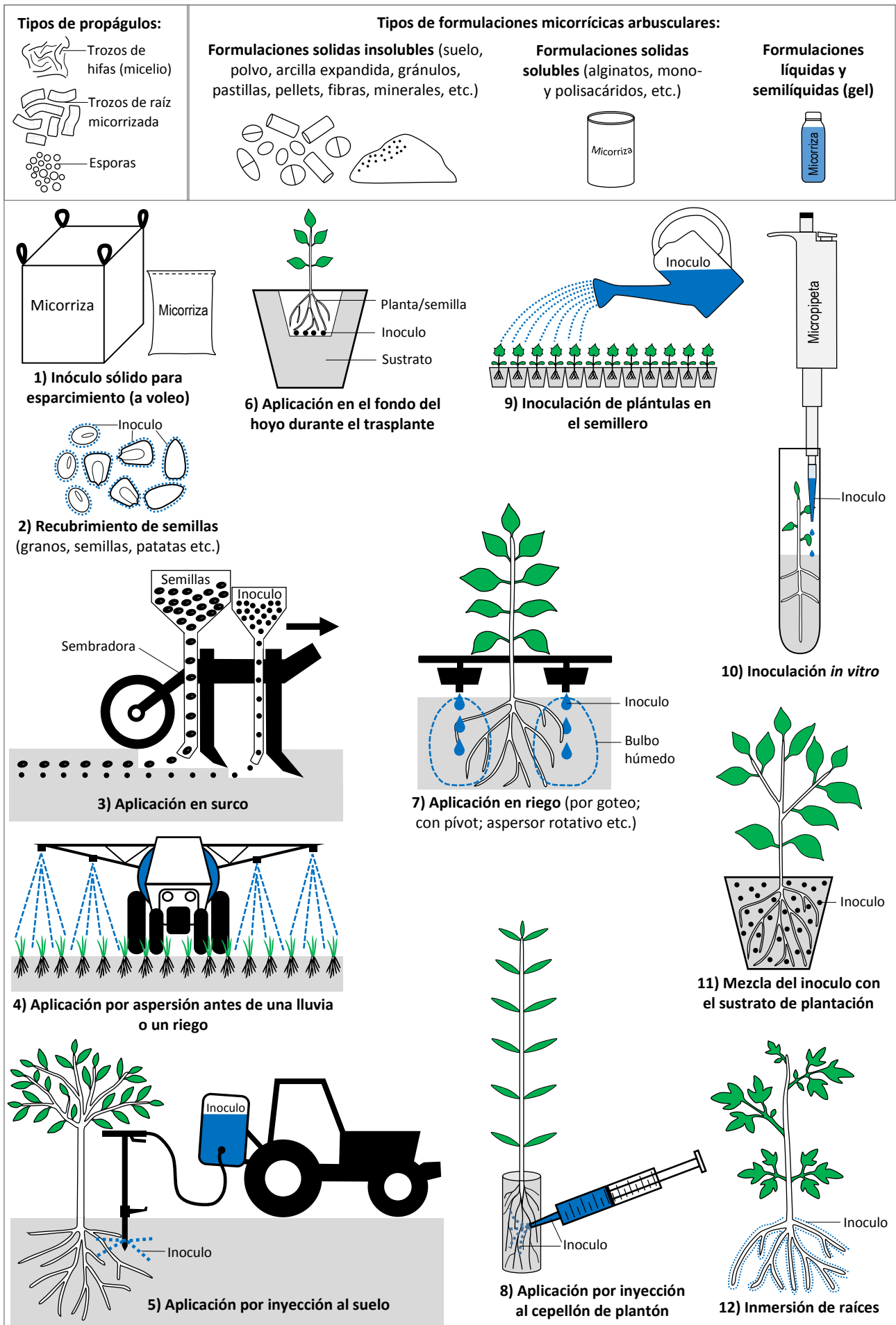


Fig. 1.7.2. Tipos de propágulos, formulaciones y tecnologías de aplicación de inoculantes micorrícicos arbusculares.

I.7.5. Riesgos de introducción de nuevas especies de HMAs

Los ecologistas han tratado durante mucho tiempo determinar los patrones ecológicos predecibles en la propensión de las especies introducidas a convertirse en los invasores nocivos y costosos (Schwartz *et al.* 2006). Los intentos de identificar los rasgos universales de invasores exitosos (p. ej., Baker 1965) generalmente han fallado, pero los intentos de comprender los rasgos que predicen el potencial invasivo de conjuntos de especies más pequeños y restringidos han tenido más éxito (p. ej., Rejmanek & Richardson 1996; Reichard & Hamilton 1997; Kolar & Lodge 2001).

Pensando de manera muy general sobre el potencial de la biota no nativa para causar daños ecológicos, sabemos que: (1) numéricamente, la mayoría de las introducciones fallan (Simberloff & Stiling 1996; Mack *et al.* 2000); (2) entre las especies que se establecen con éxito, la mayoría son relativamente inocuas y no requieren respuestas de gestión costosas (Hiebert 1997); (3) para las especies que establecen y crean problemas costosos, a menudo hay un lapso de tiempo entre la introducción y el daño ecológico (Mack *et al.* 2000; Sakai *et al.* 2001); (4) las especies invasoras y sus interacciones novedosas con la biota existente pueden resultar en una fuerte selección, una evolución rápida e interacciones interespecíficas novedosas e impredecibles (Parker & Gilbert 2004); y (5) las especies problemáticas nocivas cuestan a las sociedades miles de millones de dólares por año (U.S. Congress Office of Technology Assessment 1993; Naylor 2000; Pimentel *et al.* 2000). Como resultado, es de gran valor identificar dónde pueden ocurrir las introducciones de problemas de baja probabilidad, pero excesivamente costosas, y trabajar para adoptar las prácticas de manejo que minimicen la probabilidad de estas situaciones (Mack *et al.* 2000; Mack 2000).

En términos generales, cuanto más grande es la especie, más probable es que sepamos el momento, la fuente y las consecuencias de las introducciones de especies (Schwartz *et al.* 2006). Podemos saber, por ejemplo, cuándo, dónde y por qué se introdujeron varios vertebrados, áreas donde ahora son invasivos, así como su tasa de propagación (Shigesada & Kawasaki 1997; Abbott 2002). El corolario de esta observación es que cuanto más pequeño es el organismo, menos, en general, sabemos acerca de las invasiones (Schwartz *et al.* 2006). Se sabe relativamente poco, por ejemplo, sobre la invasión de lombrices de tierra a América del Norte, a pesar de nuestra comprensión actual de los efectos dramáticos que tienen en el ecosistema una vez que se establecen (James 1991; Bohlen *et al.* 2004). Sabemos aún menos acerca de los microorganismos en ambientes naturales (por ejemplo, Galán & Moreno 1998). A menudo no sabemos exactamente cuándo o cómo se han introducido determinados hongos o, a veces, incluso si son nativos o se han introducido en determinados lugares (Orlovich & Cairney 2004; Pringle & Vellinga 2006).

Hay al menos cuatro problemas asociados con el diagnóstico de introducciones de hongos micorrícicos (Schwartz *et al.* 2006). Lo más importante es que **la identificación de las especies de HMAs puede ser difícil**. Tradicionalmente, los micólogos se han basado en conceptos de especies morfológicas, pero abundante evidencia demuestra que las especies morfológicas poseen especies crípticas aisladas reproductivamente (Perkins & Raju 1986; Dettman *et al.* 2003) o genéticas (Koufopanou *et al.* 1997; Dettman *et al.* 2003; Pringle *et al.* 2005). Cuando las especies se definen de acuerdo con la morfología, a menudo con fines prácticos, lo que se identifica como diferentes 'ecotipos' de la misma morfoespecie pueden funcionar de manera muy diferente (p. ej., Stahl & Smith 1984; Bethlenfalvay *et al.* 1989). Las especies invasoras pueden ser difíciles de identificar porque el concepto de una especie de hongo puede variar entre los biólogos. Los HMAs plantean un desafío único porque a menudo se definen según su morfología, pero el sistema genético es un foco de investigación en curso (Pawlowska & Taylor 2004; Hijri & Sanders 2005; Chen *et al.* 2018; Yildirim *et al.* 2020; Kokkoris *et al.* 2020; Robbins *et al.* 2021). Los núcleos individuales dentro de una sola especie definida morfológicamente de HMA pueden diferir, por ejemplo, haciendo posible que un tipo nuclear introducido entre en una población nativa de núcleos, incluso si el morfotipo no se establece ni invade. Los ecologistas rara vez consideran este tipo de invasión, pero es exactamente análoga a la introgresión de genes después de eventos de hibridación, o la transmisión horizontal de genes entre linajes bacterianos micorrícicos (Schwartz *et al.* 2006). En otros reinos, la hibridación puede servir como estímulo para la invasión (Ellstrand & Schierenbeck 2000; Ayres *et al.* 2004; Petit 2004).

En segundo lugar, **debido a que el suelo es un entorno críptico, ha resultado difícil evaluar la abundancia y distribución de los hongos micorrícicos** (Johnson *et al.* 1999). Carecemos de un conocimiento adecuado de la biogeografía de los hongos micorrícicos (Pringle & Vellinga 2006; Stürmer *et al.* 2018). Los estudios disponibles sugieren que muchos HMAs y algunos hongos ECMs tienen una distribución notablemente cosmopolita (Molina *et al.* 1992; Morton & Bentivenga 1994; Stutz *et al.* 2000; Stürmer *et al.* 2018). Una vez más, sin embargo, existe un conflicto entre los conceptos de especie morfológicos y genéticos. Cuando las especies se definen de acuerdo con el aislamiento reproductivo o genético, los diferentes linajes crípticos generalmente tienen distribuciones restringidas (Petersen & Hughes 1999; Taylor *et al.* 2000). Se ha demostrado que solo un hongo posee especies genéticas crípticas con distribuciones globales (Pringle *et al.* 2005). Las distribuciones globales de especies reproductivamente aisladas o

definidas genéticamente son una excepción. Los datos biogeográficos adicionales son cruciales para nuestra comprensión de los hongos invasores. Si las especies morfológicas están distribuidas globalmente, el movimiento intencional de hongos micorrícicos puede ser de poca preocupación (Schwartz *et al.* 2006). Alternativamente, si las especies crípticas son endémicas, entonces son susceptibles de desplazamiento y extinción por tipos introducidos.

En tercer lugar, **la información sobre la diversidad endémica de las comunidades fúngicas especialmente de HMAs es escasa**. Por ejemplo, un campo de Carolina del Norte muestreado intensivamente poseía al menos 37 especies de HMAs; un tercio de estas especies fueron descubiertas en ese sitio y no han sido encontradas en ningún otro lugar (Bever *et al.* 2001). En otro ejemplo, en las raíces de una planta endémica *Berardia subacaulis* en tres pendientes de montaña en los Alpes fueron detectados 25, 19 y 17 unidades taxonómicas operacionales (UTOs) respectivamente, de las cuales 10 OTUs estaban presentes en los tres sitios a la vez (Casazza *et al.* 2017). Será imposible entender cómo cambian las comunidades de hongos sin comprender la composición de la comunidad de referencia (Schwartz *et al.* 2006).

En cuarto lugar, tal vez debido a las dificultades asociadas con la definición de especies, la evaluación de la biogeografía fúngica y la descripción de las comunidades fúngicas, **se han hecho pocos esfuerzos para rastrear el transporte internacional involuntario de hongos micorrícicos que se encuentran en productos hortícolas o a través de otros medios de transporte** (Perrings *et al.* 2002). Estos desafíos dan como resultado una gran dificultad para discernir si los hongos micorrícicos son nativos o no de un lugar en particular. Los micólogos necesitan seguir desarrollando y aplicando técnicas moleculares que permitan rastrear el establecimiento, la invasión y la persistencia de aislados fúngicos en ambientes novedosos (para un ejemplo con hongos ECMs, ver Selosse *et al.* 1998a, 1998b, 1999). Gianinazzi y Vosatka (2004) concluyen que las tecnologías de ADN para rastrear los HMAs inoculados solo permiten la detección a nivel de especie (donde la especie se define de acuerdo con la morfología), y enfatizan la necesidad de un mayor desarrollo de sondas específicas de 'cepa' y la construcción de kits para rastrear mejor la persistencia del inóculo de micorrizas producido comercialmente (p.ej., Pellegrino *et al.* 2012).

El estudio de Davison *et al.* (2015) demostró que la diversidad de HMAs presenta bajo endemismo: el análisis genético de 1014 muestras de raíces micorrizadas recolectadas globalmente reveló que 93% taxones estaban presentes en varios continentes (34% en todos 6 continentes estudiados). Los resultados de estudio sugieren que la biogeografía de los HMAs es conducida por una diseminación inesperadamente eficiente, probablemente a través de los dos vectores, abióticos y bióticos, incluyendo a los humanos (Davison *et al.* 2015).

La especie invasora (invasor) es una especie exótica que se establece en ecosistemas o hábitats naturales o seminaturales, es un agente de cambio y amenaza la diversidad biológica nativa (Desprez-Loustau *et al.* 2007; de IUCN, Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza; ver <http://www.issg.org>). La búsqueda de las especie invasivas de HMAs en varios recursos bibliográficos (Essl & Rabitsch 2002; Hill *et al.* 2005; Wittenberg 2005; Carboneras *et al.* 2018; Haubrock *et al.* 2021) y electrónicos (www.iucngisd.org/gisd/; www.invasive.org/; www.iop.krakow.pl/ias/; www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-especies/especies-exoticas-invasoras/ce-eei-catalogo.aspx; www.cabi.org/isc) no ha proporcionado ningún caso donde un HMA se declaró como invasivo, lo que contrasta con 13,168 especies de plantas exóticas han sido reportadas como naturalizadas en todo el mundo (Pyšek *et al.* 2017; Milanović *et al.* 2020) de las cuales 672 se consideran invasivas (CABI Invasive Species Compendium, www.cabi.org/isc).

De hecho, la agricultura, la silvicultura, la jardinería y la industria de las plantas ornamentales son los conductores principales para la introducción de las especies de las plantas como invasoras (Milanović *et al.* 2020). La introducción de los HMAs es acompañante a las especies agrícolas debido al carácter de biotrofia obligada de los HMAs. Lógicamente pensando, la crítica de la introducción de las especies no autóctonas de HMAs debería ir acompañada con la crítica de la introducción de las especies no autóctonas de las plantas introducidas en el mismo sitio, y, por consiguiente, con la crítica de la agricultura como tal, porque la inmensa mayoría de las especies y variedades agrícolas no son nativas o son cosmopolitas en cualquier lugar del mundo.

Las tierras agrícolas actualmente están altamente alteradas: 14 millones km² de las tierras arables entre 48 millones km² de tierras agrícolas totales (Or *et al.* 2021) con las pérdidas de suelos por erosión entre 1 y 212t/ha/año (Hurni *et al.* 2008), las medias globales de 12-15t/ha/año (FAO & ITPS 2015) y las pérdidas de las superficie arable de 0,1-0,15 millones km²/año debido a la erosión y salinización de suelos según Pimentel *et al.* (1993) y 0,045 millones km²/año debido a la erosión según FAO & ITPS (2015).

La incorporación de manejo de HMAs en las tierras agrícolas altamente alteradas podría reducir o, incluso, frenar las pérdidas ambientales y económicas, y hacer la producción agrícola más sostenible. La introducción de las especies no autóctonas de HMAs, pero altamente eficaces para la productividad y sostenibilidad agrícola, frente a las amenazas hipotéticas para biodiversidad del entorno donde se desarrollan las prácticas agrícolas me parecen que son las discusiones sobre los problemas menores frente a los problemas y amenazas demográficas, climatológicas, ambientales,

agrícolas, edáficas expuestos en esta introducción, teniendo en cuenta que hasta el momento las amenazas de introducción de nuevas especies de HMAs son hipotéticas o experimentales (Desprez-Loustau *et al.* 2007) sin ningún caso práctico confirmado según el alcance de mis búsquedas bibliográficas mencionadas anteriormente. Es probable que esta afirmación está saliendo del debate científico (Ricciardi & Ryan 2018).

I.7.6. Aspectos económicos de la micorriza arbuscular

Los suelos proporcionan una amplia gama de servicios ecosistémicos que satisfacen las necesidades humanas. Estos incluyen: servicios de aprovisionamiento, siendo la provisión de alimentos, madera, fibra, materias primas y soporte físico para la infraestructura; servicios de regulación, como la mitigación de inundaciones, la filtración de nutrientes y contaminantes, el almacenamiento de carbono y la regulación de gases de efecto invernadero, la desintoxicación y el reciclaje de desechos, y la regulación de poblaciones de plagas y enfermedades; y los servicios culturales, siendo la recreación, la estética, los valores patrimoniales y la identidad cultural (Dominati *et al.* 2014). El valor total de estos servicios ecosistémicos proporcionados por los suelos es inmenso, estimado en 11,4 billones (11.400 miles de millones) de dólares estadounidenses (McBratney *et al.* 2017).

Se estima que la pérdida de suelo debido a la erosión a nivel global es de 20 a 30 Gt por año (FAO & ITPS 2015), lo que representa una pérdida anual equivalente a 2,8 a 4,2 t de suelo por cada persona en el mundo. La tasa de pérdida es insostenible, entre 10 y 1000 veces más alta que la tasa a la que se forman los suelos (Kopittke *et al.* 2019). La erosión del suelo también incurre en costos económicos directos dado que son las capas superiores del suelo ricas en nutrientes las que se erosionan. En consecuencia, se estima que la erosión provoca la pérdida de 23–42 Mt de N y 15–26 Mt de P de los suelos agrícolas anualmente, debiendo reponerse estos nutrientes mediante fertilización, equivalente a la pérdida de 33–60 mil millones US\$ para N y 77-140 mil millones US\$ para P (FAO & ITPS 2015). Reemplazar estos nutrientes perdidos por la erosión no solo representa un costo económico, sino que existe un costo ambiental sustancial asociado con la producción y el uso de fertilizantes en los sistemas agrícolas (Kopittke *et al.* 2019).

Los suelos afectados por la sal, que incluyen tanto suelos salinos como suelos sódicos, impactan aproximadamente mil millones de hectáreas de tierra (10 millones km²), siendo más comunes en ambientes áridos y semiáridos (FAO & ITPS 2015). Según el cultivo, el grado de degradación y otros factores, las pérdidas de ingresos de los suelos afectados por la sal oscilan entre el 15% y el 69%, y se estima que el costo anual total de la pérdida de producción de cultivos en suelos degradados por la sal es de 27.300 millones de US\$ (Qadir *et al.* 2014). Las aplicaciones de HMAs podría reducir sustancialmente las pérdidas económicas y la degradación medioambiental descrito arriba.

Un crecimiento exponencial de las industrias que producen inóculos de HMAs durante la última década se ha visto acompañado de resultados inconsistentes en el campo, lo que crea una situación conflictiva para las partes interesadas, incluidos agricultores, jardineros y silvicultores, así como productores de inóculos, formuladores de políticas y agencias públicas (Gupta & Abbott 2021). Hay preguntas sin respuesta sobre si es económica, ambiental y socialmente sostenible aplicar estos inóculos en el campo con fines comerciales (Gupta & Abbott 2021). Recientemente, Ryan y Graham (2018) y Ryan *et al.* (2019) dieron un punto de vista crítico sobre el uso de HMAs en la agricultura industrial a gran escala y propusieron que no hay evidencia concreta de que los agricultores deban considerar el manejo de la abundancia o diversidad de HMAs para una mejor productividad de los cultivos, especialmente de cereales. Estudios y revisiones recientes (Hoeksema *et al.* 2010; Hart *et al.* 2018; Holland *et al.* 2018; Kokkoris *et al.* 2019) indicaron la dependencia contextual del funcionamiento de la MA. Sin embargo, Rillig *et al.* (2019) defendieron la necesidad de considerar una lista más amplia de contribuciones de los hongos a las plantas, el suelo y el medio ambiente. El éxito comercial inestable de la inoculación con HMAs respalda la necesidad de tener una comprensión más profunda de la inoculación con HMAs, especialmente la evaluación de su capacidad de colonización, adaptación y rendimiento en el campo (Kokkoris 2019; Giovannini *et al.* 2020). Aunque no se debe subestimar el potencial económico de los HMAs (Benami *et al.* 2020), no es fácil de cuantificarlo (Abbott & Lumley 2014). Chave *et al.* (2019) concluyeron que es necesario examinar nuevos métodos y perspectivas para comprender el impacto de los HMAs en las condiciones de campo.

Basándose en la rápida expansión de la disponibilidad de inóculos comerciales de HMAs, es oportuno volver a examinar los posibles aspectos económicos de la simbiosis fúngica MA y revisar su comercialización (Vosátka *et al.* 2012; Chen *et al.* 2018; Giovannini *et al.* 2020).

Necesidad de una evaluación económica de los beneficios de HMAs

Los beneficios económicos incluyen aquellos que pueden traducirse en términos de finanzas comerciales (Gupta & Abbott 2021). La simbiosis MA se ha discutido con referencia al crecimiento de las plantas y el rendimiento de los

cultivos debido a su papel positivo en la nutrición de las plantas, el rendimiento y la calidad de los cultivos, la protección contra patógenos, la tolerancia al estrés y los beneficios asociados, como la mejora de la estructura del suelo (Rillig 2004; Gianinazzi *et al.* 2010; Gupta *et al.* 2019; Gao *et al.* 2020; Pellegrino *et al.* 2020). La inoculación con HMAs se usa actualmente en agricultura, jardinería y paisajismo, silvicultura, restauración de tierras degradadas, plantaciones de techos verdes, remediación de suelos e investigación (Chen *et al.* 2018; Chaudhary *et al.* 2019). Debido a que los HMAs pueden ser manejados, el concepto evolucionó gradualmente desde la llamada “tecnología de micorrizas” y se definió como “el conjunto de medidas para optimizar la abundancia y diversidad de micorrizas locales en términos de funcionamiento para lograr la sostenibilidad de los agroecosistemas” (Rillig *et al.* 2016). Varias revisiones recientes han explorado aspectos relacionados con los beneficios económicos de los HMAs (Berruti *et al.* 2016; Chen *et al.* 2018; Benami *et al.* 2020), la producción de inóculos comerciales (Vosátka *et al.* 2012) y la mejora de inóculos (Giovannini *et al.* 2020). Sin embargo, rara vez se discute la evaluación monetaria o la evaluación económica de estos hongos beneficiosos (Douds *et al.* 2005).

Los beneficios derivados de la simbiosis fúngica MA se pueden dividir en dos grandes categorías: comercializables y no comercializables (Gupta & Abbott 2021; Fig. 1.7.3). Los beneficios comercializables incluyen: el reemplazo de abonos (Delavaux *et al.* 2017), la mejora del rendimiento (Mäder *et al.* 2000; Hijri 2016), los costes de riego (Bitterlich *et al.* 2018), los costes de fungicidas (Menge 1982; Chen *et al.* 2018), el cultivo de las plántulas en semilleros y viveros (Schübler *et al.* 2016), y puede calcularse en términos monetarios. Sin embargo, los beneficios económicos no comercializables son aquellos beneficios cualitativos de la inoculación MA que no pueden evaluarse convirtiéndolos en términos monetarios, incluida la calidad de los alimentos (Bona *et al.* 2017; Pellegrino *et al.* 2020), la calidad de la fibra en el algodón (Gao *et al.* 2020), la reducción de la erosión del suelo (Morris *et al.* 2019; Rillig *et al.* 2019; Gupta 2020), la lixiviación de nutrientes (Cavagnaro *et al.* 2015; Zhang *et al.* 2020), el secuestro de carbono (Zhou *et al.* 2020), la fitorremediación (Ma *et al.* 2019), la renaturalización y paisajismo (Vosatka *et al.* 2008) y los beneficios sociales de la educación y recreación paisajística (Gupta & Abbott 2021).

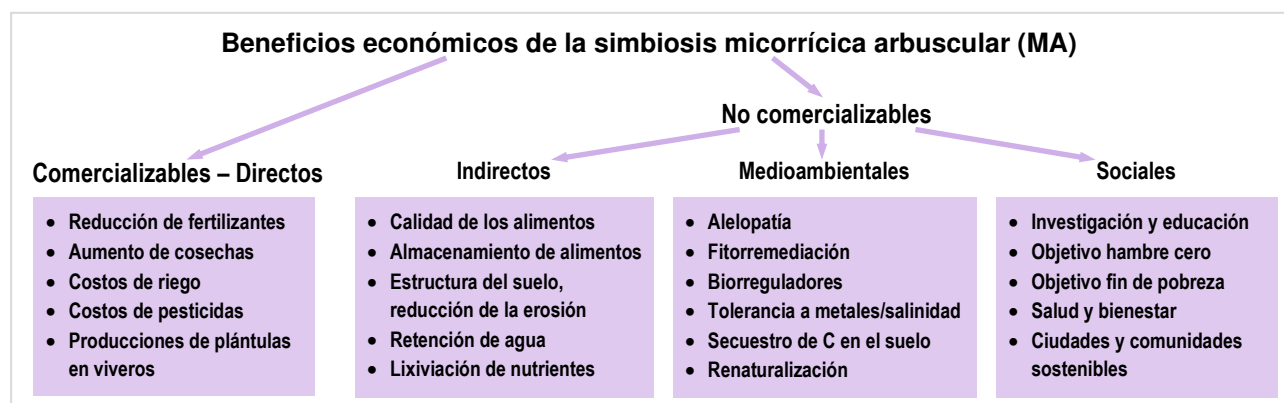


Fig. 1.7.3. Beneficios económicos potenciales de la simbiosis micorrízica arbuscular en términos de valores comercializables directos y valores no comercializables (modificada de Gupta & Abbott 2021)

La necesidad de una evaluación económica surge del hecho de que, a pesar de su papel aceptado en la agricultura y el medio ambiente sostenibles, prevalece un estado de confusión entre los agricultores y los responsables políticos (Gupta & Abbott 2021). Recientemente, Ryan *et al.* (2019) concluyeron que los beneficios económicos de estos hongos para los agricultores están sobrevalorados y extrapolados. Sin embargo, para contrarrestar este punto de vista, Rillig *et al.* (2019) llamó la atención sobre las contribuciones económicas indirectas y no medibles de los HMAs a muchas funciones del ecosistema. Tales funciones que pueden ser importantes en los suelos agrícolas incluyen la agregación del suelo (Rillig *et al.* 2016), la reducción de las pérdidas de nutrientes (Cavagnaro *et al.* 2015), la mejora de la calidad del rendimiento y la biofortificación de los granos (Lehmann *et al.* 2014; Bona *et al.* 2017) y mejores propiedades de almacenamiento de alimentos (Rillig *et al.* 2018). La evaluación económica de cualquier producto o proceso aumentaría la aceptabilidad del inoculante microbiano para los agricultores y afectaría las decisiones y políticas en todo el mundo (Lumley 2013).

Métodos de evaluación económica

Los métodos de evaluación económica implican identificar, calcular y comparar los costes y beneficios de un proceso o producto para evaluar su mérito, ya sea de forma absoluta o en comparación con alternativas (Bingham *et al.* 1995; Paul *et al.* 2020). La evaluación económica exacta de los beneficios cualitativos en el caso de los HMAs es difícil y no debe basarse exclusivamente en las cifras monetarias de coste y beneficio porque este enfoque limitado no revelaría

sus impactos cualitativos potenciales (Gupta & Abbott 2021), como el papel en la impartición de la tolerancia al estrés ambiental y edáfico (Rouphael *et al.* 2015) o en renaturalización (Vosatka *et al.* 2008). Dos métodos que prometen emplearse para la evaluación económica de estos hongos incluyen el método de coste-beneficio para los beneficios comercializables y los métodos contingentes de evaluación de beneficios no comercializables (Gupta & Abbott 2021).

Método de coste-beneficio

Este es el método más utilizado para la evaluación económica de los HMAs. Los beneficios mencionados en la tabla I.7.2 son monetarios e incluyen parámetros para los cuales se pueden realizar cálculos de costes directos, como el reemplazo de nutrientes (abonos), la mejora del rendimiento, los costes de riego, el coste de los fungicidas, el crecimiento de las plántulas en semilleros y viveros (Menge 1982; Chen *et al.* 2018; Schüßler *et al.* 2016). Los beneficios monetarios de la simbiosis MA se pueden determinar cuantificando los ahorros en gastos (Gupta & Abbott 2021). Por ejemplo, los HMAs pueden mejorar la nutrición de fósforo de las plantas en algunas circunstancias, lo que se reflejaría en ahorros en el consumo de fertilizantes (Schweiger *et al.* 2007). Sharma y Adholeya (2004) evaluaron las respuestas de entrada de insumos versus los rendimientos máximos con HMAs usando regresiones no lineales en fresas micropropagadas en cuatro dosis de P (50, 100, 150 y 200 kg/ha de P) en un alfisol deficiente en P con una capacidad fijadora de P alta. Los cálculos para el suministro externo de fósforo junto con la inoculación de HMAs se pueden aplicar utilizando el método de Plenchette y Morel (1996). Una línea de base hipotética, p.e., "ausencia de HMAs", debe definirse para realizar dichos cálculos, con la medición de los impactos netos en los parámetros estudiados. Pero la "ausencia de HMAs" es una ocurrencia rara, porque la mayoría de los suelos contienen HMAs naturales que colonizan las raíces hasta cierto punto. Por lo tanto, una línea de base de "ausencia de HMAs" es problemática cuando se consideran las condiciones de campo y es muy difícil estimar las contribuciones de los HMAs que ocurren naturalmente en el suelo (Gazey *et al.* 2004). De manera similar, los costes de tolerancia a la sequía y protección contra patógenos pueden medirse en términos de costes de riego y aplicación de fungicidas, respectivamente (Gupta & Abbott 2021).

Tab. I.7.2. Parámetros económicamente medibles de los beneficios potenciales de los HMAs

Parámetro	Beneficio	Referencias
Reducción de fertilizantes	se refiere al valor del fertilizante ahorrado (kg/ha)	Ceballos <i>et al.</i> 2013; Delavaux <i>et al.</i> 2017
Mejora de cosechas (rendimientos)	aumento en el rendimiento del cultivo (kg/ha)	cereales Hijri 2016; Zhang <i>et al.</i> 2019; Ryan <i>et al.</i> 2019 legumbres Njeru <i>et al.</i> 2020 vegetales Saia <i>et al.</i> 2020; Benami <i>et al.</i> 2020 frutas Balla <i>et al.</i> 2008; Ortaş 2020
Costes de riego	costes de agua y de mano de obra	Bitterlich <i>et al.</i> 2018; Fracaso <i>et al.</i> 2020; Querejeta 2017
Costes de nematocidas	nematocida y mano de obra	Jaffuel <i>et al.</i> 2019
Costo de fungicidas	control de enfermedades	Menge 1982; Pal <i>et al.</i> 2016; Gupta <i>et al.</i> 2018
Producción de plántulas en viveros	micropropagación <i>in vitro</i>	Schubert & Lubraco 2000; Schüßler <i>et al.</i> 2016; Chen <i>et al.</i> 2018

Los costes de adquisición y aplicación de inóculos son consideraciones importantes en las evaluaciones económicas. Los inóculos se producen utilizando diferentes métodos y enfoques, que incluyen macetas de vivero y cultivos de raíces transformadas genéticamente mediante aeroponía o *in vitro* (Vosatka & Dodd 2002; Gianinazzi & Vosatka 2004; Puri & Adholeya 2013). Los inóculos de HMAs que comprenden esporas con o sin fragmentos de raíces colonizados se pueden cargar en un soporte como vermiculita o perlita, y el producto final se coloca alrededor de las raíces de las plantas o las semillas se esparcen en surcos o se distribuyen al voleo en el campo para aumentar la colonización de las raíces de las plantas cultivadas (White *et al.* 2008). Khan (1972) concibió el concepto de que la inoculación con HMAs podría usarse para reemplazar los fertilizantes fosfatados en algunas circunstancias, y Menge (1985) dio cálculos para establecer una empresa de micorrizas con un beneficio de 10 centavos (USD) por cada 500 esporas.

Se estimó que el coste de la producción de inóculo de HMA para usuarios minoristas aficionados y semiprofesionales tiene un precio promedio por planta que varía entre 10 y 50 centavos (USD) (Chen *et al.* 2018). Se esperaba que el coste del uso a escala agrícola comercial fuera más bajo, alrededor de \$135/ha para patata en los EE. UU. (Hijri 2016). Ha habido pocos estudios de cálculo de beneficios monetarios en el campo. Un estudio hizo un análisis económico de los cultivos de yuca en diferentes lugares de Colombia (Ceballos *et al.* 2013). Para esta evaluación económica se utilizó un método de análisis de coste/beneficio, donde los costes incluyeron todos los gastos de producción de los diferentes tratamientos. Se realizaron simulaciones económicas del precio máximo del inóculo al que

los agricultores podrían obtener el máximo beneficio con precios variables de fertilizantes fosfatados. Este estudio concluyó que la aplicación de inóculo fácilmente podría hacerse económicamente viable y reduciría la dependencia de los fertilizantes fosforados en el sistema de cultivo de yuca investigado (Ceballos *et al.* 2013). De manera similar, los cálculos de coste/beneficio para la producción comercial de rosas indicaron que al reducir el consumo de fertilizantes al 50 %, la aplicación de inóculo de HMAs en el momento de la siembra ahorró 267 €/ha por mes (Vosátka *et al.* 2012). Por el contrario, se ha afirmado que la inoculación es demasiado costosa para cultivos extensivos como los cereales (Vosátka *et al.* 2012) o ineficaz (Ryan & Graham 2018).

En la actualidad, aunque la aplicación de inóculos de HMAs en campos agrícolas es controvertida (Hart *et al.* 2018; Ryan & Graham 2018; Rillig *et al.* 2019; Giovannini *et al.* 2020), los científicos en general están de acuerdo en la necesidad de desarrollar una mejor metodología para estimar el impacto de los HMAs en los agroecosistemas (Gupta & Abbott 2021). Sin una estimación adecuada de los beneficios económicos totales de los HMAs, este recurso natural potencial podría permanecer sin explotar (Abbott & Lumley 2014; Chave *et al.* 2019). Los economistas ambientales y ecológicos han desarrollado varios métodos para valorar los beneficios cualitativos o no comercializables (Bingham *et al.* 1995; Paul *et al.* 2020). Los esfuerzos para cuantificar tales procesos son importantes (Gupta & Abbott 2021) porque podría haber consecuencias económicas perpetuas para la economía (Bingham *et al.* 1995) si se pasan por alto o no se gestionan en todo su potencial.

Métodos de evaluación contingentes

La valoración contingente se refiere a los métodos de análisis económico que tratan de encontrar valores para bienes y servicios que no se compran ni venden en los mercados (Nugent 2001). El método de valoración contingente se puede aplicar en situaciones donde el objetivo de la estimación es calcular los beneficios cualitativos o no medibles de un organismo o proceso como los beneficios de HMAs enumerados en la tabla 1.7.3 (Venkatachalam 2004). La valoración contingente produce sus propios datos cuantitativos o cualitativos y podría ser particularmente importante para evaluar los beneficios de los HMAs (Abbott & Lumley 2014). Debido a que los HMAs crean potencialmente impactos sociales y ambientales que no tienen precio y, a menudo, pasan desapercibidos, el uso de una metodología contingente puede ser importante para una evaluación más completa de las tecnologías de micorrizas (Gupta & Abbott 2021). Los métodos de evaluación contingente ya se utilizan para evaluar la agricultura urbana (Nugent 2001), la degradación y restauración de la tierra (Pandit *et al.* 2020) y la biodiversidad (Paul *et al.* 2020). La valoración contingente a menudo se lleva a cabo preguntando a las partes interesadas en un cuestionario cuánto estarían dispuestos a pagar para recibir los beneficios individuales de la tecnología de micorrizas o para evitar los riesgos creados por su ausencia (Nugent 2001; Paul *et al.* 2020). Todos los datos deben recopilarse en términos monetarios (Gupta & Abbott 2021).

Tab. 1.7.3. Parámetros económicamente no medibles de los beneficios potenciales de los HMAs

Parámetro	Beneficio	Referencias
Calidad de los alimentos	Aumento de micronutrientes	Bona <i>et al.</i> 2017; Pellegrino <i>et al.</i> 2020; Watts-Williams & Cavagnaro 2012
Fibras	Calidad de la fibra	Gao <i>et al.</i> 2020
Propiedades de almacenamiento de alimentos		Rillig <i>et al.</i> 2018
Estructura del suelo	Agregados de suelo estabilizados	Rillig 2004; Rillig <i>et al.</i> 2019; Gupta 2020
Secuestro de C en el suelo	Sumidero de gases de efecto invernadero de la atmósfera	Wang <i>et al.</i> 2016
La erosión del suelo	Se evitó la pérdida de la capa superior del suelo al unir las partículas del suelo	Morris <i>et al.</i> 2019; Rillig <i>et al.</i> 2019; Gupta 2020
Lixiviación de nutrientes	Mayor capacidad de retención de agua	Cavagnaro <i>et al.</i> 2015
Biodiversidad	Determinación del número de especies.	Powell & Rillig 2018
Interacciones	Alelopatía	Qin & Yu 2019
Fitorremediación	Reducción de la contaminación del suelo por compuestos orgánicos o metales pesados	Khade & Adholeya 2007; Gupta 2020
Bioprotectores	Protección contra el estrés ambiental	Rouphael <i>et al.</i> 2015
Tolerancia a sal	Tolerancia a sal	Kapoor <i>et al.</i> 2019
Renaturalización	Estabilización de la superficie del suelo degradado y erosionado	Azcón-Aguilar & Barea 1997; Maronek <i>et al.</i> 1981; Moradi <i>et al.</i> 2017
Restauración de pastizales	Restauración de pastizales de tierras alteradas	Kozioł & Bever 2017
Jardinería y agricultura en terrazas y paisajismo	Prominencia en jardines y plantas de paisaje económicamente importantes con beneficios conocidos para sus plantas anfitrionas asociadas	Chen <i>et al.</i> 2018; Chaudhary <i>et al.</i> 2019

Los pasos comunes previstos para la valoración contingente de los HMAs se explican con referencia a los cultivos de alto valor nutritivo en la figura 1.7.4. Recientemente, Chave *et al.* (2019) trabajaron en un marco que incluía juegos de mesa, talleres participativos y ejercicios relacionados para recopilar las presentaciones de los agricultores y los factores que inhiben la adopción de sistemas de cultivo sensibles a las micorrizas.

Se puede hacer una valoración de los beneficios no medibles de los HMAs determinando el valor que le asignan las partes interesadas (Fig. 1.7.4). El valor se convierte a escala monetaria y se resume el valor final (Nugent 2001; Boyle 2017).

El concepto del método contingente de evaluación económica se explica más detalladamente tomando el ejemplo de la conservación de la biodiversidad (Gupta & Abbott 2021). Por ejemplo, se indicó una valoración de los HMAs en un análisis económico de la biodiversidad realizado por Pimental *et al.* (1997), donde estimaron que estos hongos tenían un valor de 300 mil millones \$ anuales para la economía estadounidense. Los HMAs forman una porción significativa de los hongos del suelo y, por lo tanto, es difícil determinar su valor solo a partir de las cifras de biodiversidad del suelo (Gupta & Abbott 2021).



Fig. 1.7.4. Método contingente de evaluación económica aplicado a la inoculación y aplicación de HMAs (Gupta & Abbott 2021, basado en Nugent 2001; Boyle 2017)

Restricciones en las evaluaciones económicas de la inoculación de HMAs y la minimización de riesgos

La principal limitación para aprovechar los beneficios de los HMAs es su comportamiento incierto en condiciones de campo (Kokkoris *et al.* 2019) y la dependencia del contexto de muchos factores que podrían afectar su funcionamiento en el campo, como la fertilidad del suelo, el momento de la inoculación, el grado de alteración del sitio y la coadaptación de la pareja simbiótica (Hoeksema *et al.* 2010; Holland *et al.* 2018; Rillig *et al.* 2019). Los principales tipos de factores que influyen en los beneficios conferidos por los HMAs incluyen características de los propios hongos, así como factores de la planta, del suelo, agronómicos y climáticos. Hoeksema *et al.* (2010) utilizaron un metaanálisis de la dependencia contextual en la respuesta de la planta a la inoculación con HMAs para sugerir que diferentes variables controlan la respuesta micorrícica. Esto incluyó la medida en que la planta hospedadora y el hongo se desarrollan como un mutualismo o se convierten en un parasitismo. Los procedimientos experimentales también son las variables importantes junto con las características de la planta hospedadora, las características de los hongos y las condiciones bióticas y abióticas del suelo. Estos deben evaluarse y cuantificarse en cultivos inoculados para estimar cualquier impacto fúngico y aclarar si existe una compensación entre los beneficios ecológicos y las cosechas en los experimentos de campo del mundo real (Gupta & Abbott 2021).

La principal forma de confirmar los beneficios económicos de la inoculación con HMAs en condiciones de campo podría ser la determinación de una relación entre la ocurrencia de la inoculación y el impacto en el rendimiento de los cultivos u otras funciones del ecosistema (Gupta & Abbott 2021). Se ha investigado una variedad de enfoques. Por ejemplo, Chaudhary *et al.* (2016), durante un lapso de 10 años con un equipo de 80 colaboradores, desarrolló la base de datos *MycnoDB* sobre la respuesta de la biomasa vegetal a la inoculación con HMAs para estudiar las relaciones entre las variables explicativas y la respuesta de la planta a los HMAs. Para el rendimiento del trigo, Ryan y Graham (2018) sugirieron que los HMAs pueden adaptarse más a muchas prácticas agrícolas de lo que se considera a menudo y sugirieron que existe la necesidad de producir datos más aplicables a los campos comerciales que se rastrean a lo largo de varias generaciones de cultivos. Rillig *et al.* (2019) recomendaron nuevos métodos para el estudio de la inoculación con HMAs en el campo con herramientas analíticas mejoradas que incluyen métodos moleculares o el uso de mutantes y diseños experimentales para definir los roles que desempeñan los HMAs en los agroecosistemas. Otros autores (por ejemplo, Giovannini *et al.* 2020) propusieron que se requiere una investigación detallada de diferentes aislados de HMAs y sus bacterias asociadas, tanto individualmente como en diferentes combinaciones, para evaluar su capacidad y eficiencia de colonización en plantas hospedadoras inoculadas en los campos. Todos los enfoques deben considerar las variables relacionadas con los sistemas de producción agrícola a más largo plazo (Gupta & Abbott 2021).

Los diversos enfoques para predecir los beneficios económicos de la inoculación con HMAs en condiciones de campo incluyen la evaluación de diferentes variables para los efectos de las micorrizas e implican el riesgo de una evaluación incorrecta (Gupta & Abbott 2021). Necesitamos revisar el marco propuesto por Abbott y Lumley (2014) para evaluar las ganancias ocasionadas por los HMAs en el contexto de los agroecosistemas y los riesgos sugeridos de evaluaciones incorrectas y abordar las estrategias de minimización de estos riesgos (Gupta & Abbott 2021). Además, la posibilidad de interacciones entre varias variables que influyan en la función de las micorrizas podría afectar los beneficios generales (Ryan *et al.* 2019). La naturaleza y el alcance de estos beneficios podrían estar conocidos solo en los sitios estudiados. Por lo tanto, es importante considerar todas las posibles funciones de las micorrizas con referencia a la rotación de cultivos en un sitio específico (Ryan & Graham 2018). Un estudio reciente de Kokkoris *et al.* (2019) mostró que el éxito de la inoculación no estaba relacionado con el manejo de la inoculación con HMAs en un cultivo y era específico del sitio. Otros estudios en el trigo (Pellegrino *et al.* 2020) y algodón (Gao *et al.* 2020) revelaron las diferencias entre los cultivares en términos del beneficio de HMA. Por lo tanto, se requiere un enfoque de investigación holístico para modelar el agroecosistema e identificar los factores clave responsables del establecimiento y funcionamiento de los HMAS después de la inoculación (factor fúngico), las respuestas de las comunidades tanto de plantas como microbianas, el estado nutricional (factor del suelo), el genotipo de la planta (factor vegetal) rotación de cultivos (factor agronómico) y factores climáticos (Gupta & Abbott 2021). A continuación, se resumen varios riesgos de la inoculación y la evaluación incorrecta de los beneficios de HMAs informados en estudios de campo recientes (Gupta & Abbott 2021), y las estrategias de gestión propuestas para tales riesgos:

1. La calidad y función de los inóculos en el campo son áreas de preocupación (Chen *et al.* 2018) porque se informa que las esporas de muchos inóculos no germinan en el campo (Crossay *et al.* 2019).

Gestión de riesgos: es necesario estandarizar la densidad óptima de propágulos para diferentes cultivos, suelos y condiciones ambientales (Gupta & Abbott 2021).

2. La aplicación de inóculos micorrícicos a escala comercial es cada vez mayor, pero la investigación que explora el destino de los inoculantes fúngicos después de su introducción en el campo es limitada (Gupta & Abbott 2021).

Gestión de riesgos: se deben aplicar métodos moleculares para confirmar la persistencia de los inóculos en el suelo/rizosfera y la colonización de las raíces por el inoculante (Kokkoris *et al.* 2019).

3. La medición de la actividad de HMAs en el campo, especialmente el impacto en el rendimiento del cultivo, es difícil porque las plantas de control no colonizadas generalmente no están disponibles (Ryan & Graham 2018). Por lo tanto, existe una limitación para estimar la contribución total de los HMAs al rendimiento de la planta hospedadora (Ryan y Graham 2018). Las comparaciones generalmente se hacen entre diferentes tratamientos con abundancia variada de HMAs o estimando las contribuciones de los HMAs naturales en comparación con los hongos inoculantes (Gazey *et al.* 2004).

Gestión de riesgos: es necesario realizar estudios preliminares sobre agroecosistemas modelados (Gupta & Abbott 2021).

4. La abundancia de HMAs generalmente se evalúa como el porcentaje de la longitud de la raíz colonizada (Gupta & Abbott 2021). Las variaciones en el porcentaje de colonización entre tratamientos o genotipos estudiados pueden no sugerir necesariamente una mejor nutrición por parte de los HMAs (Kaeppler *et al.* 2000), y las respuestas podrían deberse a un cambio en el crecimiento de la raíz y, en consecuencia, en la longitud de la raíz colonizada (Fan *et al.* 2019).

Gestión de riesgos: se debe tener en cuenta el porcentaje de raíces colonizadas que consisten en arbuscúlos, la densidad de colonización en todo el sistema de raíces, la longitud y ubicación de las hifas externas, así como las variables de raíces que afectan la colonización por HMAs (Gupta & Abbott 2021).

5. Es probable que el estado de fertilidad del suelo de las plantas que crecen en suelos ricos en nutrientes influya en la aparición y función de las simbiosis MA (Gupta & Abbott 2021). Por lo tanto, cuando se aplica un fertilizante a suelos con deficiencia de nutrientes, la adición de inóculos de hongos puede ser ineficaz. Además, cuando los inóculos MAs se aplican en sistemas con fósforo adecuado, pero nitrógeno limitado, los hongos pueden actuar como parásitos, reduciendo el crecimiento de la planta huésped (Hoeksema *et al.* 2010; Kiers *et al.* 2016). Los agricultores y los accionistas deben reconocer aún más estos niveles de complejidad (Gupta & Abbott 2021).

Gestión de riesgos: es necesario identificar el nivel óptimo de fósforo del suelo para el establecimiento y funcionamiento de las micorrizas, y tener en cuenta los ciclos del carbono y el nitrógeno y sus relaciones con el fósforo (Abbott & Lumley 2014).

6. La compatibilidad con la planta hospedadora puede variar para diferentes HMAs (Affokpon *et al.* 2011).

Gestión de riesgos: se necesita información previa sobre los aislados de HMAs y su respuesta a la planta hospedadora (Gupta & Abbott 2021).

7. Genotipo de la planta hospedadora: la respuesta de colonización con HMAs varía entre los genotipos (Gupta & Abbott 2021). Esto puede afectar el rendimiento de la hospedadora y se requiere una mayor comprensión de este problema a nivel local (Holland *et al.* 2018).

Gestión de riesgos: se debe seleccionar el genotipo con mejor rendimiento para la situación.

8. Las interacciones de los HMAs con la microflora del suelo existente pueden ser positivas, negativas y neutras (Gupta & Abbott 2021). El conocimiento de las posibles interacciones ayudaría a evitar el riesgo de una estimación incorrecta del beneficio de las micorrizas (Gupta *et al.* 2019).

Gestión de riesgos: las interacciones microbianas del suelo deben modelarse a lo largo del tiempo.

9. Las interacciones de las plantas hospedadoras, incluidos los cambios en la cobertura del suelo, pueden conducir a una estimación incorrecta de las ventajas de los HMAs (Gupta & Abbott 2021). Se espera que los paisajes con una cubierta vegetal diversa tengan una gran abundancia y diversidad de HMAs (Holland *et al.* 2018).

Gestión de riesgos: se necesita información previa sobre el potencial de interacciones entre la planta hospedadora y HMA (Gupta & Abbott 2021).

10. La labranza puede dañar la red de hifas, la infectividad fúngica y la colonización de raíces (Brito *et al.* 2012).

Gestión de riesgos: la aplicación de inóculo después de la labranza puede ser más eficaz al minimizar la competencia con los HMAs inoculantes (Gupta & Abbott 2021).

El mercado global de fertilizantes micorrícicos arbusculares

El mercado de biofertilizantes a base de micorrizas se valoró en USD 268,8 millones en 2019, y se proyecta que tenga un valor de USD 621,6 millones para 2025, al registrar una tasa compuesta anual estimada de 14,8% para el período de pronóstico 2020-2025 (Mordor Intelligence 2020). Los gobiernos de diferentes países están proporcionando varios esquemas para alentar a los fabricantes de biofertilizantes, y están tomando varias iniciativas para lograr un cambio de las prácticas agrícolas convencionales a las prácticas agrícolas orgánicas. Todo esto está fomentando el uso de biofertilizantes de micorrizas. El aumento de la demanda de alimentos y la necesidad de un desarrollo agrícola sostenible, una eficacia impresionante en el crecimiento de cultivos importantes y el agotamiento de los niveles de fósforo en los suelos son los factores que impulsan el mercado. Si bien se espera que la alta demanda de fertilizantes sintéticos y la baja vida útil de los microorganismos restrinjan el mercado. Agri Life, Agrinos, Symborg, Sustãne Natural Fertilizer, Inc., Valent BioSciences LLC actualmente (202) son las principales empresas que operan en el mercado de biofertilizantes basados en micorrizas (Mordor Intelligence 2020).

Tiwari *et al.* (2004) indicaban 34 empresas productoras de inoculantes de HMA de las cuales en EE.UU había 21 empresa, en Reino Unido – 3, en Canadá e India – 2 en cada país, y una empresa por país en Francia, Holanda, Alemania, Colombia, Chile y Malaysia. La búsqueda no exhaustiva on-line de las empresas productoras y comercializadoras de HMAs en 2021 realizada por el autor de esta tesis reveló 163 empresas de las cuales EE.UU. tiene 55 empresas, India - 22, España - 11, Reyno Unido – 11, México – 7, Canadá, Alemania, Italia – 6 empresas en cada país, Francia, Japón – 5 empresas en cada país; Holanda – 4, Australia, Malaysia – 3 empresas en cada país, Bélgica, Nueva Zelanda, Africa del Sur, America del Norte – 2 empresas por país, Austria, Chile, China, Chequia, Dinamarca, Israel, Kenia, Polonia, Portugal, Ucrania, Venezuela – una empresa encontrada por país. Está claro que hay mucho mayor cantidad de las empresas productoras y comercializadoras de HMAs. China, por ejemplo, debe tener probablemente varias decenas de las empresas, los países potentes productores agrícolas como Brasil, Argentina, Turquía también deberían tener sus propios productores de HMAs igual que varios otros países en continentes africano, americano, europeo y asiático.

Por lo tanto, queda evidente que la industria de los inóculos de HMAs está en pleno auge y seguirá creciendo en próximos años.

I.7.7. Gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) y ultraconcentrado de última generación

Durante muchos años, las micorrizas arbusculares (MA) se han referido como una de las soluciones más prometedoras para el uso (y abuso) creciente de fertilizantes químicos, fitoquímicos y pesticidas en la producción de plantas. La capacidad de los hongos MA (HMA) para la absorción, transporte y liberación de nutrientes (especialmente fósforo) y agua a la raíz del hospedador a través de sus hifas extrarradicales se ha descrito y documentado en gran medida (Smith y Read 2008). También se ha informado de un papel importante de los HMAs en el alivio de los estreses bióticos y abióticos en las plantas, lo que sin duda hace que este grupo de hongos simbióticos sea un objetivo para la

investigación y la transferencia de tecnología para las aplicaciones agrícolas industriales. Teniendo todo esto en cuenta, podría parecer sorprendente que, después de más de cinco décadas de investigación intensiva de MA, la inoculación con HMAs no sea todavía imprescindible en todos los cuadernos y protocolos de los cultivadores de plantas.

La razón principal de esto es una de las características más intrigantes y complejas de estos grupos de hongos de suelo: su naturaleza biotrófica obligada, es decir, el hecho de que no pueden completar su ciclo de vida en ausencia de una raíz hospedadora. Aunque recientemente se han hecho algunos avances sobre las pistas de esta biotrofia obligada (Bago & Bécard 2002; Jiang *et al.* 2017; Keymer *et al.* 2017; Luginbuehl *et al.* 2017), el cultivo axénico (sin planta) de HMA y la producción en masa parece estar lejos de la realidad hoy en día. De hecho, lo más cercano que estamos a esta posibilidad es el llamado cultivo monoxénico de MA (el cocultivo *in vitro* de HMAs y de órganos radicales, Declerck *et al.* 2005).

Hasta 1988, la única forma de cultivar los HMAs era preparar sustratos sólidos, cultivar las plantas (ya sea a partir de semillas o plántulas) y agregar un "iniciador" (que generalmente consistía en esporas inactivas de HMA o suelo micorrizosférico) que contiene propágulos de una o más especies/cepas de los hongos. Después de 6 a 12 meses de cultivo estos hongos habrían colonizado la planta y su micelio extrarradical se habría extendido dentro del sustrato, produciendo nuevas esporas y propagándose de este modo. Es fácil comprender que tal técnica convencional no era adecuada para realizar estudios finos sobre la biología de los HMAs (como estudios bioquímicos o genéticos), y absolutamente inadecuada para producir un inóculo puro trazable con estándares mínimos de calidad similares a los cultivos bacterianos. Aunque algunos investigadores intentaron establecer los cultivos *in vitro* de HMAs, primero axénicamente (Mosse 1962), luego utilizando cultivos de órganos radicales (Mosse & Hepper 1975), no fue hasta que Bécard y Fortin (1988) ajustaron el medio de cultivo para hacerlo compatible tanto para la raíz como para los hongos, que se estableció el primer cultivo monoxénico completo exitoso de HMA. Ocho años después, St Arnaud *et al.* (1996) reportaron un crecimiento exitoso del micelio extrarradical y una esporulación extensa en un compartimiento independiente de la raíz. Estos dos artículos abrieron de par en par la puerta al progreso en la investigación de micorrizas y, en consecuencia, a la producción en masa de los propágulos de HMA en condiciones *in vitro*.

En 2005, Cano y Bago (2005) dieron un paso adelante y diseñaron un protocolo para la producción masiva de HMA utilizando como base cultivos monoxénicos de características especiales. Estos cultivos, después de ser procesados, producen un gel inoculante micorrízico ultrapuro (GIMU) semisólido de última generación que contiene no solo esporas, sino también hifas colonizadoras y trozos de raíces micorrízicas activas cuya vitalidad e infectividad se conserva mediante la formulación en gel. La formulación, que inicialmente (en 2005) presentaba una concentración de 2×10^3 propágulos/ml, ha alcanzado en la actualidad una concentración total de 5×10^4 propágulos/ml, una tasa nunca vista en la tecnología de MA. Después de haber sido probado tanto en laboratorio como en condiciones agronómicas, este nuevo gel inoculante micorrízico ultrapuro (GIMU) fue lanzado al mercado en 2007, primero en España y luego a nivel internacional, y es el objeto de estudio de esta Tesis Doctoral.

1.7.8. HMA *Rhizophagus irregularis*

Rhizophagus irregularis es un HMA común con una distribución mundial (Öpik *et al.* 2006), y es muy abundante en una amplia gama de ecosistemas, incluidos muchos campos agrícolas (Sýkorová *et al.* 2007, Oehl *et al.* 2010). Se informa que *R. irregularis* es un buen colonizador de raíces (Pellegrino *et al.* 2011) y muy resistente a las prácticas de manejo agrícola intensivo (Oehl *et al.* 2010). Además, este HMA se usa comúnmente en biofertilizantes disponibles comercialmente (Faye *et al.* 2013).

Köhl *et al.* (2016) realizaron un experimento con un inóculo de *Rhizophagus irregularis* aplicado en un microcosmo de la pradera (mezcla de *Lolium multiflorum* y *Trifolium pratense*) en 8 diferentes tipos de suelo no esterilizados con presencia de las comunidades nativas de HMAs. La inoculación aumentó la abundancia de *R. irregularis* en todos los suelos, independientemente de la disponibilidad de P en el suelo, la abundancia inicial de *R. irregularis* o la abundancia de comunidades fúngicas MAs nativas. La inoculación de HMA no tuvo efecto sobre el *Lolium multiflorum*, pero mejoró significativamente el rendimiento del trébol en cinco de ocho suelos de campo. Los resultados demuestran que la inoculación de HMA *Rhizophagus irregularis* puede tener éxito, incluso cuando la disponibilidad de fósforo en el suelo es alta y las comunidades nativas de HMAs son abundantes (Köhl *et al.* 2016).

I.7.9. *Azospirillum*, bacterias promotoras de crecimiento de las plantas (BPCPs), y sus efectos en agricultura

El género *Azospirillum*, familia *Rhodospirillaceae*, pertenece a las alfaproteobacterias (Baldani *et al.* 2005), cuyas especies pertenecen a diazótrofos microaerófilos asociativos, facultativos y endofíticos aislados de las raíces y partes aéreas de una variedad de las plantas agrícolas como pastos forrajeros, cereales, leguminosas, mijo y suelos en los que colonizan la superficie y el interior de las raíces (Singh & Tilak 1999; Tank & Saraf 2003; Bashan *et al.* 2004; Tejera *et al.* 2005). Las especies de *Azospirillum* se conocen como las bacterias promotoras del crecimiento de las plantas (BPCPs) debido a su capacidad para estimular el crecimiento (Saikia *et al.* 2012).

Estos organismos son bacilos curvos Gram-negativos de tamaños variables que exhiben movimiento en espiral y polimorfismo. Las células contienen gránulos de poli- β -hidroxibutirato (PHB) y gotitas de grasa. *Azospirillum brasilense* puede acumular hasta un 70% de su peso seco como PHB (Okon & Itzigsohn 1992). *Azospirillum* fue descrito por primera vez como *Spirillum lipoferum* por Beijerinck (1925) y fue renombrado como *Azospirillum lipoferum* por Tarrand *et al.* (1978), quien distinguió dos especies, *Azospirillum brasilense* y *Azospirillum lipoferum*. Se prestó relativamente poca atención a este organismo hasta 1974, cuando se descubrió su capacidad para formar una fuerte asociación con las raíces de las plantas (Von Bülow & Döbereiner 1975). Luego Döbereiner y Day (1976) lo aislaron de las raíces de ciertas gramíneas tropicales en Brasil y reportaron su capacidad para fijar cantidades considerables de nitrógeno. Veinte nueve especies del género *Azospirillum* han sido reportadas hasta el momento (www.bacterio.net, LPSN – lista de nombres procarióticos con posición en la nomenclatura) (Raffi & Charyulu 2021).

Genomic analysis suggests that, throughout the evolutionary process, this genus transitioned from aquatic to terrestrial environments significantly later than the major Precambrian divergence of hydrobacteria and terrabacteria (nearly 2.5 billion years ago), coinciding with the major radiation of vascular plants on land 400 million years ago (Wisniewski-Dyé *et al.* 2011).

El análisis genómico sugiere que, a lo largo del proceso evolutivo, este género pasó de ambientes acuáticos a terrestres mucho más tarde que la principal divergencia precámbrica de hidrobacterias y terrabacterias (hace casi 2.500 millones de años), coincidiendo con la mayor radiación de plantas vasculares en la tierra hace 400 millones de años (Wisniewski-Dyé *et al.* 2011).

Las bacterias pertenecientes al género *Azospirillum* son bacilos rechonchos, ligeramente curvados y rectos, de aproximadamente 1,0 μm de diámetro y 2,1-3,8 μm de longitud, a menudo con extremos puntiagudos. Son muy móviles. *A. brasilense*, *A. lipoferum* y *A. irakense* muestran un patrón mixto de la disposición de flagelos (Hall & Krieg 1984; Moens *et al.* 1995). Un flagelo polar se sintetiza durante el crecimiento en medio líquido y se usa principalmente para nadar. Se inducen flagelos laterales adicionales durante el crecimiento en medios solidificados y son responsables del enjambre de bacterias sobre superficies sólidas. *A. halopraeferens* y *A. amazonense* solo muestran el flagelo polar (Moens *et al.* 1995). La motilidad ofrece a la bacteria la ventaja de moverse hacia condiciones de nutrientes favorables. Las azospirillas presentan quimiotaxis positiva hacia ácidos orgánicos, azúcares, aminoácidos, compuestos aromáticos y exudados de raíces (Heinrich & Hess 1985).

Las bacterias de *Azospirillum* son grandes colonizadores de las raíces y no son específicas para las especies de las plantas (Bashan & Holguin, 1997, y se han aislado de las raíces de numerosas plantas gramíneas, cereales y leguminosas silvestres y cultivadas y de suelos tropicales, subtropicales y templados en todo el mundo).

De acuerdo con un estudio detallado, se encontró que la fijación de nitrógeno por *Azospirillum* para las plantas oscila entre el 5 y el 18% del aumento total de la planta (Bermner *et al.* 1995) y los efectos observados de promoción del crecimiento de las plantas se pueden atribuir a otros mecanismos como la producción de fitohormonas y el desplazamiento de patógenos. Se ha encontrado que la actividad nitrogenasa de *Azospirillum* aumenta cuando se cultiva en cultivos mixtos con otras bacterias, incluso si provienen de hábitats completamente diferentes (Khammas & Kaiser 1992; Holguin & Bashan 1996).

***Azospirillum* spp. en la promoción del crecimiento vegetal.** Las especies de *Azospirillum* fueron consideradas fijadoras de nitrógeno, lo que hizo que fueran utilizadas como biofertilizantes (Bashan & Levanony 1990; Bashan & Holguin 1997; Pereg Gerk *et al.* 2000; El-Komy 2005; Bashan *et al.* 2004) y consideradas como bacteria promotoras de crecimiento de las plantas (BPCPs). Las bacterias de *Azospirillum* pueden fijar nitrógeno en asociación con las plantas, pero la mayoría de los experimentos y sistemas de inoculación evaluados hasta el momento indican que la fijación de nitrógeno no juega un papel importante en la promoción del crecimiento de las plantas (PCP) (Bremer *et al.* 1995, Helman *et al.* 2011), contribuyendo solo entre 5-18% de incremento de crecimiento debido a la fijación de N (Raffi & Charyulu 2021).

Se han realizado muchos estudios sobre los efectos beneficiosos de *Azospirillum* en plantas que reportaron la capacidad de fijación de N₂ como un beneficio predominante. Sin embargo, un gran número de estudios recientes describen otros caracteres que favorecen el crecimiento de las plantas (Raffi & Charyulu 2021). Uno de ellos es la producción de fitohormonas y otros compuestos en cultivo y asociación con plantas. Las sustancias promotoras del crecimiento más ampliamente descritas son las citoquininas (Tien *et al.* 1979), las giberelinas (Bottini *et al.* 1989), el etileno (Strzelczyk *et al.* 1994), el ácido abscísico (Cohen *et al.* 2008), el ácido salicílico (Sahoo *et al.* 2014), las auxinas (Spaepen & Vanderleyden 2015), las vitaminas como niacina, ácido pantoténico y tiamina (Rodelas *et al.* 1993), los sideróforos (Pedraza 2015) que juega un papel importante en la promoción del crecimiento. *Azospirillum* también produce sustancias antimicrobianas y antifúngicas (Pedraza 2015). Las cepas de *Azospirillum* utilizadas en formulaciones de inoculantes comerciales con su capacidad para producir fitohormonas juegan un papel fundamental en la promoción del crecimiento de las plantas, lo que lleva a una recomendación general de su uso en asociación con dosis regulares de fertilizante nitrogenado (Oliveira *et al.* 2017). Se informaron múltiples vías biosintéticas del ácido indol-3-acético (AIA) en *Azospirillum* mediante el uso de precursores radiomarcados (Prinsen *et al.* 1993). La base genética para la producción de AIA fue estudiada por Bar y Okon (1995). La producción de AIA por diferentes cepas de *Azospirillum* depende del tipo de medio de cultivo y de la disponibilidad de triptófano como precursor. Aproximadamente 300mmol/L fue el nivel más alto de AIA producido por *A. brasilense* Cd entre las cepas probadas (El-Khawas & Adachi 1999). Bajos niveles de vitaminas, especialmente piridoxina y ácido nicotínico, aumentaron la producción de AIA en *A. brasilense* (Zakharova *et al.* 2000). Somers *et al.* (2005) identificaron ácido fenilacético (AFA) del sobrenadante de *A. brasilense*, que es una molécula similar a la auxina con actividad antimicrobiana. Según Roesti (2005), el efecto estimulador de los bioinoculantes en el crecimiento de las plantas podría resultar no solo de un efecto directo de la PCP sino también de una modificación indirecta de la comunidad bacteriana. De manera similar, Pandey *et al.* (1998) informaron que después de la bioinoculación de dos cepas de rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas, la mejora en el rendimiento y el crecimiento de la planta se debió en parte a la estimulación de la bacteria fijadora de N en la rizosfera del maíz. Se ha informado la capacidad solubilizadora de fosfato de algunas cepas de *Azospirillum* que solubilizan el fosfato insoluble y lo ponen a disposición de las plantas, lo que ayuda a aumentar los rendimientos (Turan *et al.* 2012a, 2012b; El-Razek & El-Sheshtawy 2013; Fukami *et al.* 2018). Seshadri *et al.* (2000) informaron de la solubilización de P por tres cepas diferentes de *A. halopraeferans* (LMG 7107, LMG 7108 y LMG 7109) en medio de Sperber. *Azospirillum* también afecta varias actividades metabólicas de las plantas, incluida la actividad de la membrana celular, el aumento del sistema de raíces y mejora la absorción de agua y minerales (Bashan *et al.* 2004).

Producción de sideróforos por *Azospirillum*. Gupta y Gopal (2008) reportaron la producción de sideróforos por *A. brasilense*. Bagmare *et al.* (2019) informaron sobre la producción de sideróforos por parte de microorganismos promotores del crecimiento vegetal seleccionados, de los cuales ocho aislados bacterianos con mejores características promotoras del crecimiento vegetal fueron evaluados para la producción de sideróforos en el laboratorio, entre los cuales el aislado de *Pseudomonas fluorescens* produjo el 75 %, seguido de *Azospirillum lipoferum* con 67% de producción de sideróforos. Los sideróforos inhiben el crecimiento de varios hongos fitopatógenos, como *Phytophthora parasitica*, *Pythium ultimum*, *Sclerotinia sclerotiorum* y *Fusarium oxysporum* (Hamdan *et al.* 1991; Mc Loughlin *et al.* 1992; Buysens *et al.* 1996). También se sabe que *Azospirillum* produce diferentes tipos de sideróforos (Glick *et al.* 1999; Loper & Henkels 1999). Las cepas de *A. brasilense* produjeron sideróforos en condiciones limitantes de hierro y los ensayos químicos revelaron que las cepas REC2 y REC3 secretan sideróforos de tipo catecol, incluido el ácido salicílico, que mostró actividad antifúngica *in vitro* contra *Colletotrichum acutatum* M11 (Tortora *et al.* 2011).

Mitigación del estrés abiótico por *Azospirillum*. El estrés abiótico es la principal causa de la disminución de la productividad de los cultivos en todo el mundo. Tanto las bacterias productoras de AIA como ACC desaminasa protegen a las plantas de manera más efectiva, contra una amplia gama de diferentes estréses, como lo sugieren diferentes estudios (Egamberdieva & Kucharova 2009). Las cepas de *Azospirillum* ayudaron a las plantas de trigo a hacer frente al estrés salino (Bacilio *et al.* 2004; Nabti *et al.* 2010; Choudhary *et al.* 2016) y la inoculación de *Bacillus* y *Azospirillum* condujo a mejorar la tolerancia al calor en el trigo. *Azospirillum* mejora el crecimiento de las plántulas en condiciones normales y de sequía. Incluso funciona en presencia de Tebuconazol, un fungicida muy utilizado en trigo. El efecto potenciador característico de *Azospirillum* sobre las raíces permaneció inalterado por Tebuconazol (Pereyra *et al.* 2009; Sahu *et al.* 2017).

Sarig *et al.* (1986) informaron un mayor contenido de humedad de los suelos donde se cultivaron plantas de sorgo inoculadas con *Azospirillum* y se extrajo agua de capas más profundas en el perfil del suelo. La inoculación de *Azospirillum* también mejoró el estado hídrico de las plantas de sorgo bajo estrés hídrico. Las plantas inoculadas mostraron más agua en su follaje, potencial hídrico foliar y menor temperatura del dosel que las plantas de control no inoculadas. El aumento del rendimiento del sorgo inoculado con *Azospirillum* se atribuyó principalmente a una mejor

utilización de la humedad del suelo. Álvarez *et al.* (1996) encontraron que las plántulas de trigo inoculadas con *Azospirillum* sometidas a estrés osmótico desarrollaron coleótilos significativamente más altos, con mayor peso fresco y mejor estado hídrico que las plántulas no inoculadas. El trigo tratado con *A. brasilense* Sp245 bajo condiciones de estrés por sequía resultó en un gran aumento en el contenido y potencial de agua, y en la función del agua apoplástica tanto en los brotes como en las raíces en comparación con las plantas no cebadas (Creus *et al.* 2004). Según Díaz-Zorita y Fernández-Canigia (2009), las plantas de trigo en condiciones típicas de cultivo de secano inoculadas con *A. brasilense* INTA Az-39 mostraron un mayor crecimiento vegetativo, acumulación de materia seca en brote y raíz, número de granos y rendimiento de grano. La bacteria productora de ABA *Azospirillum* promovió la resistencia de las plantas de *Arabidopsis*, maíz y trigo a la sequía del suelo (Dodd *et al.* 2010). La inoculación de trigo con *Azospirillum* spp. puede aliviar el estrés por sequía en el crecimiento y el rendimiento de las plantas mediante el ajuste de las características del agua de las plantas (Arzanesh *et al.* 2011). La inoculación de *Azospirillum* proporcionó un estado hídrico mejorado en plántulas de trigo bajo estrés osmótico debido a modificaciones morfológicas de la arquitectura del xilema de los coleótilos (Pereyra *et al.* 2012). La inoculación de maíz con *A. brasilense* y *Herbaspirillum seropedicae* mostró mayor tolerancia al estrés hídrico, condiciones de sequía, con alta producción de biomasa; mejoraron los niveles de carbono, nitrógeno y clorofila y redujeron los niveles de ABA y etileno (Cura *et al.* 2017).

Se ha informado el alivio de los efectos del estrés por salinidad en plantas tratadas con bacterias con cepas de *Azospirillum* en varios cultivares de plantas de trigo duro (Nia *et al.* 2012). La salinidad inhibe la fotosíntesis de las plantas, la síntesis de proteínas y el metabolismo de los lípidos, lo que reduce el rendimiento de muchos cultivos. Con el aumento de la concentración de NaCl en el medio de crecimiento, el contenido de nutrientes de las raíces y los tallos disminuye. Las RPCPs contrarrestan el estrés osmótico y ayudan al crecimiento de las plantas (Çakmakçı *et al.* 2017).

Mejora de los pigmentos fotosintéticos por *Azospirillum*. Se informó un aumento significativo en la cantidad de diferentes pigmentos fotosintéticos a partir de los experimentos realizados en plántulas de trigo con bioformulaciones de alginato de *A. brasilense*. Los pigmentos fotoprotectores auxiliares como la violaxantina, la zeaxantina, la anteraxantina, la luteína, la neoxantina y el *b*-caroteno también mejoraron además de la clorofila *a* y *b* durante el estrés en la planta y protegen la maquinaria fotosintética (Bashan *et al.* 2006). La razón de este mecanismo se puede atribuir a varios efectos de *Azospirillum*, como la influencia hormonal, el aumento de la absorción de agua y minerales, los cambios en la función de la membrana y muchos más (Bashan *et al.* 2004).

Solubilización de fosfato por *Azospirillum*. Los inoculantes microbianos que suministran nitrógeno y fósforo tienen un papel importante para complementar las necesidades de nutrientes de los cultivos y la agrosilvicultura en las tierras secas, ya que los agricultores tienen pocos recursos y no pueden invertir en fertilizantes químicos. *Azospirillum* spp. mostró un aumento del rendimiento en maíz, sorgo y trigo por medio de la solubilización de fosfato (Rodríguez & Fraga 1999). *Azospirillum* sp. también produjo ácido cítrico, ácido succínico, ácido fumárico, ácido glucónico, que ayudan en la solubilización del fosfato (Selvi *et al.* 2017).

Respuesta de las plantas a la inoculación de *Azospirillum*. Los cereales registraron un aumento del rendimiento del 10 % al 15 % debido a la inoculación de *Azospirillum* (Katyal *et al.* 1994). La inoculación de plantas con *Azospirillum* da como resultado un cambio significativo en varios parámetros de crecimiento en diferentes cereales, como un aumento en la biomasa de la planta, la absorción de nutrientes, el contenido de N en los tejidos, la altura de la planta, el tamaño de la hoja, el número de hijos, la longitud de la raíz y el volumen (Salantur *et al.* 2006). *Azospirillum* parece no estar generalmente presente en mayor número en el suelo, como se observó durante los efectos de la inoculación en los rendimientos de cereales en Israel (Okon 1982; Kapulnik *et al.* 1983; Sarig *et al.* 1984; Smith *et al.* 1984), donde se utilizaron las cepas Sp7 o Cd.

La inoculación con *A. brasilense* de las semillas de trigo aumentó la productividad del cultivo (Santa *et al.* 2008; Piccinin *et al.* 2011; Piccinin *et al.* 2013).

El AIA de *A. brasilense* Sp245 estimula el desarrollo temprano de la planta y aumenta significativamente el rendimiento de las plantas y raíces (en peso seco) y la eficiencia de absorción de N del trigo (Spaepen *et al.* 2008). Según Lucy *et al.* (2004) la inoculación de semillas con *Azospirillum* mejoró el crecimiento y la absorción de nutrientes de las plántulas de trigo mediante la promoción del crecimiento de la planta y el aumento de la superficie de la raíz. *Azospirillum* aumentó la absorción de N y P en los ensayos de campo muy probablemente al estimular un mayor crecimiento de las raíces de las plantas (Panwar & Singh 2000). Las plantas inoculadas con *Azospirillum* en condiciones de sequía aumentaron los contenidos de Mg, K y Ca en comparación con las plantas no inoculadas (Creus *et al.* 2004). Swedrzynska (2000) informó que el trigo de invierno inoculado con *A. brasilense* aumentó la concentración de clorofila en las láminas de las hojas, un índice del vigor de la planta. La inoculación de cultivos mostró un aumento estadísticamente significativo (15%) del contenido de clorofila. La clorofila pareció ser un indicador sensible del efecto de la inoculación, lo que fue respaldado por el tamaño del rendimiento. La inoculación contribuyó al aumento de los

rendimientos medios, que constituyeron del 1% al 27%. La inoculación con *A. brasilense* aumentó el rendimiento del grano de trigo hasta en un 30 % y otros componentes del rendimiento significativamente en condiciones de campo, pero solo a tasas más bajas de fertilizante-N (50–60 kg N/ha) (Okon & Labandera-Gonzalez 1994). Santa *et al.* (2004) evaluaron los efectos de la inoculación de semillas con la cepa RAM-7 de *Azospirillum* sp. sobre el rendimiento y el contenido total de nitrógeno de los granos de trigo en los experimentos de invernadero. Las semillas inoculadas con la cepa RAM-7 de *Azospirillum* sp. mejoró los rendimientos de grano de trigo donde se obtuvieron incrementos significativos cuando la inoculación se asoció al 100% del nitrógeno recomendado, aunque el tratamiento que recibió solo inoculación produjo 7,4% por encima del control, esto no fue una diferencia significativa. La inoculación con *Azospirillum* produjo un rendimiento de grano significativamente mayor en un 29 % y los granos contenían más N (23%), P (60 %) y K (34 %) en comparación con las plantas de control (Askary *et al.* 2009).

En Argentina, en una revisión de 273 casos de inoculación de trigo con *A. brasilense*, el 76% resultó en un aumento promedio del rendimiento de 256 kg/ha (Díaz-Zorita & Fernández-Canigia 2009; Hungría *et al.* 2010). El aumento de las tasas de N en asociación con la inoculación de *A. brasilense* incrementó el rendimiento de trigo hasta 139 kg/ha de N (Teixeira Filho *et al.* 2017).

La inoculación de maíz con *Azospirillum* en presencia y ausencia de nitrógeno ha mejorado la longitud de los brotes, la longitud de las raíces, el número de raíces y la biomasa en comparación con el control (Faruq *et al.* 2015). La inoculación de *Azospirillum* mostró un mayor número de raíces laterales y terciarias y mayor área foliar, materia seca de los brotes y rendimiento en comparación con las parcelas de control en maíz (Marini *et al.* 2015). Silva Brum *et al.* (2016) reportaron un efecto positivo en las características de rendimiento y productividad del maíz, independiente de la época de crecimiento y del híbrido utilizado en un estudio realizado para evaluar las características agronómicas de semilla de maíz inoculada con *A. brasilense*, cultivada sobre paja de avena negra y ballica, manejados bajo diferentes estrategias de pastoreo y dosis de nitrógeno.

En Argentina, en una revisión de 273 casos de inoculación de maíz con *A. brasilense*, el 85% de los casos fueron exitosos, lo que resultó en un aumento promedio del rendimiento de 472 kg/ha (Díaz-Zorita & Fernández-Canigia 2009).

La inoculación de plantas de arroz con *Azospirillum* provocó aumentos significativos en el crecimiento y el rendimiento, equivalentes a los que se logran con la aplicación de 15 a 20 kg/ha de N (Rodrigues *et al.* 2008). Pedraza *et al.* (2009) evaluaron el efecto de la inoculación con *Azospirillum* y la fertilización nitrogenada sobre el rendimiento de grano y la filosfera, la diversidad endófito de bacterias fijadoras de nitrógeno en un cultivo de arroz de secano, observaron que el rendimiento de grano mejoró cuando se inoculó con *Azospirillum* (dependiendo del genotipo) y/o fertilizado con urea. Los valores más altos de contenido de N total en el grano ocurrieron cuando las semillas se inocularon con *A. brasilense* REC3 (S1) que con *A. brasilense* 13-2C (S2). Kannan y Ponmurugan (2010) realizaron experimentos para evaluar el efecto de la inoculación de *Azospirillum* en diferentes variedades de arroz en términos de germinación de semillas, biomasa y rendimiento de fitomasa en condiciones controladas. En el caso de la germinación de semillas, el porcentaje de germinación de semillas fue mayor en las semillas tratadas con *Azospirillum* que en el control. De manera similar, las longitudes de brotes y raíces y los pesos fresco y seco de las variedades de arroz tratadas con la inoculación de *Azospirillum* mostraron una mejor respuesta que las plantas no tratadas, lo que los autores atribuyeron a la secreción de hormonas de crecimiento vegetal por parte de *Azospirillum*. Los parámetros bioquímicos como clorofila total, carotenoide, proteína soluble y azúcar, y parámetros fisiológicos como la tasa fotosintética también aumentaron a un nivel variable en las plantas tratadas con *Azospirillum*. Un efecto creciente sobre el rendimiento del arroz mediante la inoculación con la cepa B510 de *Azospirillum* sp. se informó en experimentos en macetas (Isawa *et al.* 2010). Banayo *et al.* (2012) evaluaron el efecto de diferentes biofertilizantes en el rendimiento de grano de arroz de tierras bajas e investigaron los posibles efectos de interacción con diferentes cantidades de fertilizantes inorgánicos. Los resultados más consistentes se lograron con el biofertilizante a base de *Azospirillum*, que mostró aumentos significativos en el rendimiento del cultivo de arroz.

Cuando se inocularon los garbanzos (*Cicer arietinum* L.) y las habas (*Vicia faba* L.) con *A. brasilense*, estas plantas experimentaron una mayor nodulación por parte de los rizobios nativos y una mayor tolerancia al estrés salino (Hamaoui *et al.* 2001). La inoculación de *Brachiaria* spp. con *A. brasilense* demostró el potencial para la recuperación exitosa de pastos degradados en Brasil (Hungría *et al.* 2016).

La revisión de 47 ensayos de campo realizados en diferentes lugares del mundo bajo prácticas regulares de producción mostró que la aplicación de *Azospirillum* sp. contribuyó en el aumento significativo de la cosecha de varios cultivos extensivos: soja, arroz, judías, sorgo, colza, maíz, cebada, trigo (Díaz-Zorita *et al.* 2015; Cassán *et al.* 2020).

La aplicación de *Azospirillum baldaniorum* en las plantas de albahaca morada (*Ocimum basilicum*) provocó las respuestas fisiológicas diferentes de control en las condiciones de estrés hídrico mejorando el vigor de las plantas (Mariotti *et al.* 2021).

Azospirillum y HMAs

Los primeros estudios de coinoculación se realizaron con *Azospirillum brasilense* y el HMA *Glomus mosseae* para estudiar sus efectos sobre el crecimiento y la calidad nutricional del maíz y el raigrás (Barea *et al.* 1983). La coinoculación de las plantas de maíz con HMA y *Azospirillum* estimuló el desarrollo de MA en comparación con solo HMA y N, siendo eficaz para mejorar el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes en la última cosecha. La inoculación dual de maíz con *Azospirillum* y *Glomus* produjo el contenido de N y plantas de tamaño similar, y mayor contenido de P que en las plantas que recibieron abonado completo con N y P (Barea *et al.* 1983).

La co-inoculación de las semillas con *Azospirillum brasilense* (Ab) y *Rhizophagus irregularis* (Ri) más dos aplicaciones de Ab+Ri a los 15 y 30 días después del trasplante, incrementaron en promedio 6% la altura de plantas, 11% el área foliar, 10,5% la biomasa seca y 16% el rendimiento de tomate cherry en comparación con la fertilización tradicional (Lira-Saldivar *et al.* 2014).

La inoculación con HMAs y *Azospirillum* de las plántulas de cebolla (*Allium cepa* L.) desempeñó un papel vital en el suministro de N y P a la cebolla y encontró que mejoraba el crecimiento y el rendimiento en comparación con el control no tratado (Sridevi & Ramakrishnan 2010).

Ruíz-Sánchez *et al.* (2011) determinaron que la producción de biomasa en plantas de arroz tratadas con HMA *Rhizophagus irregularis* solo y HMA + *Azospirillum* sometidas a sequía aumentó un 103% en comparación con las correspondientes plantas control sin inocular. El aumento de la producción de biomasa en condiciones de riego abundante fue superior al 500 %. Ambos resultados sugieren que las plantas de arroz se beneficiaron no solo de la simbiosis MA, sino también de la colonización de raíces con *A. brasilense*, independientemente del nivel de riego. Además, la inoculación con *A. brasilense* permite aumentar los niveles de colonización de las raíces de arroz con HMA independiente de las condiciones de humedad del suelo (Ruíz-Sánchez *et al.* 2011). Russo *et al.* (2005) no encontraron un efecto de diferentes cepas de *Azospirillum* sobre el aumento de la colonización de las raíces por HMAs.

Biró *et al.* (2000) mostraron que las co-inoculaciones de plantas de alfalfa (*Medicago sativa* L.) con bacterias fijadoras de nitrógeno asociativas (*Azospirillum brasilense*) y obligadas (*Rhizobium meliloti*) R) y HMA (*Glomus fasciculatum*) mostró una mejora adicional (un efecto sinérgico) para casi todos los parámetros y sustratos probados: peso seco de tallos y raíces, cantidad de N, P, K en tallos, cantidad de nódulos, arbusculos en las raíces y bacterias de *Azospirillum* sobre las raíces.

Bianciotto *et al.* (2001) han probado en un ensayo in vitro que las bacterias *Azospirillum brasilense* y *Rhizobium leguminosarum* exudan los polisacáridos extracelulares para el anclaje de la bacterias y en la formación de biopelículas sobre la raíz y las estructura de HMAs.

La inoculación conjunta con HMAs y *Azospirillum* de la cebada cultivada en macetas tuvo un efecto sinérgico sobre la biomas y producción de granos (Subba Rao *et al.* 1985).

La inoculación conjunta con HMA *Glomus manihotis* y *Azospirillum* sp. de las plantas de maíz tuvo un efecto sinérgico sobre la acumulación de N en raíces y contenido de proteínas y redujo la concentración de la fitohormona ABA (ácido abscísico) (Kandowangko *et al.* 2009).

Rabie *et al.* (2005) realizaron los experimentos en las macetas de invernadero con las plantas de caupí (*Vigna sinensis*) inoculadas con HMA *Glomus clarum* y/o una BPCP *Azospirillum brasilense* a cinco niveles de salinidad NaCl (0,0-7,2 dS/m) en agua de riego. Los resultados de este estudio revelaron que el porcentaje de infección por micorrizas, la altura de la planta, el peso seco, el número de nódulos, el contenido de proteínas, las actividades de nitrogenasa y fosfatasa, así como los elementos nutritivos N, P, K, Ca, Mg aumentaron significativamente gracias a la acción sinérgica de HMA y *A. brasilense* a todos los niveles de salinidad, los que sería útil en términos de recuperación del suelo en áreas salinas (Rabie *et al.* 2005).

Las plántulas de banano co-inoculadas con HMA *Rhizophagus irregularis* y *Azospirillum* presentaron mayor desarrollo, aumento de 7 veces en altura, 4 veces en perímetro, 16 veces en área foliar, 12 veces en biomasa aérea, y 8 veces en biomasa de raíces con respecto a las plantas testigo 150 días después de la primera aplicación (Carina *et al.* 2016). Además, la coinoculación promueve un estado nutricional óptimo porque los microorganismos permitieron que las plantas logaran una mayor absorción de fósforo y nitrógeno en relación con las tratadas con inoculación única y el control.

La aplicación conjunta de HMA *Rhizophagus irregularis* y *Azospirillum brasilense* en las plantas de maíz (variedad V-539) aumentó el rendimiento de grano en 8% en el promedio de 4 años de cultivo (Uribe Valle & Dzib Echeverría 2006). La aplicación conjunta de HMA y *Azospirillum* en las plantas de maíz baby con cuatro niveles de fertilización provocó un efecto sinérgico positivo en sobre la productividad de mazorcas y de forraje verde, la fertilidad residual del suelo (NPK), carbono orgánico, capacidad de intercambio catiónico, biomas de HMAs, concentración de los propágulos

de hongos, bacterias totales, bacterias diazotróficas y bacterias de *Azospirillum*, respiración basal del suelo, carbono de la biomasa microbial, actividades enzimáticas (ureasa y fosfatasa ácida) (Sharma *et al.* 2013).

La inoculación de sorgo de grano (híbrido Pioneer 82G63) con HMA *Rhizophagus irregularis* y/o bacterias *Azospirillum brasilense* mejora la altura de las plantas en todas combinaciones de los inóculos y el rendimiento del cultivo cuando HMA y *A. brasilense* se aplicaron por separado, pero sin diferencia significativa del rendimiento en comparación con testigo cuando los inoculantes se aplicaron juntos (Franco *et al.* 2008).

Las ocho especies de las plantas gramíneas inoculadas con *Azospirillum brasilense* produjeron mayor formación de diferentes estructuras del HMA *Glomus macrocarpum*: vesículas, arbuscúlos y cantidad de esporas (Singh 1992).

da Cruz *et al.* (2020) realizaron un estudio para evaluar la composición química fitoquímica y del aceite esencial del limoncillo (*Cymbopogon citratus*) inoculado con HMAs *Rhizophagus clarus* y *Claroideoglossum etunicatum* y con *Azospirillum brasilense*. El azúcar reductor aumentó con la inoculación de *C. etunicatum* y/o *A. brasilense* y el azúcar total aumentó con la coinoculación de *R. clarus* y *A. brasilense*. El contenido fenólico total en el extracto del limoncillo fue de 1600 µg/g de masa fresca cuando la planta se co-inoculó con *C. etunicatum* y *A. brasilense*, lo que representó un aumento significativo de 112 % ($p < 0,05$) en comparación con el control. Los niveles de flavonoides aumentaron con la inoculación de *C. etunicatum* y la actividad antioxidante de DPPH (2,2-difenil-1-picrilhidrazilo) aumentó con la inoculación de *A. brasilense*. La coinoculación con *C. etunicatum* y *A. brasilense* alteró el contenido de aceite esencial y la composición química del limoncillo, siendo el neral el compuesto mayoritario y el principal precursor de los fenoles totales (da Cruz *et al.* 2020).

La inoculación de los propágulos del cultivo de yacón (*Smallanthus sonchifolius*) con *A. brasilense* y HMAs nativos aumente la actividad biológica total de los suelos cultivados representada por la hidrólisis del diacetato de fluoresceína (Di Barbaro *et al.* 2021).

El tratamiento de las plantas de *Sechium edule* (la chayotera) con *Rhizophagus intraradices* y *Azospirillum brasilense* aumenta la asignación de materia seca en los componentes de rendimiento morfológico y fisiológico (Aguirre-Medina *et al.* 2021). La biomasa de plantas infectadas con el fitopatógeno *Phytophthora capsici* y biofertilizadas con *R. intraradices* y *A. brasilense* disminuyó solo un 27% en comparación con las plantas no infectadas, lo cual es relevante, ya que, en condiciones de campo, las plantas infectadas con *P. capsici* mueren. Por lo tanto, el uso de co-inoculación con estos microorganismos simbióticos es ventajoso para mejorar la nutrición y bioprotección de las plantas de *S. edule* en presencia de *P. capsici* (Aguirre-Medina *et al.* 2021).

En un ambiente de invernadero, se midió el efecto de *A. brasilense* combinado con *Bacillus pumilus* y HMAs (principalmente *Glomus* spp.) y compost, sobre el crecimiento de árboles leguminosos, como mezquite (*Prosopis articulata*), palo verde amarillo (*Parkinsonia microphylla*) y palo verde azul (*Parkinsonia florida*), utilizados en la reforestación del desierto y en la jardinería urbana en el árido noroeste de México y la región suroeste de los EE. UU. (Bashan *et al.* 2009b). El mezquite y el palo verde amarillo tuvieron respuestas positivas diferentes en varios parámetros, mientras que el palo verde azul no respondió (Bashan *et al.* 2009b).

La aplicación conjunta de HMA *Rhizophagus irregularis* y *Azospirillum brasilense* en el cultivo de *Valeriana officinalis* provocó mayor crecimiento vegetativo, mayor contenido de clorofila, N, P, K, mayor cosecha de aceite esencial en comparación con el control (Javan Gholiloo *et al.* 2019).

La aplicación conjunta de HMA (*Glomus* sp., MDSR-3) y *Azospirillum brasilense* (ADSR-9) en el cultivo de arroz provoca mayor crecimiento de las plantas (raíces y hojas) y mayor cosecha de la biomasa en comparación con control y en algunos parámetros en comparación con HMA o *A. brasilense* aplicados solos (Santhosh *et al.* 2018).

HMA *Funneliformis mosseae* y *A. brasilense* promovieron el crecimiento de las plantas de trigo infectadas con bacteria patógena *Xanthomonas translucens* al activar la fotosíntesis y la asimilación de N, lo que condujo a un aumento del contenido de glucosa y aminoácidos (Vannini *et al.* 2021) y tuvo un efecto bioprotector para las plantas con las respuestas fenotípicas y proteómicas específicas (estimulación de proteínas relacionadas con la defensa, respuesta inmune y biosíntesis de ácido jasmónico). Los hallazgos de Vannini *et al.* (2021) mostraron que HMA es el microorganismo de mejor rendimiento, lo que sugiere que su presencia es crucial para el desarrollo de la comunidad microbiana sintética.

Pérez-Velasco *et al.* (2019) estudiaron el efecto de *Azospirillum* sp. y HMA *Rhizophagus irregularis* en el cultivo de pimiento amarillo en condiciones de invernadero. Las variables altura de planta, diámetro de tallo, diámetro de fruto ecuatorial y polar, peso de fruto y rendimiento mostraron mejores resultados utilizando una combinación de bacterias y hongos. La aplicación conjunta de inóculos también mejoró la calidad nutracéutica (vitamina C, sólidos solubles totales, índice de acidez, carotenoides), y la concentración de N y P en fruto (Pérez-Velasco *et al.* 2019).

Los plantones de mango (*Mangifera indica* L.) tratados con HMA y *Azospirillum lipoferum* mostraron mayor crecimiento vegetativo (altura, peso seco) y absorción de N y P (Shankarappa *et al.* 2018) en comparación con control no inoculado.

La coinoculación de *A. brasilense* y HMAs nativos en el momento de la implantación de los cultivos de topinambur (*Helianthus tuberosus*) y yacón (*Smallanthus sonchifolius*) mejoró el crecimiento de las plantas e incrementó su productividad (Di Barbaro 2020).

I.7.10. Otros microorganismos promotores de crecimiento vegetal

Microorganismos solubilizadores de fósforo

Un gran número de organismos microbianos que incluyen bacterias, hongos, actinomicetos y microalgas exhiben capacidad de solubilización y mineralización de P (Alori *et al.* 2017). Las bacterias del suelo de las que se ha informado que movilizan fósforo escasamente disponible a través de la solubilización y la mineralización incluyen *Pseudomonas* spp., *Agrobacterium* spp. y *Bacillus circulans* (Babalola & Glick 2012b). Otras bacterias solubilizadoras y mineralizantes de fósforo incluyen varias cepas de *Azotobacter* (Kumar *et al.* 2014), *Bacillus* (Jahan *et al.* 2013; David *et al.* 2014), *Burkholderia* (Mamta *et al.* 2010; Zhao *et al.* 2014; Istina *et al.* 2015), *Enterobacter*, *Erwinia* (Chakraborty *et al.* 2009), *Kushneria* (Zhu *et al.* 2011), *Paenibacillus* (Fernández Bidondo *et al.* 2011), *Ralstonia*, *Rhizobium* (Tajini *et al.* 2012), *Rhodococcus*, *Serratia*, *Bradyrhizobium*, *Salmonella*, *Sinomonas* y *Thiobacillus* (Postma *et al.* 2010; David *et al.* 2014).

Los microorganismos solubilizadores de fósforo pueden producir diferentes ácidos orgánicos: malónico, α -cetobutírico, tartárico, fumárico, glioxálico, málico, cítrico, oxálico, acético, isobutírico, isovalérico, itacónico, 2-cetoglucónico, propiónico, succínico, láctico, glucónico, aspártico, maleico, glutámico, glicólico (Alori *et al.* 2017). Estos ácidos junto con sus grupos funcionales carboxilo e hidroxilo quelan los cationes o reducen el pH para liberar P (Seshachala & Tallapragada 2012). La excreción de estos ácidos orgánicos va acompañada de una caída del pH que da como resultado la acidificación de las células microbianas y el entorno, por lo que los iones de P se liberan por la sustitución de H^+ por Ca^{2+} (Goldstein 1994).

Los hongos microbianos que pueden solubilizar y mineralizar P incluyen cepas de *Achrothcium*, *Alternaria*, *Arthrobotrys*, *Aspergillus*, *Cephalosporium*, *Cladosporium*, *Curvularia*, *Cunninghamella*, *Chaetomium*, *Fusarium*, *Glomus*, *Helminthosporium*, *Micromonospora*, *Mortierella*, *Myrothsporium*, *Paichomaecilia*, *Populospora*, *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Rhizopus*, *Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces*, *Schwanniomyces*, *Sclerotium*, *Torula*, *Trichoderma* y *Yarrowia* (Srinivasan *et al.* 2012; Sharma *et al.* 2013).

Se ha informado que los hongos del suelo pueden atravesar largas distancias dentro del suelo más fácilmente que las bacterias y pueden ser más importantes para la solubilización del fosfato inorgánico en los suelos, ya que típicamente producen y secretan más ácidos, como glucónico, cítrico, láctico, 2-ácido cetoglucónico, oxálico, tartárico y acético, que las bacterias (Sharma *et al.* 2013). Además, aproximadamente el 20% de los actinomicetos podrían solubilizar P, incluidos los de los géneros *Actinomyces*, *Micromonospora* y *Streptomyces*. También se ha informado que las microalgas como las cianobacterias muestran actividad de solubilización de P (Sharma *et al.* 2013).

Bacterias de meteorización y disponibilidad de P

Varios estudios han explorado la acción de las bacterias meteorizadoras de liberar nutrientes de minerales y rocas, siendo la solubilización de P la mejor caracterizada. Esto no es una coincidencia, considerando que el P es el segundo nutriente más importante requerido para el rendimiento máximo de cultivos de importancia agrícola. El P puede encontrarse en formas orgánicas e inorgánicas en el suelo, pero un pequeño porcentaje se presenta en forma soluble rápidamente disponible para ser absorbido por las plantas (Syers *et al.* 2008). Incluso cuando se aplican al suelo formas solubles de fertilizantes fosfatados inorgánicos, estos se inmovilizan rápidamente debido a la formación de complejos con óxidos de Fe y Al altamente reactivos en suelos ácidos y con calcio en suelos calcáreos (Chacon *et al.* 2006).

Se ha informado que un grupo específico de bacterias conocidas como bacterias solubilizadoras de P (BSPs) son capaces de solubilizar el P inorgánico, incluidas las cepas pertenecientes a especies del género *Rhizobium* (Sridevi y Mallaiah 2009), *Bacillus* (Saeid *et al.* 2018), *Methylobacterium* (Agafonova *et al.* 2013), *Pantoea* (Son *et al.* 2006), *Enterobacter* (Mendoza-Arroyo *et al.* 2020), *Bradyrhizobium* (Marra *et al.* 2011), *Acetobacter* (Maheshkumar *et al.* 1999), *Gluconacetobacter* (Crespo *et al.* 2011), *Azospirillum* (Rodríguez *et al.* 2004), *Microbacterium* (Rivas *et al.* 2004),

Paenibacillus (Zhang *et al.* 2013), *Burkholderia*, (Zhao *et al.* 2014) *Pseudomonas* (Rodríguez *et al.* 2006; Fankem *et al.* 2008; Zabini *et al.* 2011) y *Streptomyces* (Chouya *et al.* 2020).

Los mecanismos por los cuales las BSPs liberan P de fuentes insolubles podrían estar mediados por acidificación, quelación, reacciones de intercambio y formación de exopolisacáridos, que pueden estar relacionados con la producción de ácidos orgánicos (Chen *et al.* 2016; Wei *et al.* 2018) o la liberación de protones que acompañan a la respiración o la asimilación de NH_4^+ (Illmer y Schinner 1995). Los exopolisacáridos actúan sinérgicamente con los ácidos orgánicos en la solubilización de P. Estas sustancias poliméricas cambian la homeostasis de la solubilización de P al mostrar una capacidad de retención de P, empujándola hacia el P disuelto, lo que resulta en una mayor liberación de P de fuentes insolubles (Yi *et al.* 2008).

El ácido glucónico es un agente ácido orgánico asociado con la solubilización de P producido por BSPs. Rodríguez *et al.* (2004) evaluaron las cepas de *Azospirillum brasilense* Cd y 8-I y de *Azospirillum lipoferum* JA4 para la solubilización de P a partir de fosfato de calcio escasamente soluble. Para las tres cepas de BSPs, el ácido glucónico fue el único ácido orgánico detectado por HPLC. Como se esperaba, se informó que el P soluble liberado del fosfato de calcio estaba asociado con una reducción en el pH del medio. Del mismo modo, Kim *et al.* (1997) relacionaron un aumento en las concentraciones de P soluble asociado con una disminución en el pH del medio de cultivo al evaluar una cepa de BSP *Rahnella aquatilis* ISL19 aislada de la rizosfera de la soja que muestra una fuerte capacidad para solubilizar la hidroxiapatita. En este estudio, el ácido glucónico también fue el principal ácido orgánico liberado al medio por las bacterias.

La conversión de glucosa en ácido glucónico por BSPs es catalizada por glucosa deshidrogenasa (GDH), una importante enzima unida a la membrana involucrada en la vía oxidativa directa del catabolismo de la glucosa (Olijve y Kok 1979; Neijssel *et al.* 1983). Varios estudios caracterizaron el papel de GDH en la solubilización de P por diferentes especies bacterianas, como *Erwinia herbicola* (Goldstein y Liu 1987), *Pseudomonas fluorescens* (De Werra *et al.* 2009) *Pseudomonas frederiksbergensis* (Zeng *et al.* 2016) y *Serratia marcescens* (Krishnaraj y Goldstein 2001).

El uso de BSPs se informó por primera vez en la década de 1950, cuando el "fosfobacterin", un fertilizante que consiste en rocas de caolín impregnadas con esporas de *Bacillus megaterium* var. *phosphaticum* (antes *Megatherium viphosphateum*) se aplicó en suelos, lo que resultó en aumentos en el rendimiento de los cultivos que oscilan entre 0 y 70% (Cooper 1959; Menkina 1963). Desde los primeros informes de hace 70 años, se han demostrado los beneficios de las BSP para cultivos diferentes y de importancia agronómica. Los principales efectos observados en la producción de cultivos incluyen la reducción en la aplicación de fertilizantes tradicionales (Sundara *et al.* 2002), la mejora de la eficacia de las rocas fosfóricas de bajo costo, la reducción de las pérdidas de P en el suelo y la mejora del desarrollo de las plantas (Kaleem Abbasi y Manzoor 2018).

Las bacterias solubilizadoras de P pueden actuar sinérgicamente con otros microorganismos promotores del crecimiento de las plantas, mejorando el vigor y la nutrición de las plantas a tasas más altas que las que surgen de un solo factor (Yu *et al.* 2012; Khan *et al.* 2017). Una de las estrategias más frecuentes para ello es combinar de BSP con las bacterias simbióticas fijadoras de N para la inoculación de leguminosas. La coinoculación de *Bradyrhizobium* con distintas cepas de BSPs *Pseudomonas* en soja puede mejorar el número de nódulos, el crecimiento de las plantas, el rendimiento de grano, la absorción de P por las plantas y reducir los gastos de fertilizantes fosfatados (Son *et al.* 2007; Afzal *et al.* 2010; Argaw 2012). También se han informado efectos similares al combinar otros rizobios con diferentes cepas de BSP, como la coinoculación de *Rhizobium* sp. y BSPs *Pseudomonas fluorescens* en frijol común (Samavat *et al.* 2012), *Bradyrhizobium* sp. y BSPs *Pantoea* sp. en cacahuate (Taurian *et al.* 2013), *Sinorhizobium meliloti* B399 y las cepas BSPs *Pseudomonas* sp. FM7d y *Bacillus* sp. en alfalfa (Guiñazú *et al.* 2010), y *Mesorhizobium* sp. y BSPs *Bacillus* sp. en garbanzos (Wani *et al.* 2007).

Otro enfoque prometedor es la combinación de BSP con los hongos micorrícicos. Mientras que las BSPs mejoran la disponibilidad de P a partir de fuentes de P poco solubles, los hongos absorben y transportan eficientemente el nutriente a la planta hospedadora. Se ha informado que esta estrategia aumenta significativamente el desarrollo de las plantas y la absorción de P en diferentes especies de plantas y condiciones del suelo (Azcon *et al.* 1976; Suri y Choudhary 2013; Nacoon *et al.* 2020). La triple inoculación de BSPs, bacterias diazotróficas y hongos micorrícicos también son una alternativa potencial para mejorar la eficiencia de la fertilización con rocas fosfóricas. Zaidi y Khan (2006) informaron una mejora en el vigor de la planta, la absorción de nutrientes y el rendimiento de gramo verde fertilizado con RP e inoculado con la bacteria fijadora de N *Bradyrhizobium* sp., BSPs *Bacillus subtilis* y el HMA *Glomus fasciculatum*.

Aparte del ácido glucónico las BSPs producen otros ácidos orgánicos que participan en la liberación del P mineral insoluble (Alori *et al.* 2017). Estos ácidos son: aspártico, maleico, glutámico, glicólico, malónico, α -cetobutírico, tartárico, fumárico, glioxílico, málico, cítrico, oxálico, acético, isobutírico, isovalérico, itacónico, 2-cetoglucónico, propiónico,

succínico, láctico, oxalacético, heptanoico, caproico (Sharma *et al.* 2013). Con sus iones carboxílicos e hidroxílicos quelatan cationes de fosfatos o reducen el pH para liberar el P (Alori *et al.* 2017).

La otra forma de acidificar el medio es a través de la liberación al medio de los protones H⁺ asociada con la asimilación de los cationes, por ejemplo, de NH₄⁺ por parte de las bacterias que permite solubilizar el P n (Illmer & Schinner 1995).

Además de la solubilización de fosfatos, existen varios estudios que describen la capacidad de *Pseudomonas* para mineralizar fosfatos orgánicos insolubles, como fitatos, fosfomono-, di- y triésteres y organofosfonatos a través de las acciones de varias enzimas fosfatasa, fitasa y fosfonatasa (Silby *et al.* 2009; Miller *et al.* 2010; Zabihi *et al.* 2011).

Bacterias solubilizadoras de potasio

El potasio es otro macronutriente esencial necesario para el crecimiento adecuado de las plantas. El potasio juega un papel importante en numerosas funciones de las plantas, como la absorción de nutrientes, la respiración, la transpiración y la actividad enzimática. En el suelo, está disponible principalmente en minerales como feldespato, mica y arcillas como montmorillonita, vermiculita e illita. Las concentraciones de potasio soluble en el suelo suelen ser muy bajas, y más del 90% del potasio en el suelo existe en forma de rocas insolubles y minerales de silicato. El desequilibrio en el potasio generalmente es causado por la remoción excesiva por el cultivo, la fijación en la matriz del suelo y la lixiviación. Se ha informado que varias especies de bacterias, como *Pseudomonas*, *B. mucilaginosus*, *B. circulans*, *Burkholderia*, *Acidithiobacillus ferrooxidans* y *Paenibacillus* spp., poseen la capacidad de liberar potasio en forma disponible para las plantas a partir de minerales que lo contienen en el suelo (Sheng 2005; Lian *et al.* 2002; Li *et al.* 2006; Liu *et al.* 2012). Se encontró que estas bacterias solubilizadoras de potasio disuelven potasio, silicio y aluminio de minerales insolubles que contienen K, como micas, illita y ortoclasas, excretando ácidos orgánicos que disuelven directamente el K de la roca o quelatan iones de silicio para llevar el K a la solución. *Pseudomonas aeruginosa* y *Pseudomonas chlororaphis* junto con otras *Pseudomonas* spp. han sido estudiados por su capacidad de solubilización de K (Sheng *et al.* 2003; Badar *et al.* 2006; Yu *et al.* 2011; Raghavendra *et al.* 2016; Rawat *et al.* 2016).

Bacterias movilizadoras de hierro

El hierro es uno de los principales minerales presentes en la superficie de la tierra, sin embargo, no está disponible en el suelo para las plantas. En la naturaleza, el hierro está presente en forma férrica (Fe³⁺), que es escasamente soluble en agua, por lo que no está disponible para plantas y microorganismos. Los sideróforos son compuestos proteicos de unión a hierro de bajo peso molecular que quelatan el hierro férrico del medio ambiente. En condiciones de escasez de Fe, los sideróforos microbianos proporcionan el hierro a las plantas, mejorando su crecimiento general. *Pseudomonas* spp. están involucradas en el ciclo del hierro en la rizosfera de las plantas a través de la producción de varias clases de sideróforos (pioverdinas, pioquelina y pseudomonina) (Cornelis 2010; Beneduzi *et al.* 2012). Srivastava y Shalini (2008) también han estudiado los sideróforos producidos por *Pseudomonas* spp. y su efecto sobre la movilización de hierro.

Microorganismos movilizadores de zinc

Algunos microorganismos como *Bacillus subtilis*, *Thiobacillus thiooxidans* y *Saccharomyces* spp. pueden solubilizar compuestos de zinc insolubles como el óxido de zinc, el carbonato de zinc y el sulfuro de zinc en el suelo (Ansori & Gholami 2015).

Microorganismos movilizadores de sílice

Los microorganismos pueden hidrolizar silicatos de aluminio y otros silicatos aportando protones (que provocan la hidrólisis) y ácidos orgánicos (que forman complejos con cationes y los retienen en estado disuelto) al medio mientras se metaboliza, lo que puede ser beneficioso para las plantas. Por ejemplo, se observó un aumento en el crecimiento del arroz y el rendimiento del grano debido a una mayor disolución de sílice y nutrientes del suelo usando una *Bacillus* sp. solubilizadora de silicato. combinado con residuos silíceos de paja de arroz, cascarilla de arroz y ceniza negra (Cakmakci *et al.* 2007).

Bacterias ayudantes de micorrizas

El concepto de " bacterias ayudantes de micorrizas" (BAMs) se introdujo en "Tansley Review" (Garbaye 1994), que ha dado lugar a nuevas investigaciones en el sistema modelo planta-hongo, en cuanto a el significado de estas bacterias que promueven la formación de micorrizas y causan muchos efectos fisiológicos en la interacción mutualista.

En general, se conoce la capacidad de algunos microorganismos para influir en la formación y funcionamiento de la simbiosis, a través de actividades de diversa índole como la activación de propágulos infectivos de los hongos micorrícicos en estadios presimbóticos (Azcón-Aguilar & Barea 1996), facilitando la formación de puntos de entrada en la raíz (Linderman 1988), y aumentar la tasa de crecimiento (Carpenter-Boggs *et al.* 1995). Las BAMs mejoran la formación de micorrizas, aunque la misma BAM puede beneficiar la micorrización de ciertos hongos y ser negativa para otros (Garbaye & Duponnois 1992). Lo anterior refleja la especificidad fúngica por aislado, lo que ejemplifica la distancia genética entre aislados de distinto origen. Entre los mecanismos de actuación de BAMs se encuentran:

- (a) Promoción del establecimiento de la simbiosis por estimulación del crecimiento micelial. La germinación de esporas y el crecimiento del micelio mejoran mediante la producción de factores de crecimiento (Mosse 1962; tylka *et al.* 1991; Xie *et al.* 1995; Keller *et al.* 2006; Sundram *et al.* 2011);
- (b) Mayor contacto y colonización de las superficies raíz-hongo: aumento del número de raíces laterales por la producción de fitohormonas (Bending *et al.* 2002) y mejora de la colonización radical por inducción de la producción de flavonoides (Xie *et al.* 1995);
- (c) Reducción del impacto de factores ambientales adversos sobre el micelio del hongo micorrícico (Nanjudappa *et al.* 2019). Las bacterias pueden detoxificar los suelos, devolviéndoles la conductividad, liberándolos igualmente de la contaminación generada por metales pesados (Brulé *et al.* 2001; Vivas *et al.* 2005) y reduciendo las concentraciones de compuestos fenólicos antagonistas producidos por los mismos hongos micorrícicos (Duponnois & Garbaye 1990). Los microorganismos rizosféricos también tienen efecto sobre el crecimiento de las plantas, llegando a un efecto sinérgico, donde la presencia del hongo y otros microorganismos produce un aumento en el crecimiento, vigor y protección de la planta (Domínguez *et al.* 2012). Estos efectos se basan en actividades como la adquisición de nutrientes (Toro *et al.* 1997; Jayasinghearachchi & Seneviratne 2005), la inhibición del crecimiento de hongos patógenos (Budi *et al.* 1999; Xavier & Germida 2003) y la mejora de la ramificación de la raíz (Gamalero *et al.* 2004).

Las BAMs identificadas hasta 2021 (Sangwan & Prasanna 2021) se pueden clasificar en Proteobacterias Gram-negativas (*Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* y *Rhizobium*), Actinobacterias Gram-positivas (*Rhodococcus*, *Streptomyces* y *Arthrobacter*) y Firmicutes (*Bacillus*, *Brevibacillus* y *Paenibacillus*) (Duponnois & Garbaye 1991; Poole *et al.* 2001; Maier *et al.* 2004).

I.7.11. Interacciones entre los microorganismos promotores de crecimiento vegetal (MPCVs) y HMAs

Los estudios sobre las interacciones entre los microorganismos promotores de crecimiento vegetal (MPCVs) y HMAs empezaron en la década de 1980 (Barea *et al.* 1983; Meyer & Linderman 1986). Desde entonces, se han realizado muchos estudios sobre la inoculación dual de HMAs y bacterias para plantas, y esos resultados indicaron que las co-inoculaciones tuvieron efectos positivos, negativos o nulos sobre el crecimiento y la nutrición P de las plantas (Artursson *et al.* 2006; Barea *et al.* 2002; Biró *et al.* 2000; Mamatha *et al.* 2002; Ravnkov & Jakobsen 1999; Yasmeen *et al.* 2012; Zhang *et al.* 2014). Sin embargo, un gran número de estudios relevantes se han llevado a cabo principalmente en la micorrizosfera, los cuales no han distinguido las interacciones directas o indirectas entre HMAs y bacterias. Como consecuencia, no se evaluaron las contribuciones de sus interacciones directas al crecimiento de las plantas y la mejora de los nutrientes (Wang & Feng 2021). Se han informado varios hallazgos importantes relacionados con las interacciones entre HMAs y bacterias en la interfaz hifas-suelo. Se demostró que las bacterias del suelo se adhieren claramente a las hifas y esporas de HMAs (Artursson & Jansson 2003; Levy *et al.* 2003; Roesti *et al.* 2005; Scheublin *et al.* 2010; Toljander *et al.* 2006), forman biopelículas en la superficie del micelio de HMA (Lecomte *et al.* 2011), estimula el crecimiento del micelio, la germinación de esporas y la formación de micorrizas (Artursson *et al.* 2006; Frey-Klett *et al.* 2007; Xavier & Germida 2003) y promueve la mineralización del material orgánico cuando los HMAs son presente (Herman *et al.* 2012; Hodge & Fitter 2010; Leigh *et al.* 2009, 2011). Las hifas fúngicas o los exudados de hifas de HMAs a su vez estimulan constantemente el crecimiento y la vitalidad de las bacterias (Filion *et al.* 1999; Mansfeld-Giese *et al.* 2002; Toljander *et al.* 2007) y cambian la composición de la comunidad bacteriana (Nuccio *et al.* 2013; Scheublin *et al.* 2010; Toljander *et al.* 2007). Aunque cada vez hay más pruebas de interacciones importantes entre los HMAs y las bacterias en la hifosfera, los mecanismos subyacentes y la función ecológica detrás de estas asociaciones en general no se comprenden muy bien (Priyadharsini & Thangavelu 2016; Zhang *et al.* 2014, 2016). Algunas propiedades funcionales de las bacterias se determinarían más mediante confirmación experimental. Además, la mayoría de los resultados se derivan de

experimentos asépticos (Wang & Feng 2021), que pueden no presentar correctamente las interacciones reales en el medio ambiente y sus efectos en los procesos biológicos de la planta o el suelo.

Los microorganismos promotores del crecimiento de las plantas (MPCPs), como los fijadores de nitrógeno, las *Pseudomonas fluorescentes*, los bacilos esporulantes, *Agrobacterium* spp., *Streptomyces* spp., los hongos saprófitos y/o depredadores *Beauveria* spp., *Trichoderma* spp., *Pichia* spp., etc. también pueden desempeñar un papel importante en el crecimiento de las plantas y en la supresión de patógenos del suelo, principalmente debido a su interacción sinérgica con los HMAs (Elshafie *et al.* 2013; Compant *et al.* 2005; Candido *et al.* 2015). Según Krishnamoorthy *et al.* (2016), la co-inoculación con *Rhizophagus intraradices* y bacterias *Massilia* sp. RK4 mostraron un efecto significativo en la tolerancia a la salinidad excesiva del suelo en las plantas de maíz.

Cooperación entre HMAs y bacterias solubilizadoras de P. Tal y como se ha descrito anteriormente, en la microflora del suelo un grupo de bacterias tiene la capacidad de convertir el fosfato insoluble en formas solubles, que se denomina bacterias solubilizadoras de fosfato (BSPs) (Wang & Feng 2021). Hasta la fecha, ya se han informado importantes géneros de potentes solubilizadores de fosfato, incluidos *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Gordonia*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Rahnella*, *Rhizobium* y *Serratia* (Hoberg *et al.* 2005; Kim *et al.* 1997; Rodríguez & Fraga 1999). Se han informado varios mecanismos para mejorar la capacidad de las plantas para adquirir P del suelo mediante interacciones entre HMAs y BSPs: eflujo de protones y aniones orgánicos a la micorrizosfera, liberación de fosfatasa necesaria para la solubilización de formas inorgánicas de P o la mineralización de P orgánico (Gyaneshwar *et al.* 2002; Richardson 2001; Richardson y Simpson 2011). Recientemente, se ha informado sobre una gran cantidad de estudios sobre la cooperación de HMAs y BSPs para promover la mineralización del P del suelo. Por ejemplo, el HMA *Rhizophagus irregularis* interactuó con una bacteria solubilizadora de fosfato en la hifosfera y sus interacciones mejoraron la mineralización del fitato de Na al aumentar la actividad de la fosfatasa del suelo de la hifosfera (Zhang *et al.* 2014). Los fotosintatos del maíz marcado con ¹³CO₂ se translocaron a hifosfera a través de las hifas extrarradicales del HMA, y las BSPs extrarradicales asociadas al micelio mejoraron la mineralización y la renovación del P orgánico del suelo en la hifosfera (Wang *et al.* 2016). Además, este establecimiento de cooperación entre HMAs y BSPd se fomenta por la disponibilidad de P y la relación C:P en el suelo de hifosfera (Zhang *et al.* 2016). La fructosa, un componente de los exudados de las hifas, no solo es una fuente de carbono, sino que también se conoce como una molécula de señal para desencadenar procesos de mineralización de fósforo orgánico mediados por BSPs, que mantiene la cooperación entre HMAs y BSPs (Zhang *et al.* 2018a). Estos avances mencionados anteriormente se limitaron a una sola cepa de BSP, sin embargo, el hallazgo de varias PSBs en las hifas micorrícicas *in vitro* (Taktek *et al.* 2015) sugiere que una amplia gama de microorganismos que se encuentran en la rizósfera y la hifosfera pueden ser de gran importancia. Un estudio reciente *in situ* en el campo demostró que los HMAs y su microbioma asociado a las hifas desempeñaron un papel en la promoción de la mineralización del P orgánico del suelo en la hifosfera (Zhang *et al.* 2018b).

I.7.12. Co-aplicación del gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) (*Rhizophagus irregularis*) e inoculante bacteriano de fijadoras de N (*Azospirillum brasilense*)

Existe una persistente falta de conocimientos debido a que gran parte de la investigación sobre los HMAs y sus beneficios para la producción de cultivos se lleva a cabo utilizando sistemas experimentales a corto plazo, de medio ambiente controlado que carecen de interacciones bióticas y abióticas críticas (Thirkell *et al.* 2017). En particular, los datos de la experimentación de ensayos de campo son particularmente deficientes, lo que representa una barrera significativa para entender si las aplicaciones de HMAs pueden ser escaladas a escala de campo, agrícola y paisajística (Thirkell *et al.* 2017). A pesar de los retos logísticos, esto representa un área clave para futuras investigaciones". En este contexto la aplicación del gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) y de la tecnología de producción del GIMU podría facilitar esta tarea debido a plasticidad de uso de este producto en condiciones de producción agrícola industrial. El uso de este producto MA ultrapuro de última generación a escala y condiciones de campo fue uno de los mayores propósitos de la presente Tesis Doctoral.

La aplicación por separado y conjunta del GIMU como inóculo de HMA *Rhizophagus irregularis* y bacterias *Azospirillum brasilense* tiene mucho potencial para diferentes cultivos agrícolas tal y como lo demuestran los estudios previos sobre la coinoculación con estos dos microorganismos beneficios para la agricultura.

II. INTERÉS Y OBJETIVOS DEL TRABAJO

El interés y los objetivos de la presente Tesis Doctoral consisten en varios propósitos:

I. Determinar el efecto del gel ultrapuro micorrícico ultrapuro (GIMU) de última generación sobre la productividad y el vigor de los cultivos en condiciones agronómicas (condiciones y escala de campo) en tres tipos muy importantes de cultivos agrícolas:

I.I. Cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo) en diferentes regiones de España;

I.II. Cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino) en invernaderos de la provincia de Almería, España;

I.III. Cultivos extensivos (maíz, soja, girasol) mayormente en España, pero también en otros países (Brasil, Rumania, Ucrania);

II. Evaluar el efecto del GIMU como estimulante de enraizamiento e injerto en especies arbóreas (olivos y pistacheros);

III. Esclarecer el efecto del gel ultrapuro micorrícico ultrapuro de última generación frente a estrés térmico;

IV. Averiguar si existen las interacciones beneficiosas del GIMU con inoculante de RPCP (*Azospirillum brasilense*);

V. Descubrir el comportamiento del GIMU aplicado en la agricultura convencional, integrada y ecológica;

VI. Analizar la presencia de la micorriza arbuscular en las raíces tratadas con el inóculo micorrícico arbuscular;

VII. Estimar los beneficios económicos derivados de la aplicación del GIMU en los cultivos ensayados.

El propósito general de la Tesis Doctoral es saber si el uso de del GIMU de última generación con HMA *Rhizophagus irregularis* es capaz de amoldarse a las exigencias y condiciones de la agricultura moderna.

III. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

Condiciones generales de los ensayos

Para conseguir los objetivos de esta Tesis Doctoral se realizaron 20 ensayos con 10 cultivos agrícolas diferentes divididos en tres grupos: cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo), cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino), cultivos extensivos (maíz, soja, girasol). Todos los ensayos se realizaron en condiciones de campo, vivero o invernadero de producción industrial, para tener el máximo contacto con las condiciones de la producción agrícola real.

Los ensayos en el cultivo de olivo (1-6) se realizaron en viveros de la provincia de Córdoba y en campo de las provincias de Córdoba, Granada y Valladolid. Los ensayos en el cultivo de pistachero (7-8) se realizaron en un vivero (invernadero y campo abierto) de la provincia de Granada. Los ensayos en el cultivo de almendro (9-10) se realizaron en los campos de las provincias de Sevilla y Granada. Los ensayos en el cultivo de cerezo (11-12) se realizaron en campo de las provincias de Cáceres, Murcia y Zaragoza. Los ensayos en los cultivos de tomate, pimiento y pepino (13-17) se realizaron en invernaderos de la provincia de Almería. El ensayo en el cultivo de maíz (18) se realizó en campo de las provincias de Zaragoza y Badajoz en España y también de Rumania, Brasil y Ucrania. El ensayo en el cultivo de soja (19) se realizó en campo de la provincia de Ciudad Real (España) y en diferentes localizaciones en Brasil. Por último, el ensayo en el cultivo de girasol (20) se realizó en campo de las provincias de Valladolid, Palencia y Burgos en España, y también en una localización en Ucrania. Todos los ensayos se realizaron en los suelos típicos de la zona de cultivo y con el manejo típico para la zona de cultivo.

Los ensayos realizados se clasificaron según tres tipos de producción agrícola: convencional (ensayos 2, 3, 6 en olivo, 7 y 8 en pistachero, 9 en almendro, 11 y 12 en cerezo, 18 en maíz, 19 en soja, 20 en girasol), integrada (ensayos 5 en olivo, 13 en tomate, 14 y 15 en pimiento, 17 en tomate, pimiento y pepino), ecológica (ensayos 4 en olivo, 10 en almendro, 16 en pepino). Cada uno de estos tipos de producción agrícola tiene las exigencias específicas para el uso y manejo de los productos fitosanitarios y fertilizantes, la protección medioambiental, la producción y otros manejos (Sumberg & Giller 2022; Comunidad Económica Europea 1991; Unión Europea 2018; BOE 2014; BOE 2002). En la presente Tesis Doctoral los ensayos con los cultivos de producción agrícola ecológica han sido definidos según las indicaciones del Reglamento (UE) 2018/848 del Parlamento europeo y del Consejo (Unión Europea 2018); los ensayos con los cultivos de producción agrícola integrada han sido definidos según las indicaciones de Real Decreto 1201/2002 del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación de España (BOE 2002); el resto de los ensayos, que no cumplieran con las indicaciones para la producción agrícola ecológica o integrada, han sido definidos como los ensayos con los cultivos de producción agrícola convencional.

Gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) con el hongo micorrícico arbuscular *Rhizophagus irregularis*

En todos los ensayos, el gel inoculante micorrícico arbuscular (GIMU) utilizado fue el producto comercial MYCOGEL® (producido por Agrocode Bioscience™, Kimitec Group, Vícar, Almería, España). MYCOGEL® es un GIMU producido *in vitro* mediante tecnología y protocolo patentados (Cano & Bago 2005), formulado con una cepa comercial del HMA *Rhizophagus irregularis* (depositada en el National Mycological Herbarium (DAOM) / National Glomeromycetes *in vitro* Collection (GINCO), Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa Canada, código DAOM 240403).

A contrario de los inoculantes MA convencionales, que consisten en gránulos sólidos o en polvo fino e insoluble, MYCOGEL® es un gel semisólido, que contiene al menos 5×10^7 propágulos de HMA/L (ver características en <https://agrocode.com/producto/mycogel/#composicion>). La formulación en gel de MYCOGEL® permite que sus propágulos (esporas, trozos de raíces micorrizadas e hifas) se mantengan viables y activas durante más de 3 años.

MYCOGEL® no contiene ningún otro microorganismo además del HMA indicado, ni ningún aditivo distinto de ciertos compuestos bioactivos emitidos naturalmente durante la asociación simbiótica hongo-planta, que son retenidos por el gel y que pueden actuar como señales para las raíces de las plantas, preparándolas para la colonización inminente mientras se activa su metabolismo, incluso antes del contacto directo con el HMA (Cano *et al.* no publicado). MYCOGEL® se presenta en formato de gel listo para usar, fácilmente soluble en agua, y para ser aplicado mediante sistemas de riego, inmersión radical, inyección a suelo o aplicación por aspersión al sustrato de las bandejas de plántulas. Esto asegura una fácil aplicación, compatible con todas las prácticas agrícolas habituales, evitando así cuidados especiales o restricciones impuestas por los productos micorrícicos convencionales. Las esporas de *Rhizophagus irregularis* presentes en MYCOGEL® suelen tener un diámetro entre 40 y 124 µm, con medias en torno a 76-81 µm (Lalaymia *et al.* 2013), por lo que su aplicación es aceptable en los sistemas de riego y aspersión cuyos filtros tienen poros mayores de 130 µm. La alta concentración de los propágulos de MYCOGEL® permite que su dosis de aplicación sea de solo 1L/Ha para los cultivos hortícolas y frutales en plena producción.

Inoculante de las bacterias promotoras de crecimiento de las plantas *Azospirillum brasilense*

Los ensayos 7 y 8 en pistacheros, y 9 y 10 en almendros se realizaron aplicando conjuntamente el GIMU con rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (RPCP). En concreto, se utilizó el producto comercial NITROCODE AZ⁺, un inculante líquido a base una cepa de la RPCP *Azospirillum brasilense* (10¹⁰ UFC/ml), con acción promotora de crecimiento y productora de fitohormonas naturales (<https://agrocode.com/producto/nitrocode-az/>), elaborado por Agrocode Bioscience™ (Kimatec Group, Vícar, Almería, España). Dado que este inóculo se produce en formato líquido, es de fácil aplicación vía riego, aspersión etc. y no necesita de proceso o formulado extra para iniciar su actividad. La dosis es de 1 L/Ha, y se recomienda aplicarlo varias veces por temporada en los cultivos hortícolas y frutales para mantener sus poblaciones en el suelo. También puede ser utilizado en otros cultivos, tomando como referencia las publicaciones sobre la aplicación de *Azospirillum* sp. descritas mas arriba, en el capítulo INTRODUCCIÓN.

Grado de micorrización

El porcentaje de colonización por HMA de las raíces se determinó en tres repeticiones de muestras de raíces en cada tratamiento de los ensayos realizados. Para lograr esto, se tomaron cuidadosamente del suelo las alícuotas (≈0,5 g) de material de raíces de las plantas, que se tiñeron de acuerdo con la técnica de tinción con azul tripan (Phillips & Hayman 1970). La frecuencia de las micorrización se cuantificó según el método de Giovannetti y Mosse (1980). Ambos métodos están bien descritos y gráficamente representados en Brundrett et al. (1996; pp. 179-186) (<https://mycorrhizas.info/method.html#clear>). Se obtuvieron fotomicrografías de las estructuras diagnósticas de HMA que crecen dentro de las raíces utilizando un microscopio Eclipse CI-S (Nikon Instruments Europe, B.V., Ámsterdam, Países Bajos) y una cámara digital Visicam 5.0 (VWR International Eurolab, S.L. Llinars del Vallès, España).

Productividad de los cultivos

En la mayoría de los ensayos (4, 5, 6, 9-20) la productividad de los cultivos se determinó en kg/Ha. En los ensayos de producción de plantones en vivero, la productividad se estimó como: i) la proporción de estaquillas enraizadas después del tratamiento de los esquejes (ensayo 1, estaquillas de olivo); ii) la cantidad de estaquillas enraizadas después de tratar 45.000 estaquillas antes del enraizamiento (ensayo 2, estaquillas de olivos); iii) la cantidad de plantones producidos por 1L del GIMU aplicado (ensayo 3, plantones de olivo), la cantidad de los plantones comerciables por 1 ha (ensayos 7 y 8 con los plantones de pistachero).

Para determinar la productividad de los cultivos por hectárea, dependiendo del ensayo se realizaron dos tipos de cálculos. Con las plantas medidas individualmente se determinó la productividad por planta y luego, basándose en la densidad de las plantas por hectárea, se realizó un cálculo de extrapolación para obtener los valores en kg/Ha. Para los ensayos en las parcelas (cultivos extensivos) se realizaron las mediciones de productividad por parcela, y luego se realizó un cálculo dividiendo los kilos de cosecha producidos por la superficie de la parcela en hectáreas para obtener los valores en kg/Ha.

Contenido de nutrientes en las aceitunas

En los ensayos 5 y 6 (olivo) se determinó el contenido de nutrientes en la materia seca de las aceitunas. El N en forma de NH₄ fue determinado según el método de digestión de Kjeldahl (Horneck & Miller 1998), con determinación espectrofotométrica (Baethgen & Alley 1989). El P en forma de fosfato se determinó en la pulpa de aceitunas a través del método de extracción con solución del ácido acético al 2% (Miller 1998), medido con un espectrofotómetro UV-VIS (para las regiones ultravioleta o visible del espectro electromagnético). La determinación de los elementos K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn fue realizada utilizando espectrofotometría de absorción atómica (Hanlon 1998). El B fue determinado por el método colorimétrico de azometina-H con el uso de un espectrofotómetro UV-VIS (Gupta 1998).

En los ensayos 4, 5 y 6 (olivo) se realizaron las determinaciones en húmedo del rendimiento graso total y del rendimiento graso teórico de aceite de oliva virgen extra. Para determinar el rendimiento graso total se aplicó el método de Soxhlet (Frías Ruiz et al. 1999). El rendimiento graso teórico de aceite de oliva virgen extra fue calculado a partir de los datos de rendimiento graso total restándoles un índice corrector de 3 puntos porcentuales debido a que en el procedimiento industrial no se puede extraer todo el aceite de la aceituna (CSR Laboratorio 2022).

Análisis de suelo

Al inicio de los ensayos 4, 5, 6 en olivo, 7, 8 en pistachero, 9, 10 en almendro, 11 en cerezo, 13 en tomate, 14, 15 en pimiento, 16 en pepino, 17 en tomate, pimiento, pepino y 20 en girasol se realizaron análisis de suelos en los cuales diferentes parámetros fueron determinados. Para la determinación de la granulometría (textura) de suelo se empleó la metodología de Bouyoucos (León 2001; Bouyoucos 1936) y se realizó la clasificación de la textura del suelo según el diagrama ternario triangular de textura de suelo (USDA 2017). El pH (extracto en agua 1/5) fue determinado por el método de potenciometría con un pH metro electrónico según la norma ISO 10390 (2005). Para la determinación de la conductividad eléctrica del extracto acuoso de suelo (extracto 1/5, $\mu\text{S}/\text{cm}$ a 20°C) se empleó la metodología de ISO 11265 (1994). La materia orgánica (%) se determinó por el método de la pérdida de peso por la calcinación a 360°C durante 2 horas con secado previo a 105°C durante una noche (Schulte & Hopkins 1996). La caliza activa (% de CaCO_3) fue evaluada a través del método del método de búfer SMP (Shoemaker, McLean, & Pratt 1962) modificado (Pansu & Gautheyrou 2006b). El N total fue evaluado a través del análisis instrumental simultáneo por combustión seca (Pansu & Gautheyrou 2006c; Pansu et al. 2001) El P disponible fue determinado por el método de Olsen (Olsen et al. 1954) extraído con bicarbonato sódico y medido mediante espectrofotometría. Las concentraciones de los aniones extraíbles de NO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- en el suelo fueron determinados por el método de la cromatografía iónica (Pansu & Gautheyrou 2006d). Las concentraciones de Na^+ , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} se analizaron mediante medida directa por espectroscopía de absorción atómica de llama (Pansu & Gautheyrou 2006a).

Cálculos económicos

En la mayoría de los ensayos (2-16 y 18-20) se realizaron cálculos económicos donde se determinaron los gastos de producción, las ventas de plántones producidos, los beneficios netos y las rentabilidades de los cultivos agrícolas estudiados.

Para el cálculo de los gastos se utilizó la información combinada proporcionada por los centros de investigación de referencia en España para determinar los gastos medios típicos para el cultivo. Estos datos fueron corregidos en relación con cada ensayo según los datos proporcionados por el agricultor en cuyo terreno e instalaciones se realizó el ensayo. Los gastos en los inoculantes utilizados en los ensayos de esta Tesis Doctoral fueron calculados según los precios proporcionados por el productor de los inoculantes (Agrocode Bioscience S.L.) y las dosificaciones empleadas según el producto y cantidades de aplicaciones en cada cultivo. Los gastos se expresaron en €/Ha

Las ventas de cosechas o de los plántones (expresadas en €/Ha) fueron calculadas en base a los precios del año en curso proporcionados por el agricultor o por los medios públicos donde se publicaban los precios de cada día o los precios medios de la temporada.

Los beneficios netos (€/Ha) fueron calculados como la resta entre las ventas y los gastos de producción. La rentabilidad fue calculada como una relación entre los beneficios netos y los gastos de producción, expresada en porcentaje (%).

Finalmente, a partir de los datos de aumento de la productividad con las aplicaciones del GIMU, se realizaron los cálculos para estimar los beneficios adicionales hipotéticos en los cultivos a nivel de España (Tab. V.3, Tab. V.4, Tab. V.5, Tab. V.6) y el retorno de la inversión (ROI). El ROI es la relación entre los beneficios netos adicionales obtenidos con GIMU y los gastos adicionales de la aplicación del GIMU, y muestra la cantidad de euros de beneficio neto que se puede obtener por cada euro gastado en nueva tecnología (Farquharson 2006).

Diseño experimental

Los experimentos de esta Tesis Doctoral tuvieron habitualmente un diseño experimental de bloques al azar con varias repeticiones (entre 3 y 9 dependiendo del ensayo en concreto). El tamaño de las unidades experimentales fue diferente dependiendo del ensayo: desde una planta hasta una parcela con superficie de 5 Ha.

Análisis estadístico de los resultados

El análisis estadístico se realizó mediante un análisis de varianza (ANOVA) para determinar la media, la desviación estándar, los intervalos de confianza, los valores P, y las diferencias absolutas y relativas entre las medias de los diferentes tratamientos y el tratamiento CONTROL. La comparación de medias por pares se realizó mediante la prueba de diferencias mínimas significativas de Fisher (Fisher LSD, Least Significant Difference en inglés) con $\alpha = 0,05$ (nivel de significación de 95%). Los gráficos se crearon con el programa Microsoft Word (versión 1910 para Microsoft Office 365 Business; Microsoft, Redmond, WA).

IV. ENSAYOS

IV. ENSAYOS (objetivos, métodos particulares y resultados)

IV.I. CULTIVOS LEÑOSOS

IV.I.I. OLIVO

IV.I.I.I. Enraizamiento de olivos y uso de GIMU

Ensayo 1. Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Pajarero, producción convencional

Previamente en el gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) han sido detectadas ciertas cantidades de las fitohormonas que podrían estimular el enraizamiento de forma natural dado que el hongo micorrícico está interesado en promocionar el crecimiento adicional de las raíces para su mejor desarrollo posterior. Por eso la aplicación de GIMU podría sustituir parcial o totalmente el AIB para el enraizamiento de las estaquillas con una ventaja adicional de que las estaquillas enraizadas estarían ya inoculadas desde principio con hongos micorrícicos arbusculares.

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia de los diferentes tratamientos de enraizante sintético AIB e inoculante micorrícico arbuscular en la intensidad de enraizamiento de las estaquillas de olivo de variedad Pajarero.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en un vivero situado en el municipio de Guadalcázar, provincia de Córdoba. Se utilizaron las estaquillas de olivo de variedad Pajarero, recortadas de los árboles-madres, ramas jóvenes, menores de un año, con longitud de unos 12-15 cm dejando un par de hojas en el tope de la estaquilla. Estas estaquillas, después de tratamientos, se introdujeron en las bandejas llenas con perlita a una profundidad de 8 cm (Fig. IV.1.1). Las bandejas se situaban en una mesa dentro un invernadero abierto con riego por microaspersores. El riego se efectuaba entre 12 y 6 veces al día y con duración entre 20 y 5 minutos en cada riego dependiendo de las condiciones climáticas. La temperatura dentro del invernadero era similar a la de aire libre con la excepción de que el sol no daba directamente a las plantas debido al plástico del invernadero recubierto con una malla de sombreado. Fecha de inicio del ensayo (tratamiento y plantación de estaquillas en la mesa de nebulización): 14 de septiembre de 2010. Fecha de recogida de los datos: 20-25 de enero de 2011 (duración total de experimento 128-133 días).

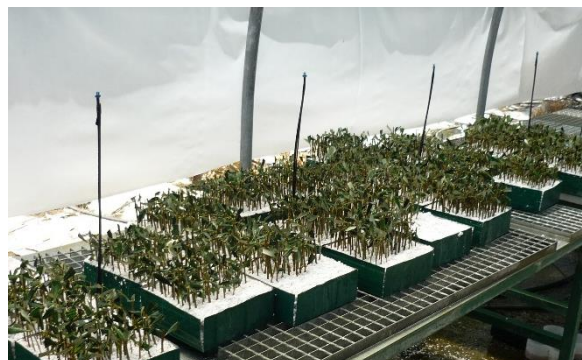


Fig. IV.1.1. Aspecto de las bandejas con estaquillas de olivo – una bandeja con 100 estaquillas es una unidad experimental

Las variantes de ensayo eran los tratamientos con un enraizante sintético líquido a base del ácido indol-3-butírico (AIB) (0,4% p/v) aplicado en diferentes concentraciones y duración de exposición al producto, y tratamientos con el gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) de última generación (MYCOGEL®) en varias concentraciones y exposiciones al producto. También hubo una variante donde se combinaron la aplicación de enraizante sintético con GIMU. Las estaquillas se sumergían en los productos concentrados o diluidos a una profundidad de 2 cm. En la tabla IV.1.1 se presentan las descripciones de las 10 variantes y los códigos correspondientes asignados a cada una.

La unidad experimental consistía en una bandeja con 100 estaquillas tratadas. Cada variante tuvo 6 repeticiones dispuestos en bloques al azar. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Proporción de estaquillas muertas, %; Proporción de estaquillas vivas sin enraizar (fallidas), %; Proporción de estaquillas enraizadas, %; Cantidad de las raíces en las estaquillas enraizadas, raíces/estaquilla; Longitud total de raíces en las estaquillas enraizadas, mm/estaquilla; Longitud de una raíz, mm; Micorrización de las raíces, %. La metodología de medición del último parámetro está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Tab. IV.1.1. Variantes del ensayo 1: Enraizamiento de las estaquillas de olivos de var. Pajarero con ayuda de GIMU

Variante de ensayo y su descripción	Código
1) CONTROL – remojo en agua durante 24 horas	1)CoAgua24h
2) ENRAIZANTE AIB 15 ml/L de agua durante 24 horas	2)E15ml24h
3) ENRAIZANTE AIB 5 ml/L de agua durante 24 horas	3)E5ml24h
4) ENRAIZANTE AIB 2 ml/L de agua durante 24 horas	4)E2ml24h
5) ENRAIZANTE AIB concentrado - inmersión y plantación inmediata	5)Eclnmed
6) GIMU concentrado - 24 horas	6)GIMUc24h
7) GIMU diluido con agua 1:1 - 24 horas	7)GIMUdil24h
8) CONTROL - inmersión en agua y plantación inmediata	8)CoAglnm
9) GIMU concentrado - inmersión y plantación inmediata	9)GIMUclnm
10) ENRAIZANTE AIB 2 ml/L de agua durante 24 horas + GIMU concentrado inmersión y plantación inmediata	10)E2+GIMUclnm

Resultados del ensayo 1

En final del ensayo las estaquillas tenían el aspecto como en la Fig. IV.1.2: unas enraizadas, otras vivas, pero sin raíces y terceras eran muertas (Tab. IV.1.2). Hemos observado mayor cantidad de estaquillas enraizadas en las variantes con enraizante sintético (Fig. IV.1.3), menor cantidad de estaquillas enraizadas en las dos variantes de CONTROL (solo agua 24 horas e inmersión en solo agua y plantación inmediata). La menor cantidad de estaquillas muertas fue en variantes tratadas con GIMU (variantes 6, 7, 10, 9), mientras que la mayor cantidad de las estaquillas muertas fue en las variantes con AIB sintético solo (3 y 2).

Tab. IV.1.2. Datos resumidos de resultados del ensayo y cálculos estadísticos

Variante	Grado de micorrización, %	Proporción de estaquillas, %			Raíces por una estaquilla enraizada	Longitud total de raíces en una estaquilla enraizada, mm	Longitud de una raíz, mm
		Muertas	Vivas sin enraizar	Enraizadas			
1)CoAgua24h	0	5,0	87,5	7,5	2,08	14,0	6,96
2)E15ml24h	0	12,7	15,0	72,3	9,40	35,8	3,88
3)E5ml24h	0	17,2	37,3	45,5	5,65	36,0	6,43
4)E2ml24h	0	6,7	59,0	34,3	3,58	31,7	9,16
5)Eclnmed	0	8,0	36,7	55,3	4,73	28,9	6,19
6)GIMUc24h	0	3,2	73,0	23,8	3,20	22,2	7,14
7)GIMUdil24h	0	4,7	74,0	21,3	2,84	24,2	8,59
8)CoAglnm	0	9,3	85,2	5,5	2,05	15,7	7,71
9)GIMUclnm	0	6,7	77,0	16,3	2,69	24,6	9,18
10)E2+GIMUclnm	0	5,5	52,5	42,0	4,13	34,6	8,45

Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
1)CoAgua24h	a	cd	a	g	g	e	cd
2)E15ml24h	a	ab	f	a	a	a	e
3)E5ml24h	a	a	e	c	b	a	cd
4)E2ml24h	a	cd	c	d	de	bc	a
5)Eclnmed	a	bcd	e	b	c	c	d
6)GIMUc24h	a	d	b	e	ef	d	bcd
7)GIMUdil24h	a	cd	b	ef	f	d	ab
8)CoAglnm	a	bc	a	g	g	e	abc
9)GIMUclnm	a	cd	b	f	fg	d	a
10)E2+GIMUclnm	a	cd	d	c	cd	ab	ab

Error estándar de media (SE Mean)							
1)CoAgua24h	0	1,1255	2,1252	1,3102	0,2469	1,1306	0,4637
2)E15ml24h	0	4,1846	1,6733	3,3233	0,5584	0,7834	0,2416
3)E5ml24h	0	2,2123	2,0923	1,8753	0,2542	0,8706	0,3206
4)E2ml24h	0	1,022	2,6708	2,4037	0,2499	2,0941	1,043
5)Eclnmed	0	1,5275	1,7256	2,9851	0,2292	0,9112	0,3287
6)GIMUc24h	0	0,8724	3,4059	3,3408	0,2381	0,8344	0,5926
7)GIMUdil24h	0	1,1738	2,4221	1,9437	0,1207	1,163	0,5546
8)CoAglnm	0	1,0541	1,8333	0,9916	0,0538	0,7201	0,494
9)GIMUclnm	0	0,7149	2,3805	2,3617	0,0772	0,6842	0,3475
10)E2+GIMUclnm	0	0,7638	1,7654	2,1602	0,147	1,2246	0,4066

Valor P	-	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005
---------	---	----------	----------	----------	----------	----------	----------

El tratamiento con solo agua (variantes 1 y 8 de CONTROL) provocó la menor cantidad de estaquillas enraizadas (Tab. IV.1.2, Fig. IV.1.4). La mayor cantidad en la variante de enraizante con 15 cc/L, estaquillas sumergidas 24 horas en la solución, a 2 cm de profundidad (variante 2). Este tratamiento con la exposición de 24 horas fue más eficaz que el tratamiento de la variante 5 con el producto sintético concentrado (sin diluir) y plantación inmediata. También la concentración de 15cc/L del producto (variante 2) fue la más eficaz en comparación con las concentraciones más bajas

de 5 y 2 cc/L (variantes 3 y 4; Fig. IV.4). En general todas variantes con enraizante han mostrado mayor grado de enraizamiento que las variantes con GIMU solo. Pero, las variantes con GIMU solo (6, 7, 9) han mostrado mayores grados de enraizamiento en comparación con CONTROLES (variantes 1 y 8). La adición de GIMU a la solución de enraizante de 2 cc/L (variante 10) permite aumentar significativamente el grado de enraizamiento comparando con la solución de enraizante solo de 2 cc/L (variante 4) (Fig. IV.1.4).



Fig. IV.1.2. Aspecto de las estaquillas al final de ensayo (21 de enero de 2011).

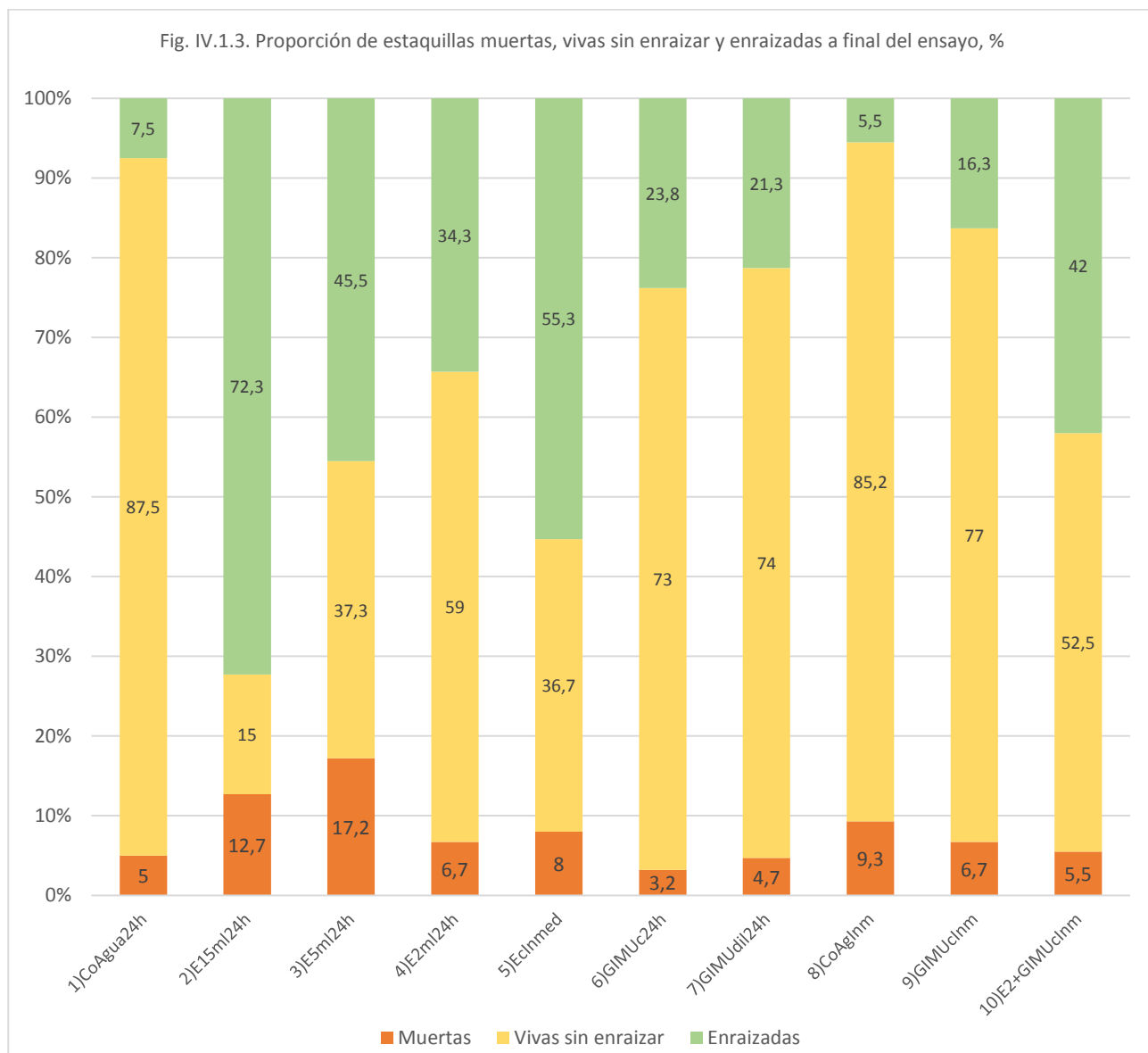


Fig. IV.1.4. Proporción de estaquillas enraizadas, %

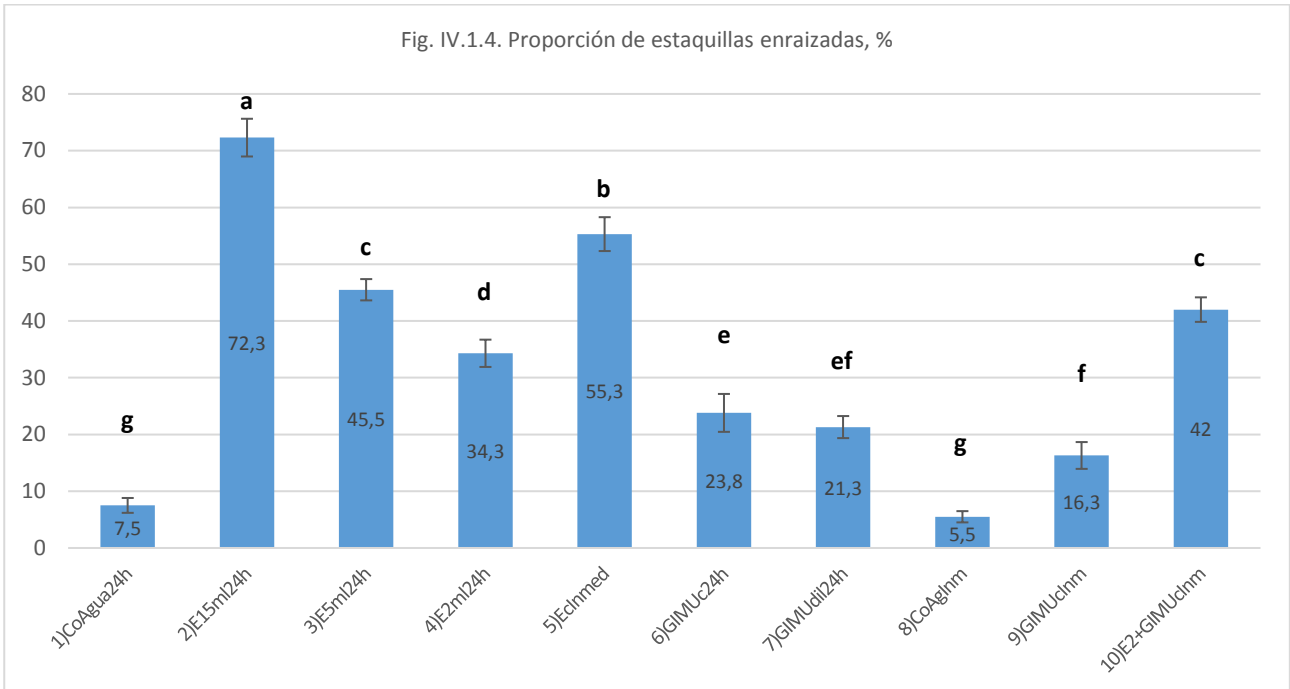


Fig. IV.1.5. Cantidad de raíces por una estaquilla enraizada

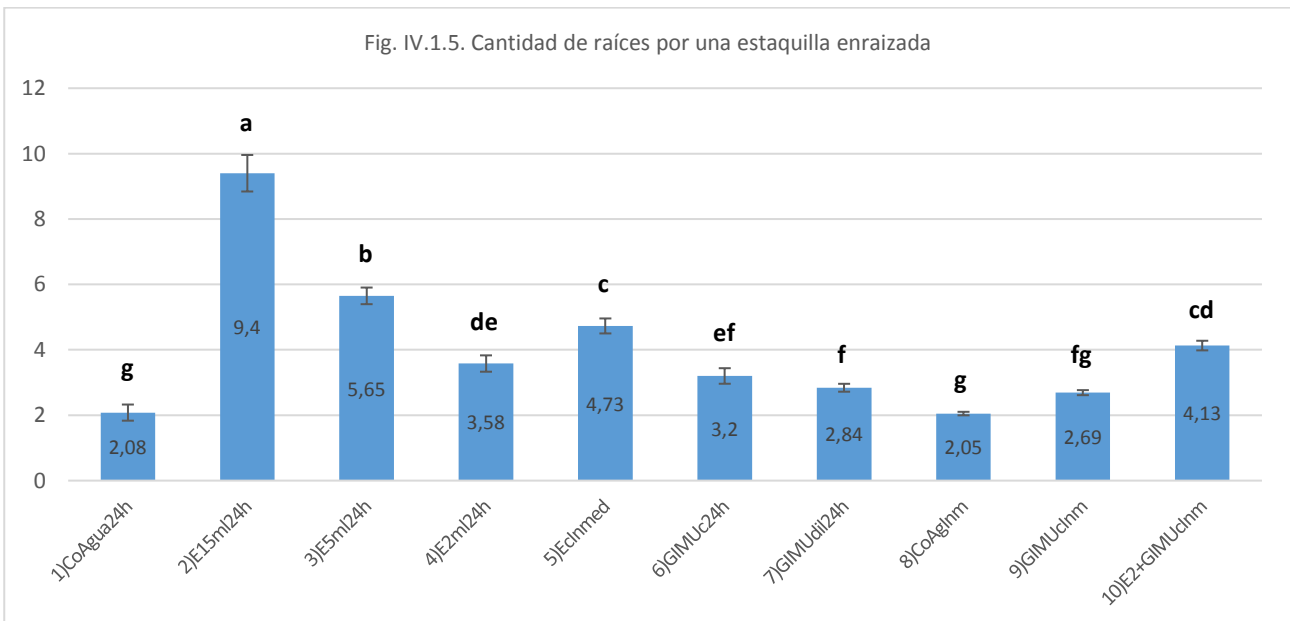
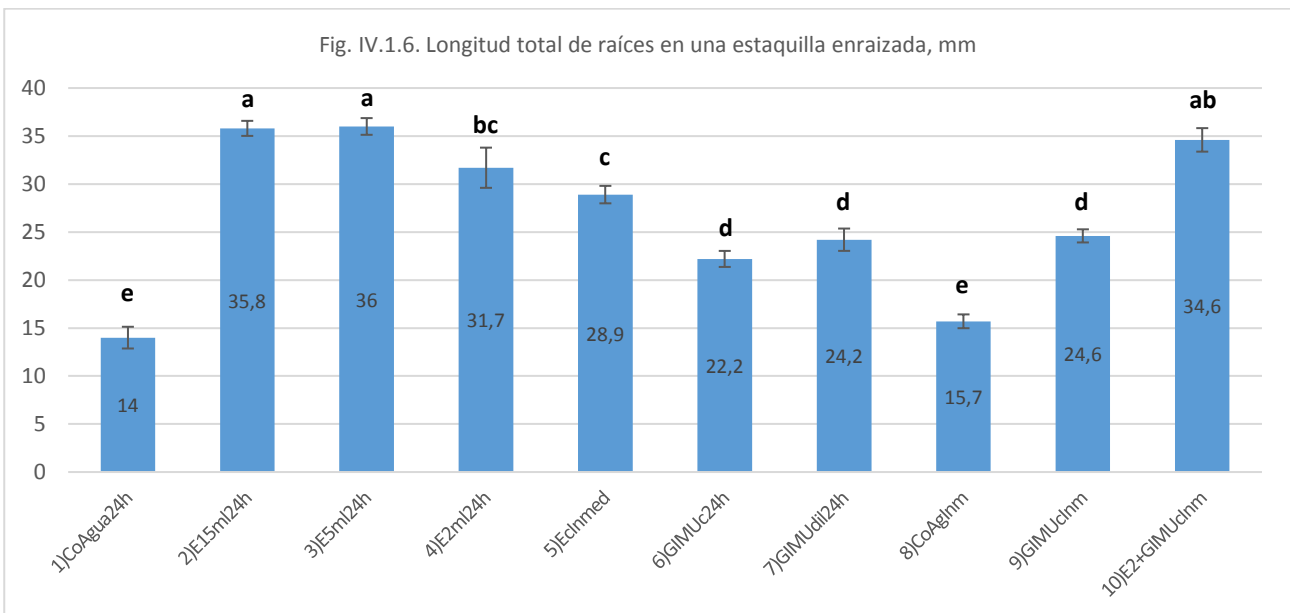


Fig. IV.1.6. Longitud total de raíces en una estaquilla enraizada, mm



La mayor cantidad de raíces en las estaquillas enraizadas fue observada en la variante con enraizante a 15 cc/L (variante 2) (Fig. IV.1.5, Tabla IV.1.2). Las variantes con GIMU (6, 7) permiten obtener mayor cantidad de raíces en comparación con CONTROL (1 y 8). La variante con GIMU concentrado (6) tiene la cantidad de raíces comparable con enraizante a 2cc/L (4). La adición de GIMU al tratamiento con AIB a 2 cc/L (variante 10) estadísticamente no tuvo diferencia con el tratamiento de AIB solo a 2 cc/L (variante 4), pero, por otro lado, estaba al mismo nivel que la variante 6 (AIB concentrado con la plantación inmediata) (Fig. IV.1.5), lo que sugiere que GIMU tiene una capacidad adicional al AIB sintético para aumentar el vigor de las estaquillas enraizadas relacionado con la cantidad de raíces emitidas.

La menor longitud total en raíces está en variantes de CONTROL (Fig. IV.1.6). Luego van las variantes con GIMU solo y luego – las variantes con enraizante. La adición de GIMU a enraizante de 2 cc/L permite subir la longitud de raíces hasta niveles de enraizante a 15 cc/L (Fig. IV.1.6), lo que sugiere que GIMU tiene una capacidad adicional al AIB sintético para aumentar el vigor de las estaquillas enraizadas relacionado con la longitud total de las raíces emitidas.

La micorrización no ha sido detectada en ninguna de las muestras tomadas (Tabla IV.1.2).

Ensayo 2. Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Arbequina en las mesas de nebulización, producción convencional

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia de los diferentes tratamientos de enraizante sintético AIB en polvo (0,4%) y GIMU en la intensidad de enraizamiento de las estaquillas de olivo de variedad Arbequina. Este ensayo era, en cierta manera, una especie del desarrollo de ensayo 1, acercando las condiciones a más industrializadas y acercadas a la producción industrial.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en provincia de Córdoba, España, en un invernadero con las mesas de nebulización con la humedad relativa por encima de 90% y temperaturas entre 20-30°C durante 3 meses (desde mitad de septiembre hasta mitad de diciembre). Para el ensayo se utilizaron las estaquillas de olivo de la variedad Arbequina recortadas de los árboles-madres, ramas jóvenes, menores de un año, con longitud de unos 12-15 cm dejando un par de hojas en el tope de la estaquilla. Estas estaquillas, después de tratamientos, se introdujeron en las bandejas con unos pequeños recipientes llenos de turba (alveolos o “coquitos”) de 6cm de alto y 2,5 cm de diámetro. Fecha de inicio del ensayo (tratamiento y plantación): 15/9/2016. Fecha de recogida de los datos: 13/12/2016 (89 días después de plantación)

Las variantes de ensayo eran los tratamientos con un enraizante sintético sólido en forma de polvo a base del ácido indol-3-butírico (AIB) (0,4% p/p) y con el gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) de última generación (MYCOGEL®) a dos concentraciones, aplicados solos y en combinación de un producto con otro. También hubo un CONTROL 0 con aplicación de solo agua. Las estaquillas se sumergían en los productos o en agua a una profundidad de 2 cm. En la tabla IV.2.1 se presentan las descripciones de las 6 variantes y los códigos correspondientes asignados a cada una.

Tab. IV.2.1. Variantes del ensayo 2: Enraizamiento de las estaquillas de olivos de var. Arbequina con ayuda de GIMU

Variante	Descripción de tratamientos
1) AIB solo	Las estaquillas han sido sumergidas en el polvo de enraizante a 2 cm y luego ligeramente sacudidas
2) GIMU solo	Las estaquillas han sido sumergidas en GIMU a 2 cm de profundidad
3) AIB + GIMU	Las estaquillas se sumergen en el polvo de enraizante, se sacuden, y luego se sumergen en GIMU
4) GIMU diluido (2:1)	2 partes de GIMU, 1 parte de agua. Las estaquillas se sumergen a 2 cm
5) AIB + GIMU diluido	Las estaquillas se sumergen en el polvo de enraizante, se sacuden, y luego se sumergen en GIMU diluido
6) CONTROL 0 (solo agua)	Las estaquillas se sumergen en agua a 2 cm

La unidad experimental consistía en una bandeja con 204 estaquillas tratadas insertadas en los “coquitos” de turba. Cada variante tuvo 4 repeticiones dispuestos en bloques al azar. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Proporción de estaquillas vivas con raíces, vivas sin raíces, muertas, %; Cantidad de estaquillas tratables con 1L de GIMU (concentrado y en dilución 2:1); Cantidad de estaquillas enraizadas después de aplicar tratamientos en 45.000 estaquillas, unidades; Valor de estaquillas enraizadas (precio 0,15€/plántula), €; Puntas de raíces por una plántula (estaquilla) enraizada, unidades; Cantidad de brotes por todas plántulas enraizadas, unidades/plántula; Proporción de plántulas enraizadas con brotes, %; Cantidad de raíces por una plántula CON BROTES, unidades; Micorrización de las raíces, %. La metodología de medición del último parámetro está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.



Fig. IV.2.1. Aspecto de estaquillas, bandeja y productos aplicados en el ensayo.

Resultados del ensayo 2

El ensayo 2 ha demostrado que la mayor cantidad de estaquillas (plántulas) enraizadas (Fig. IV.2.3) está en la variante 5) *AIB+GIMU diluido* seguida por la variante 3) *AIB+GIMU*, luego por variante 1) *AIB solo*, variante 2) *GIMU solo*, variante 4) *GIMU diluido* y la menor cantidad está en la variante 6) *CONTROL 0* (Tab. IV.2.2, Fig. IV.2.2; Fig. IV.2.4). La menor cantidad de estaquillas muertas está en la variante 4) *GIMU diluido*, seguida por la variante 2) *GIMU solo*, luego por variante 6) *CONTROL*, 5) *AIB + GIMU diluido*, 3) *AIB+GIMU* y la mayor cantidad de estaquillas muertas está en la variante 1) *AIB solo*.

Para el parámetro de la proporción de las estaquillas enraizadas el efecto de *GIMU diluido* estadísticamente no es diferente de *GIMU solo (concentrado)* (variante 4 frente a variante 2) (Tab. IV.2.2, Fig. IV.2.4). El efecto de *GIMU diluido con AIB* estadísticamente no es diferente de *GIMU (concentrado) con AIB* (variante 5 frente a variante 3).

En las gráficas de Fig. IV.2.2, Fig. IV.2.4 y Fig. IV.2.6 vemos que *AIB solo* permite obtener una gran cantidad de estaquillas enraizadas, pero también una proporción elevada de estaquillas muertas en comparación con variantes con *GIMU* y de *CONTROL 0*. La aplicación de *GIMU* provoca niveles de enraizamiento mayores que en *CONTROL*, pero menores que en *AIB solo*. También *GIMU* reduce la cantidad de estaquillas muertas. La adición de *GIMU* al tratamiento con *AIB* permite subir la cantidad de estaquillas enraizadas frente a *AIB solo* (Fig. IV.2.4) y reducir la cantidad de estaquillas muertas (Fig. IV.2.6) y estaquillas vivas sin enraizar (Fig. IV.2.5).

La menor cantidad de estaquillas vivas sin raíces (con falta de vigor) está en las variantes 5, 3 y 1, la mayor – en la variante de *CONTROL* (Fig. IV.2.5), los tratamientos con *GIMU solo* dan valores intermedios. Estos datos demuestran que la aplicación de *AIB* provoca la reducción muy significativa de estaquillas vivas con falta de vigor. *GIMU* también reduce la proporción de este tipo de estaquillas frente a *CONTROL*, aunque en menor grado que *AIB*.

Tab. IV.2.2. Proporción de estaquillas muertas, vivas sin enraizar y enraizadas a final del ensayo, %

Variante	Proporción de estaquillas, %			Cantidad de estaquillas enraizadas después de aplicar tratamientos en 45.000 estaquillas, unidades	Valor de estaquillas enraizadas (precio 0,15 €/plántula), €	Cantidad de puntas de raíces por una plántula enraizada, unidades	Cantidad de brotes por todas plántulas enraizadas, unidades/plántula (MEDIA total)	Proporción de plántulas enraizadas con brotes, %	Cantidad de raíces por una plántula CON BROTES, unidades
	MUERTAS (SECAS)	VIVAS SIN RAÍCES (falta de vigor)	ENRAIZADAS						
1) AIB solo	5,39	3,43	91,18	41029	6154	11,47	0,42	35,5	11,48
2) GIMU solo	1,35	13,73	84,92	38215	5732	7,21	0,39	29,5	9,22
3) AIB + GIMU	3,31	2,45	94,49	42519	6378	11,79	0,76	51,0	11,91
4) GIMU diluido	1,10	18,88	80,02	36010	5402	8,45	0,41	33,0	10,81
5) AIB + GIMU diluido	1,72	1,84	96,45	43401	6510	11,11	0,72	57,0	11,93
6) CONTROL 0 (solo agua)	1,59	27,33	71,08	31986	4798	7,18	0,22	19,5	8,91
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
1) AIB solo	a	d	b	b	b	a	ab	abc	ab
2) GIMU solo	b	c	c	c	c	b	ab	bc	b
3) AIB + GIMU	ab	d	ab	ab	ab	a	a	ab	a
4) GIMU diluido	b	b	c	c	c	b	ab	abc	ab
5) AIB + GIMU diluido	b	d	a	a	a	a	a	a	a
6) CONTROL 0 (solo agua)	b	a	d	d	d	b	b	c	b
Error estándar de media (SE Mean)									
1) AIB solo	2,4088	1,0585	2,5568	1150,6	172,58	0,867	0,1431	11,442	0,8647
2) GIMU solo	0,5789	0,9405	0,6747	303,55	45,437	0,7266	0,1453	7,0415	0,4918
3) AIB + GIMU	1,1205	0,98	1,0656	479,53	72,003	0,712	0,2696	11,676	0,8094
4) GIMU diluido	0,4184	2,2676	2,3189	1043,4	156,64	0,8687	0,0412	4,1231	0,8386
5) AIB + GIMU diluido	0,9902	0,7316	1,2867	579,04	86,888	0,9514	0,1457	9,2916	1,3009
6) CONTROL 0 (solo agua)	0,6125	3,4554	2,8642	1288,9	193,35	0,7559	0,0096	1,7078	1,0876
Valor P	0,0665	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	0,0014	0,1607	0,051	0,1007

La mayor cantidad de estaquillas muertas está en la variante 1) *AIB solo*, seguida por la variante 3) *AIB+GIMU* y luego por otras cuatro variantes siendo la más baja en la variante 4) *GIMU diluido* (Fig. IV.2.6). Estos datos demuestran que *AIB solo* tiene un efecto significativo en la producción de estaquillas muertas. La adición de *GIMU* al tratamiento con *AIB* permite suavizar este efecto negativo obteniendo menor cantidad de estaquillas muertas y mostrando un efecto de equilibrio para la fisiología de las estaquillas aumentando su supervivencia durante la fase de enraizamiento.

Estos datos sugieren que *GIMU* posee unas propiedades bioestimulantes y de equilibrio fisiológico en las estaquillas del olivo tanto en comparación con *AIB solo* como con *CONTROL 0* (Tab. IV.2.2, Fig. IV.2.2, Fig. IV.2.4, Fig. IV.2.5, Fig. IV.2.6)

Fig. IV.2.2. Proporción de estaquillas muertas, vivas sin enraizar y enraizadas a final del ensayo, %

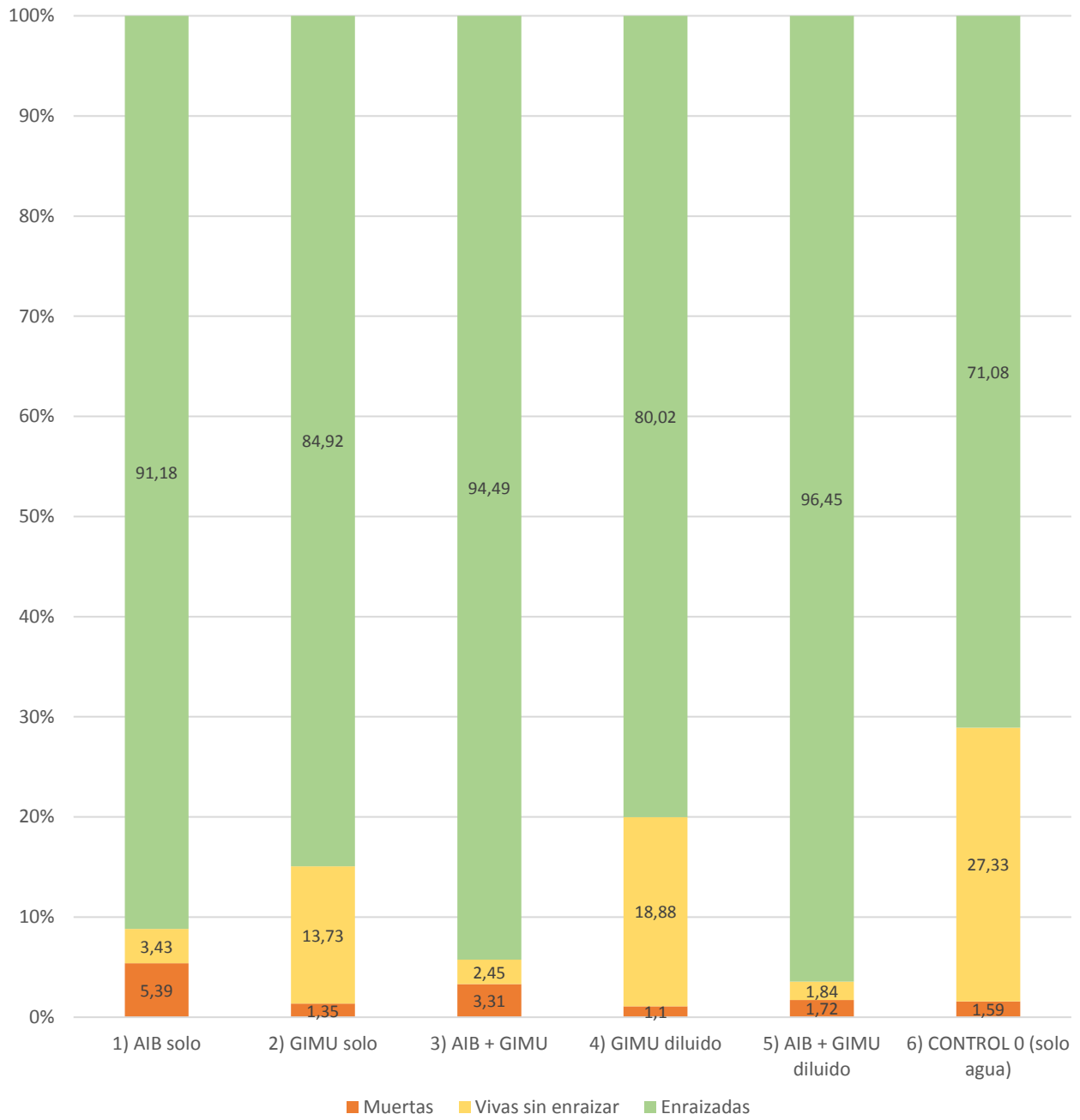
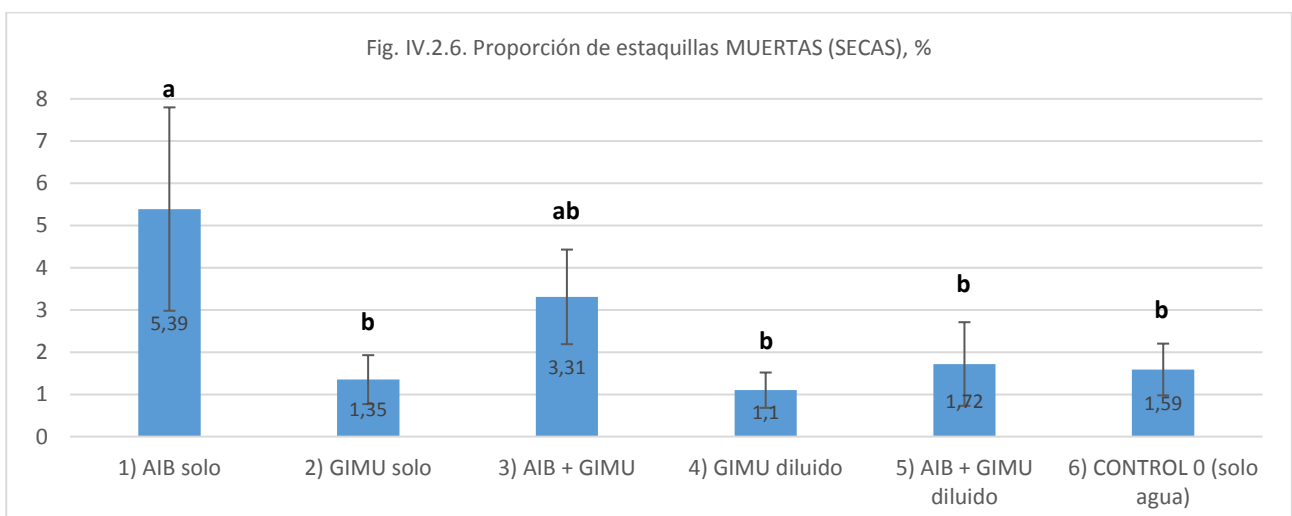
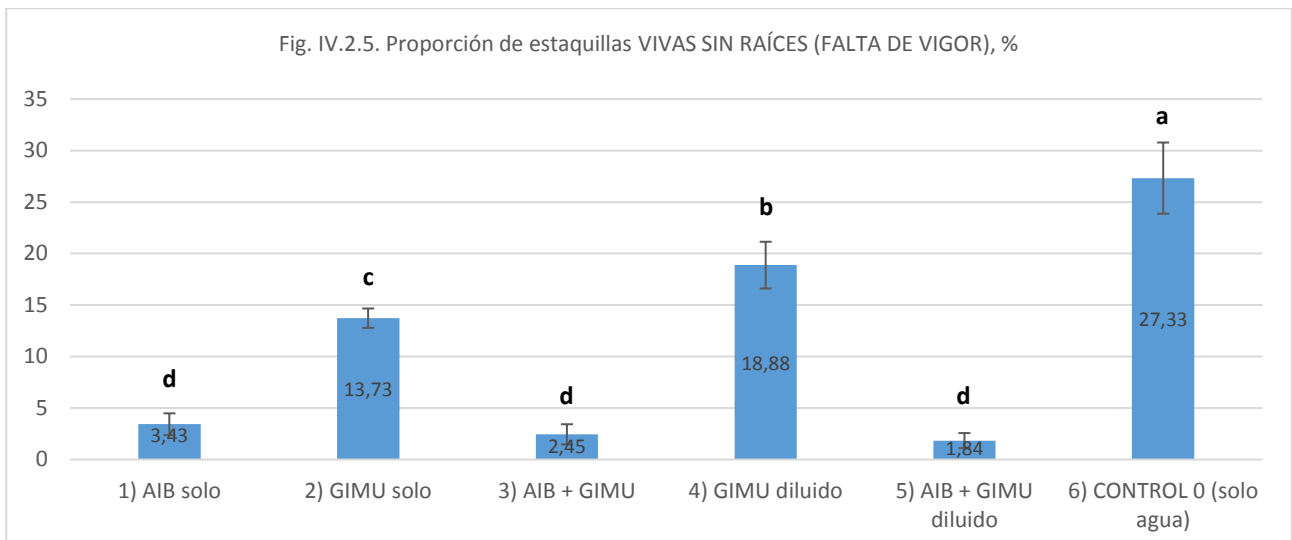
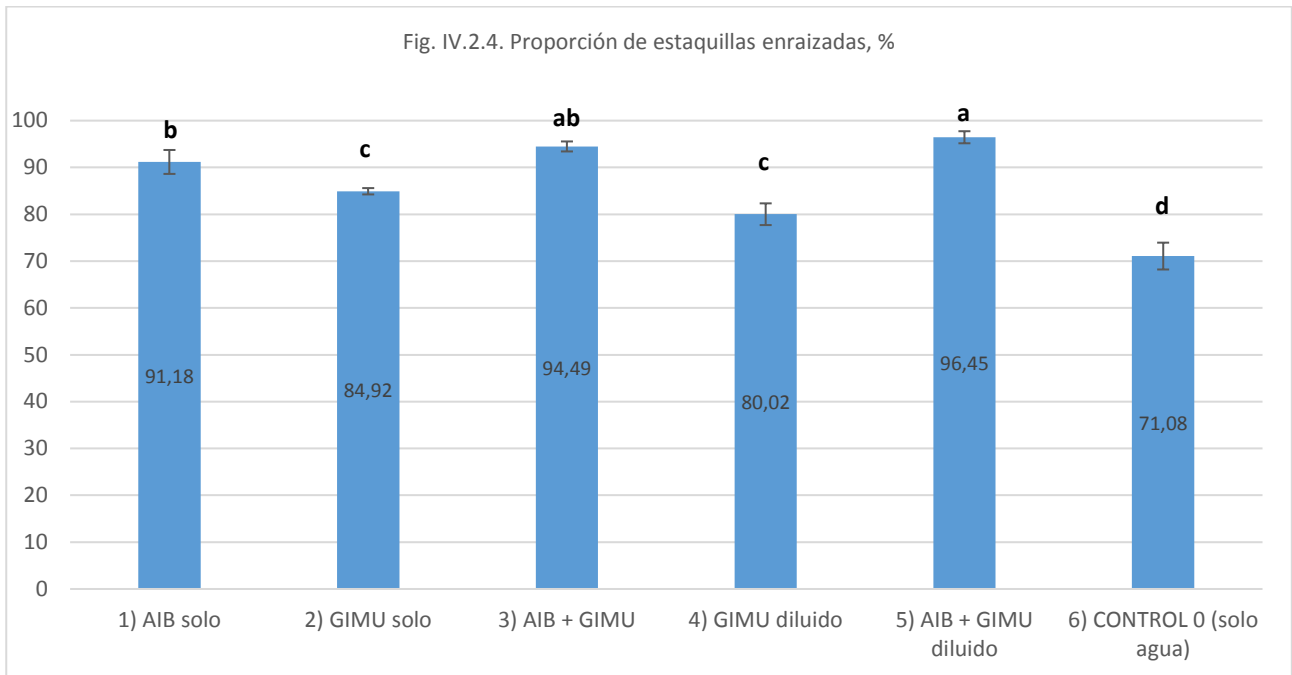
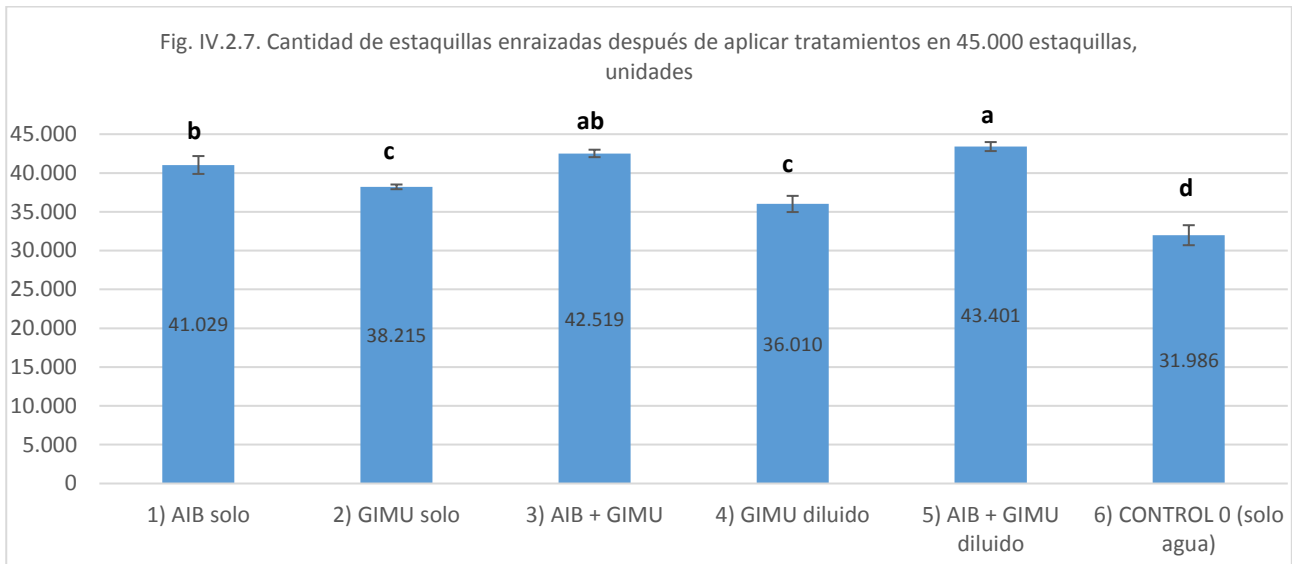


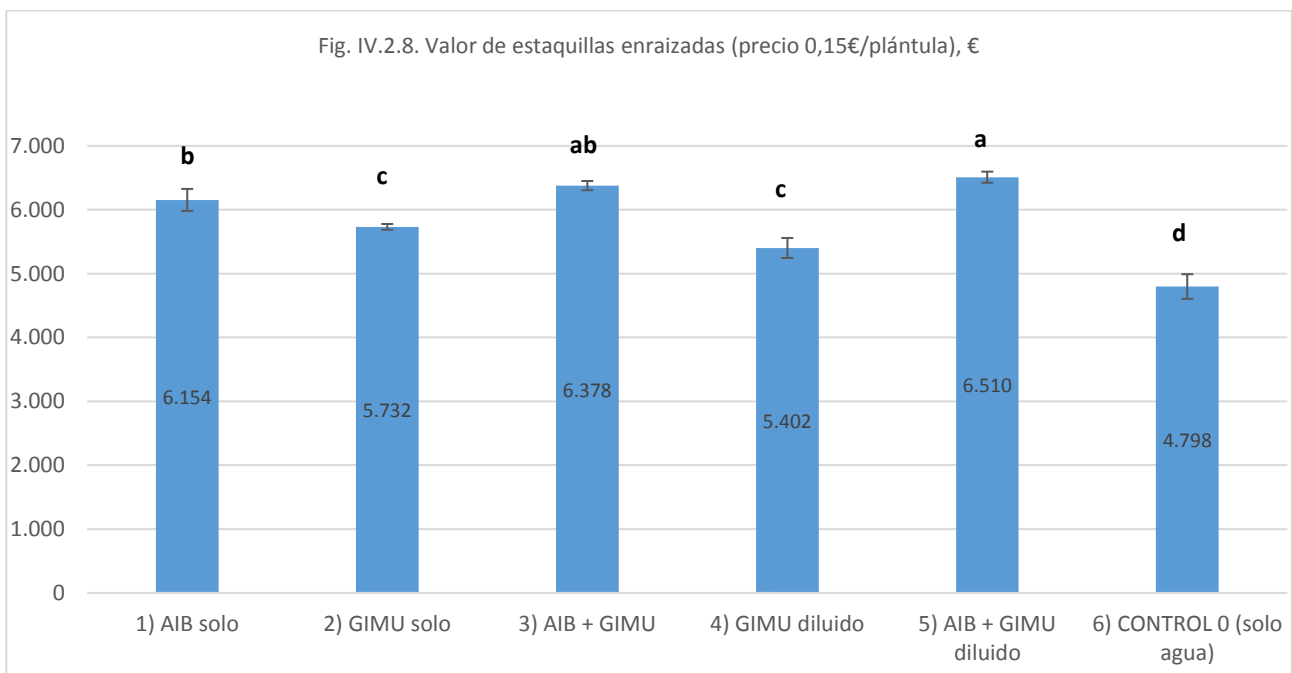
Fig. IV.2.3. Aspecto de las plántulas (estaquillas enraizadas)



La mayor cantidad de estaquillas enraizadas después de aplicar tratamientos en 45.000 estaquillas (Fig. IV.2.7) está en la variante 5) *AIB+GIMU diluido* y supera en 2372 estaquillas la variante 1 de *AIB solo* o en 5,8%. La cantidad de 45.000 estaquillas fue probada que puede ser tratada por 1L de GIMU en la dilución 2:1 con agua (1L de GIMU diluido en 0,5L de agua). Con 1L GIMU concentrado sin dilución solo se pueden tratar 23.000 estaquillas, por lo que la búsqueda de la dilución óptima para GIMU podría ser una opción económicamente más viable.



En el caso de venta de las estaquillas enraizadas el mayor valor sería obtenido en la variante 5) *AIB+GIMU diluido* que supera en 356€ a la variante 1) *AIB solo* o en 5,8% y hace la aplicación de GIMU rentable para el vivero (Fig. IV.2.8, Tab. IV.2.2). Estos datos han sido obtenidos con los precios de las plántulas a 0,15€. Si las plántulas pasan el proceso de endurecimiento y crecimiento hasta 1 m de altura su valor puede aumentar hasta 4€/plantón aumentando también los beneficios del vivero (los precios han sido tomados en un vivero particular y pueden variar de un vivero para otro, también de un año para otro).



Las variantes con AIB han mostrado mayor efecto en la producción de las raíces (Fig. IV.2.9), GIMU no tuvo efecto estadísticamente significativo sobre la cantidad de raíces en comparación con CONTROL.

La menor cantidad de brotes se observa en la variante 6) CONTROL y la mayor cantidad en variantes 3) AIB+MYCOEL y 5) AIB+GIMU diluido (Fig. IV.2.10). La adición de GIMU al tratamiento con AIB (variantes 3 y 5) provoca un fuerte aumento de la cantidad de brotes frente a *AIB solo* (variante 1) y todavía mayor aumento frente a CONTROL 0 (variante 6) (Fig. IV.2.10).

La menor proporción de plántulas enraizadas con brotes se observa en la variante 6) CONTROL y la mayor proporción en variante 5) AIB+GIMU diluido (Fig. IV.2.11). La adición de GIMU al tratamiento con AIB (variantes 5 y 3 frente variante 1) provoca un fuerte aumento de las plantas enraizadas con brotes (Fig. IV.2.10, Fig. IV.2.11). Esto demuestra la capacidad de GIMU a potenciar el efecto de AIB para producir mayor cantidad de brotes aumentando así el vigor de las plantas.

Fig. IV.2.9. Puntas de raíces por una plántula enraizada, unidades

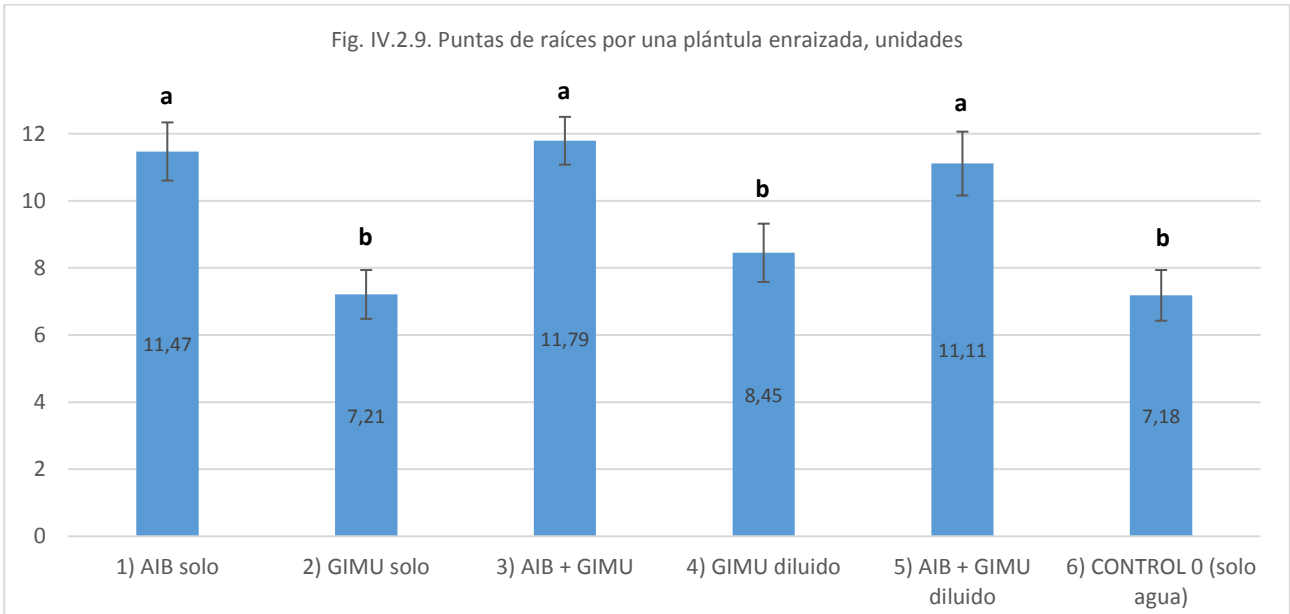


Fig. IV.2.10. Cantidad de brotes por todas plántulas enraizadas, unidades/plántula

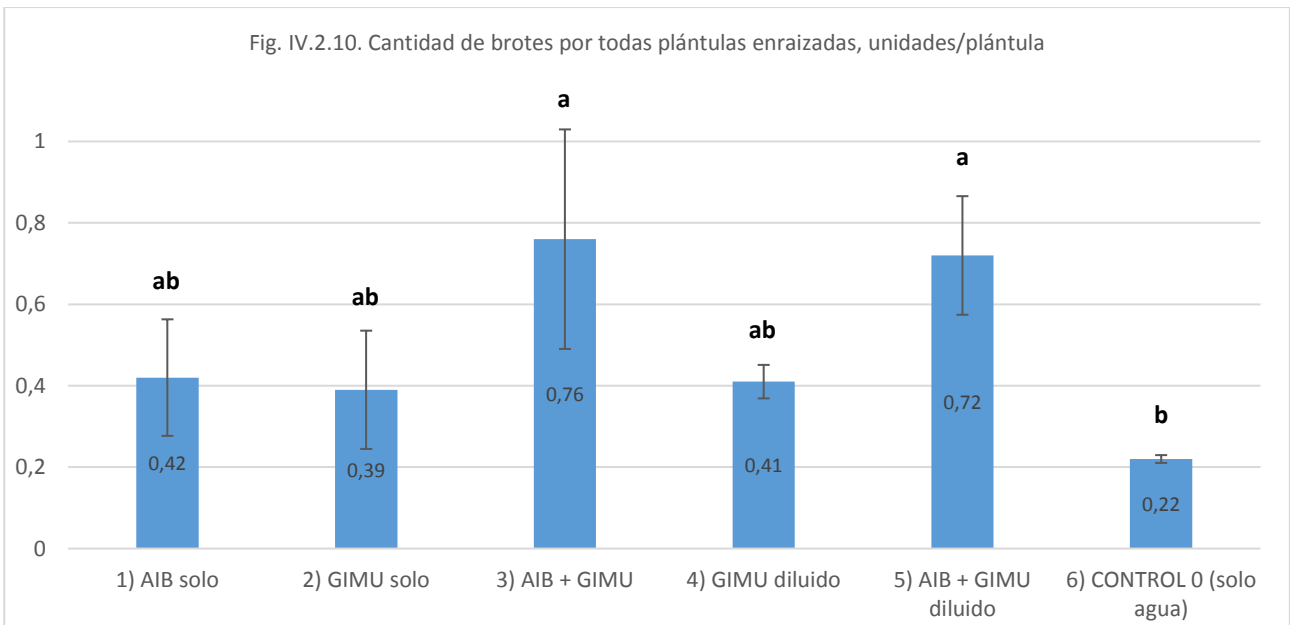
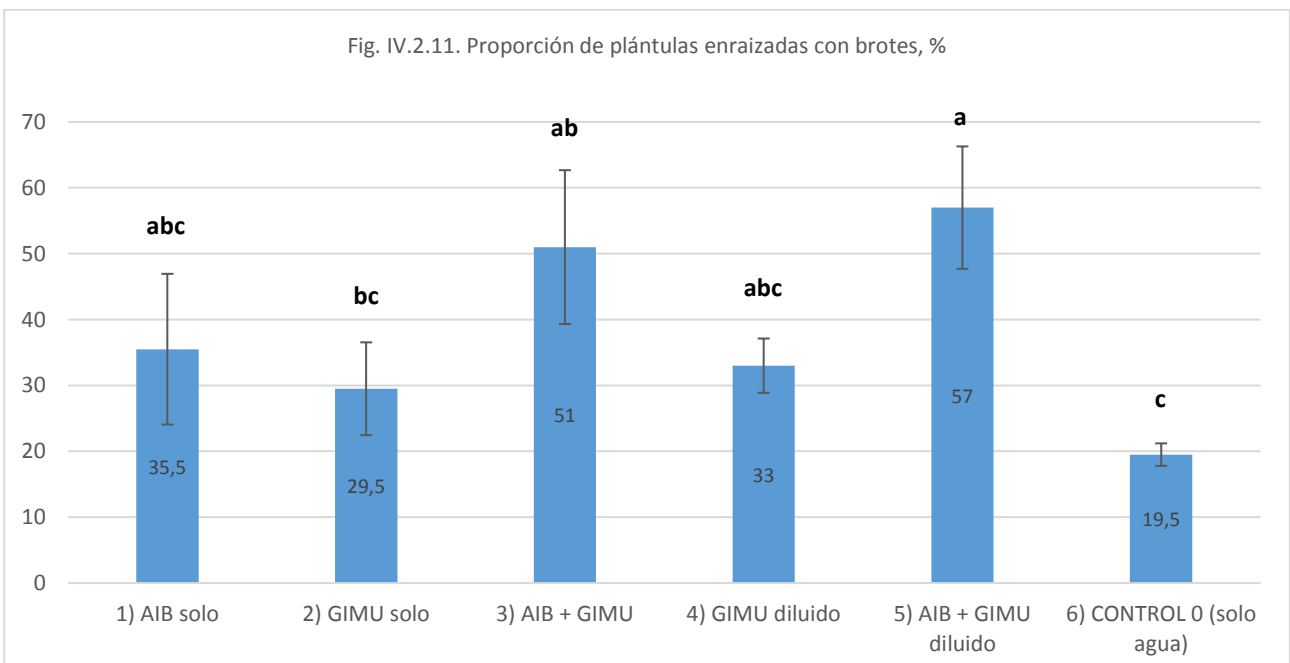


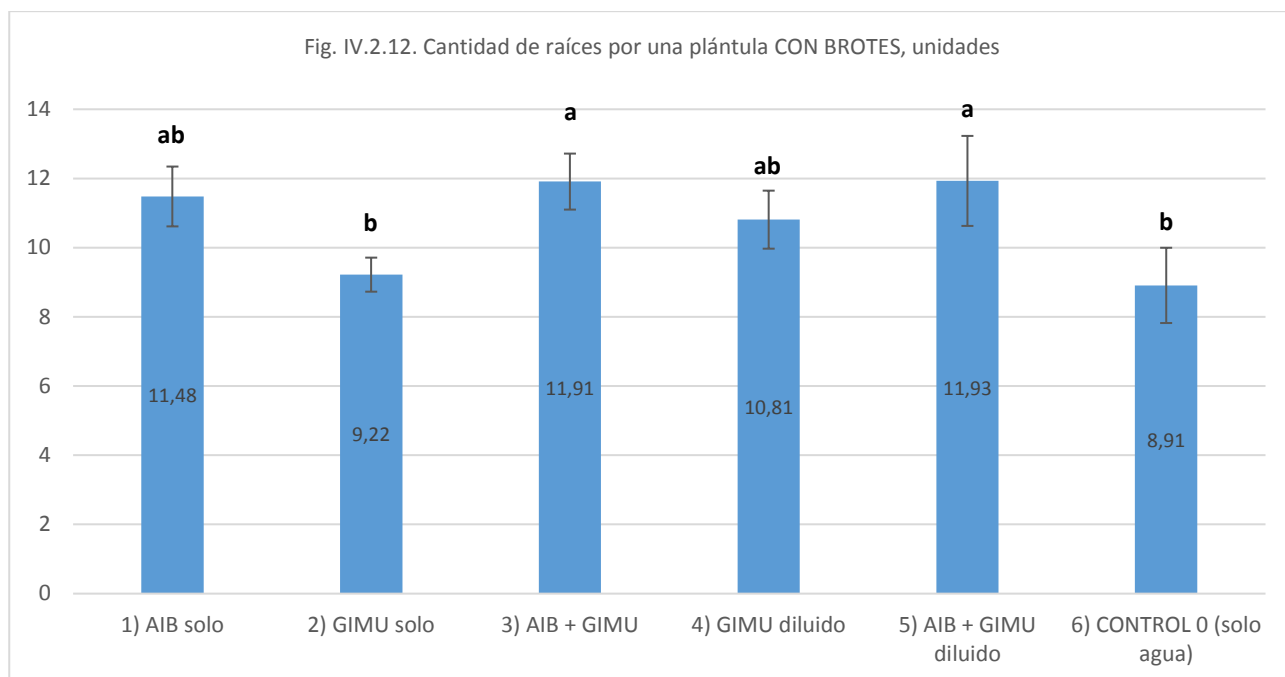
Fig. IV.2.11. Proporción de plántulas enraizadas con brotes, %



La menor cantidad de raíces por una plántula con brotes se observa en la variante 6) CONTROL y la mayor cantidad en las variantes 5) AIB+GIMU diluido y 3) AIB+GIMU (Fig. IV.2.12). La adición de GIMU al tratamiento con AIB

provoca un aumento de la cantidad de raíces en las plántulas con brotes frente a CONTROL y otros tratamientos, haciendo las plantas más vigorosas.

La micorrización de raíces en todas variantes del ensayo 2 fue nula.



IV.I.I.II. Endurecimiento de las plántulas de olivo

Ensayo 3. Comportamiento de estaquillas enraizadas y plantadas en varias mezclas de sustratos, tratadas con el GIMU para producir plantones de olivo de var. Pajarero, producción convencional

Objetivo del ensayo 3

Este experimento pretende determinar cómo se comportan las estaquillas enraizadas en la fase de endurecimiento (olivo var. Pajarero) cuando se las replantan un sustrato que contiene el compost (basado en gallinaza, orujo de aceitunas de olivo y paja de cereales) y perlita, y también en otro sustrato profesional (basado en la mezcla de turba, fibra de coco, perlita y abonos, "PEATMOSS"), en combinación con la micorriza arbuscular (GIMU), para ver si estos tratamientos ayudan en el desarrollo vegetativo de los plantones de olivo en dichos sustratos.

También, como parte adicional, se comprobará la actuación de micorriza arbuscular respecto a las estaquillas con diferente vigor inicial de sistema radicular (raíces cortas – menos de 1 cm de longitud, y raíces largas – más de 2 cm de longitud).

El objetivo general del ensayo 3 es:

- buscar la posibilidad de aplicación de compost procedente de gallinaza y alperujo en el proceso de producción de los plantones de olivos;
- comprobar el efecto de la micorriza arbuscular (GIMU) en la producción de plantones de los olivos a partir de las estaquillas enraizadas.

Materiales y métodos

El ensayo 3 se realizó en el municipio de Guadalcazar, provincia de Córdoba, España, en un vivero con las estaquillas enraizadas de olivo de la variedad Pajarero para endurecerlos y producir los plantones. La plantas crecieron en un espacio abierto, al aire libre, regadas con los microaspersores con solo agua según las necesidades hídricas (Fig. IV.3.1). Para el ensayo se utilizaron las macetas cuadradas negras de 0,5L de volumen colocadas dentro de las bandejas de 36 macetas. Fecha del inicio de ensayo (trasplante y tratamientos): 20/4/2011. Fecha de la finalización del ensayo (última medición de vigor de los plantones): 10/8/2011, 112 días después del trasplante (DDT). Conforme que aparecían los brotes en los plantones – se dejó solo el brote más vigoroso eliminando el resto para formar un plantón de olivo adaptado al trasplante en campo.



Fig. IV.3.1. Aspecto de las plantas de ensayo el día 11 de junio de 2011 (52 días desde inicio del ensayo)

Las variantes del ensayo 3 eran las combinaciones de dos tipos diferentes de sustratos, dos tipos de vigor de las estaquillas enraizadas de olivo y la aplicación o no de GIMU, en total 6 variantes (Tabla IV.3.1). Dosis de aplicación de GIMU: 0,05 cc/plántula (1L por 20.000 plántulas) diluido en 20 cc de agua.

Tab. IV.3.1. Variantes del ensayo 3: Comportamiento de estaquillas enraizadas y plantadas en varias mezclas de sustratos, tratadas con GIMU para producir plantones de olivo de var. Pajarero, producción convencional

Variante	Descripción
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	1) Mezcla de sustratos (v/v): 20% compost, 80% perlita – RAÍCES ABUNDANTES de más de 2 cm de longitud
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	2) Variante 1 + GIMU, 0,05 cc/plántula diluido en 20 cc de agua
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	3) Mezcla de sustratos PEATMOSS (40% turba rubia, 30% fibra de coco, 15% sustrato, 15 perlita, osmocote) (variante de TESTIGO o CONTROL) – RAÍCES ABUNDANTES de más de 2 cm de longitud
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	4) Variante 3 + GIMU, 0,05 cc/plántula diluido en 20 cc de agua
5) PEATMOSS; raíces cortas	5) Mezcla de sustratos PEATMOSS – POCAS RAÍCES de menos de 1 cm de longitud
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	6) Variante 5 + GIMU, 0,05 cc/plántula diluido en 20 cc de agua

La unidad experimental consistía en una bandeja con 36 macetas de 0,5L con las estaquillas enraizadas de olivo trasplantadas en dos tipos de sustratos. Cada variante tuvo 6 repeticiones dispuestos en bloques al azar. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo "III. Materiales y métodos generales".

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Proporción de las plantas con rebrotes, sin rebrotes y muertas (al final de ensayo y en dinámica por fechas (20/04/2011 – ODDT; 04/05/2011 – 14DDT; 18/05/2011 – 18DDT; 01/06/2011 – 42DDT; 15/06/2011 – 56DDT; 29/06/2011 – 70DDT; 13/07/2011 – 84DDT; 10/08/2011 – 112DDT), %; Cantidad de hojas por planta (en dinámica); Valor de los plantones producidos a partir de 20.000 plántulas (estaquillas enraizadas) iniciales (precio 1,00€/plantón), €; Altura de las plantas (en dinámica), cm; Micorrización de las raíces, %. La metodología de medición del último parámetro está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Resultados del ensayo 3

El ensayo 3 demostró que la menor proporción de plantas con brotes se observó en la variante 1) con compost sin GIMU plántulas con raíces largas, seguida por variante 2) GIMU con compost, luego por variantes 5, 6, 3 y terminando con mayor proporción en la variante 4) GIMU en sustrato profesional con plántulas de raíces largas (Tab. IV.3.2, Fig. IV.3.2, Fig. IV.3.3).

La mejor opción para cultivar los plantones de olivos en vivero es la de variante 4) GIMU en sustrato profesional con plántulas de raíces largas. La combinación de sustrato profesional con GIMU en las plántulas vigorosas permite en 1 mes llegar a 80% de plantas con brotes y en dos meses a 91% teniendo en cuenta las condiciones adversas de desarrollo de los plantones – ausencia de sombra y de fertilización. Al final de ensayo este tratamiento con GIMU (variante 4) ha superado en 10% el mismo tratamiento, pero sin GIMU (variante 3) (Tab. IV.3.2, Fig. IV.3.2, Fig. IV.3.3).

Estos resultados demuestran que la mezcla de compost con perlita no es adecuada para el desarrollo de los plantones de olivos – está muy por debajo del sustrato profesional en la eficacia de producción de brotes.

Las plántulas con mayor vigor de raíces (variantes 3 y 4) son capaces de producir más brotes que las plántulas con menor vigor de raíces (variantes 5 y 6) (Tab. IV.3.2, Fig. IV.3.2, Fig. IV.3.3). Por lo tanto, es de suma importancia que en la fase de enraizamiento se produzcan las raíces con mayor vigor (longitud y cantidad).

En todas pares de la ausencia y presencia de GIMU (variantes 1-2, 3-4, 5-6) las variantes con GIMU han mostrado mayor proporción de plantones con brotes (Tab. IV.3.2, Fig. IV.3.2, Fig. IV.3.3). Esto demuestra el poder bioestimulante de GIMU sobre el desarrollo de los plantones de olivo de variedad Pajarero.

Tab. IV.3.2. Dinámica de la proporción de las plantas con brotes, %

Variante	20abr 0 DDT*	4may 14 DDT	18may 28 DDT	1jun 42 DDT	15jun 56 DDT	29jun 70 DDT	13jul 84 DDT	10ago 112 DDT
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0,0	7,9	22,2	30,6	37,5	40,7	44,9	49,1
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0,0	17,6	39,8	50,9	54,2	57,4	60,2	61,6
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	39,4	78,7	82,4	83,3	83,3	83,3	82,9
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	43,1	80,1	88,9	91,2	91,2	91,2	91,2
5) PEATMOSS; raíces cortas	0,0	6,9	19,9	49,5	58,3	63,0	66,2	67,6
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0,0	6,5	28,7	54,6	68,1	71,8	75,5	75,5
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	a	c	cd	c	d	d	e	e
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	a	b	b	b	c	c	d	d
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	a	a	a	a	a	ab	ab
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	a	a	a	a	a	a	a
5) PEATMOSS; raíces cortas	a	c	d	b	c	bc	cd	cd
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	a	c	c	b	b	b	bc	bc
Variante	Error estándar de media (SE Mean)							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0	1,6632	2,0312	2,6844	1,1989	2,3322	3,1554	2,7564
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0	1,5458	2,2201	2,5597	3,0321	4,4055	4,0393	4,6649
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	1,6725	1,9816	2,1093	2,3783	2,3783	2,3783	2,7258
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	3,272	3,3137	2,77	2,0781	2,0781	2,0781	2,0781
5) PEATMOSS; raíces cortas	0	1,38	3,6819	4,025	3,2849	3,7083	3,7522	2,7373
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0	1,1622	1,9941	2,227	3,9101	3,4807	2,8189	2,8189
Valor P	sc**	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005

*DDT – días después del trasplante; **sc – sin cálculo

Fig. IV.3.2. Dinámica de la proporción de las plantas con brotes, %

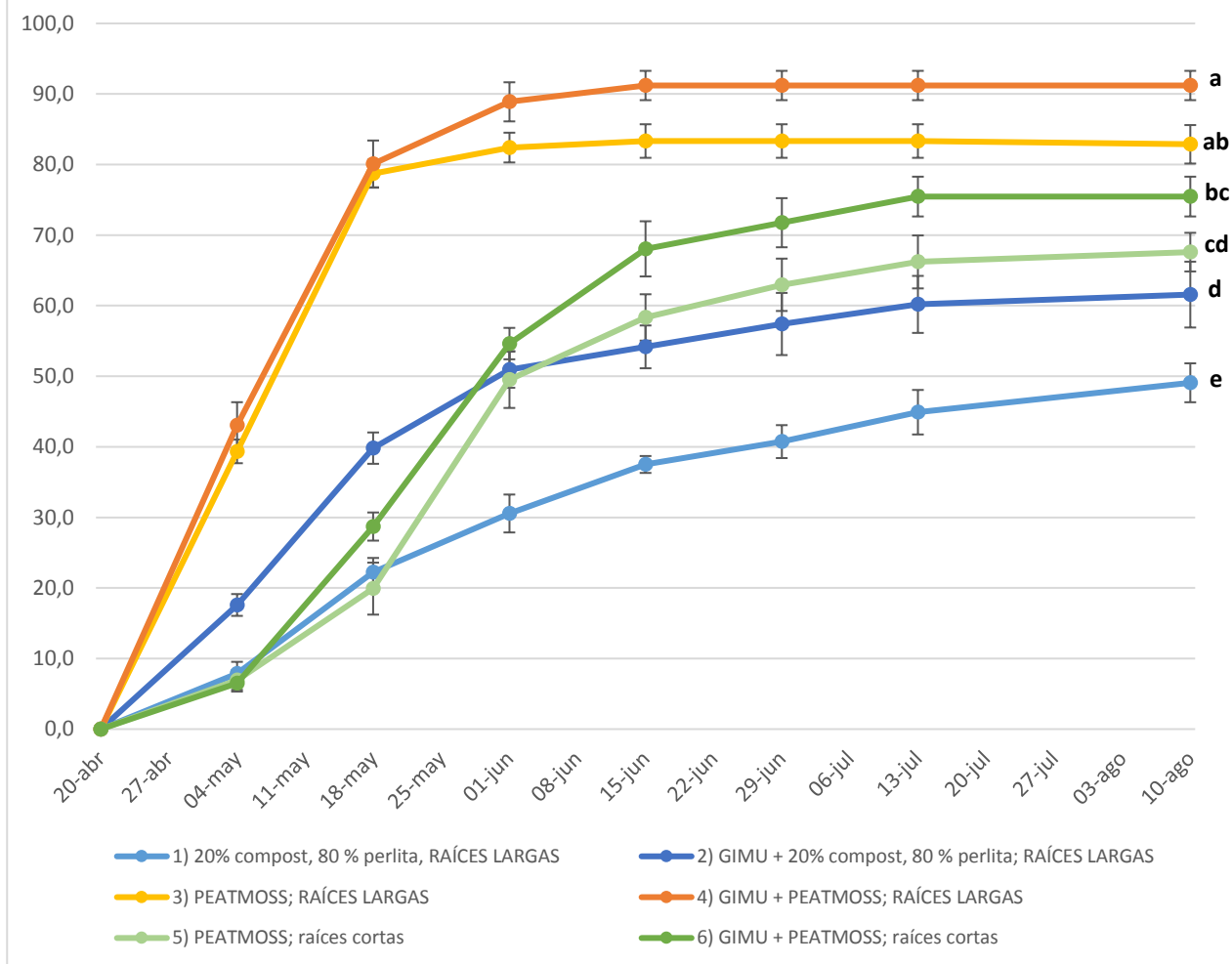
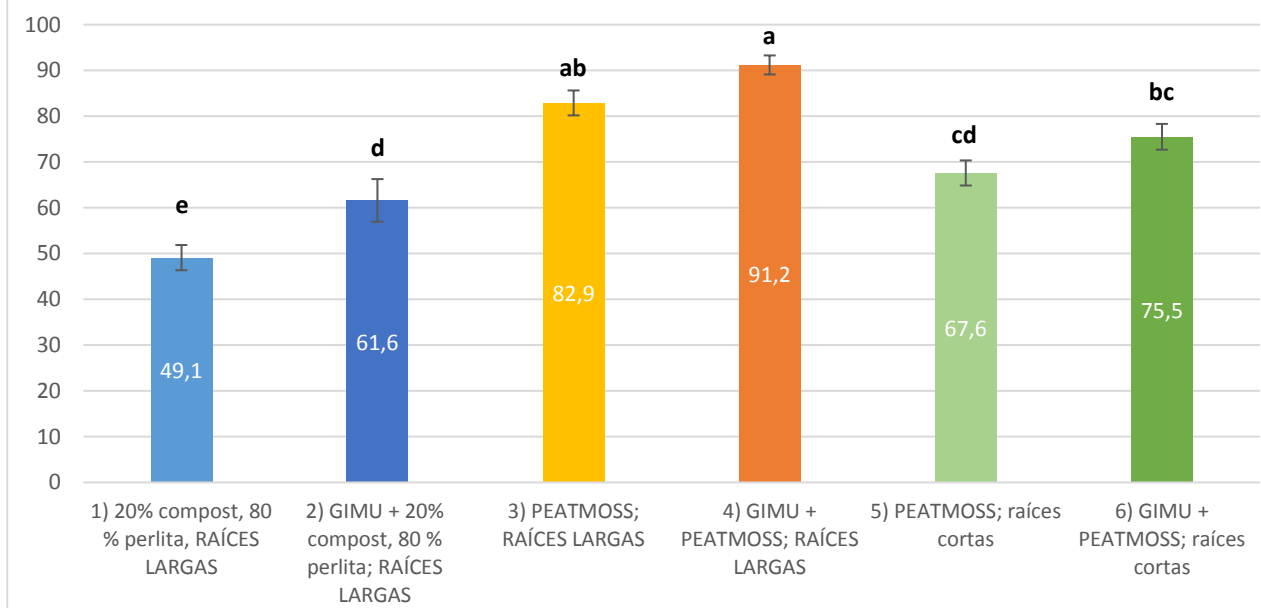


Fig. IV.3.3. Proporción de las plantas con brotes a final de ensayo, %



La menor proporción de plantas vivas sin brotes (falta de vigor) se observó en las variantes con GIMU (Tab. IV.3.3, Fig. IV.3.4, Fig. IV.3.5). La menor proporción de este tipo de plantas está en la variante 4 y la mayor en la variante 5. Estos datos muestran que las plántulas con menor vigor de raíces al inicio del ensayo producen mayor cantidad de plantones con falta de vigor al final del ensayo. También demuestran el poder bioestimulante de GIMU para reducir la cantidad de plantas con falta de vigor.

Tab. IV.3.3. Dinámica de la proporción de las plantas vivas sin brotes, %

Variante	20abr 0 DDT*	4may 14 DDT	18may 28 DDT	1jun 42 DDT	15jun 56 DDT	29jun 70 DDT	13jul 84 DDT	10 ago 112 DDT
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	100,0	71,8	51,4	41,7	33,3	27,3	21,8	16,7
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	100,0	69,9	41,7	29,2	25,5	21,8	18,5	14,8
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	100,0	60,6	20,8	15,3	14,4	14,4	14,4	11,6
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	100,0	56,9	19,9	11,1	8,8	8,8	8,8	6,5
5) PEATMOSS; raíces cortas	100,0	93,1	78,2	48,1	37,5	32,4	28,7	20,4
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	100,0	91,7	69,0	42,6	28,7	23,6	19,0	13,4
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	a	b	b	a	ab	ab	ab	ab
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	a	b	c	b	b	bc	b	ab
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	c	d	c	c	cd	bc	bc
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	c	d	c	c	d	c	c
5) PEATMOSS; raíces cortas	a	a	a	a	a	a	a	a
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	a	a	a	a	b	b	b	abc
Variante	Error estándar de media (SE Mean)							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0	4,2131	4,5151	5,8625	3,9928	3,6878	4,7895	3,4403
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0	2,7263	2,5888	2,4632	1,8313	1,5194	1,9832	1,85
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	1,6725	1,8584	0,9564	1,1239	1,1239	1,1239	1,5061
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	3,272	3,3137	2,77	2,0781	2,0781	2,0781	1,3642
5) PEATMOSS; raíces cortas	0	1,38	3,4673	4,2157	2,6564	2,8442	2,7508	2,1123
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0	1,2374	2,0781	1,9816	3,2686	3,1022	2,1989	3,0785
Valor P	sc*	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	0,0015	0,0124

*DDT – días después del trasplante; **sc – sin cálculo

Fig. IV.3.4. Dinámica de la proporción de las plantas vivas sin brotes por fechas, %

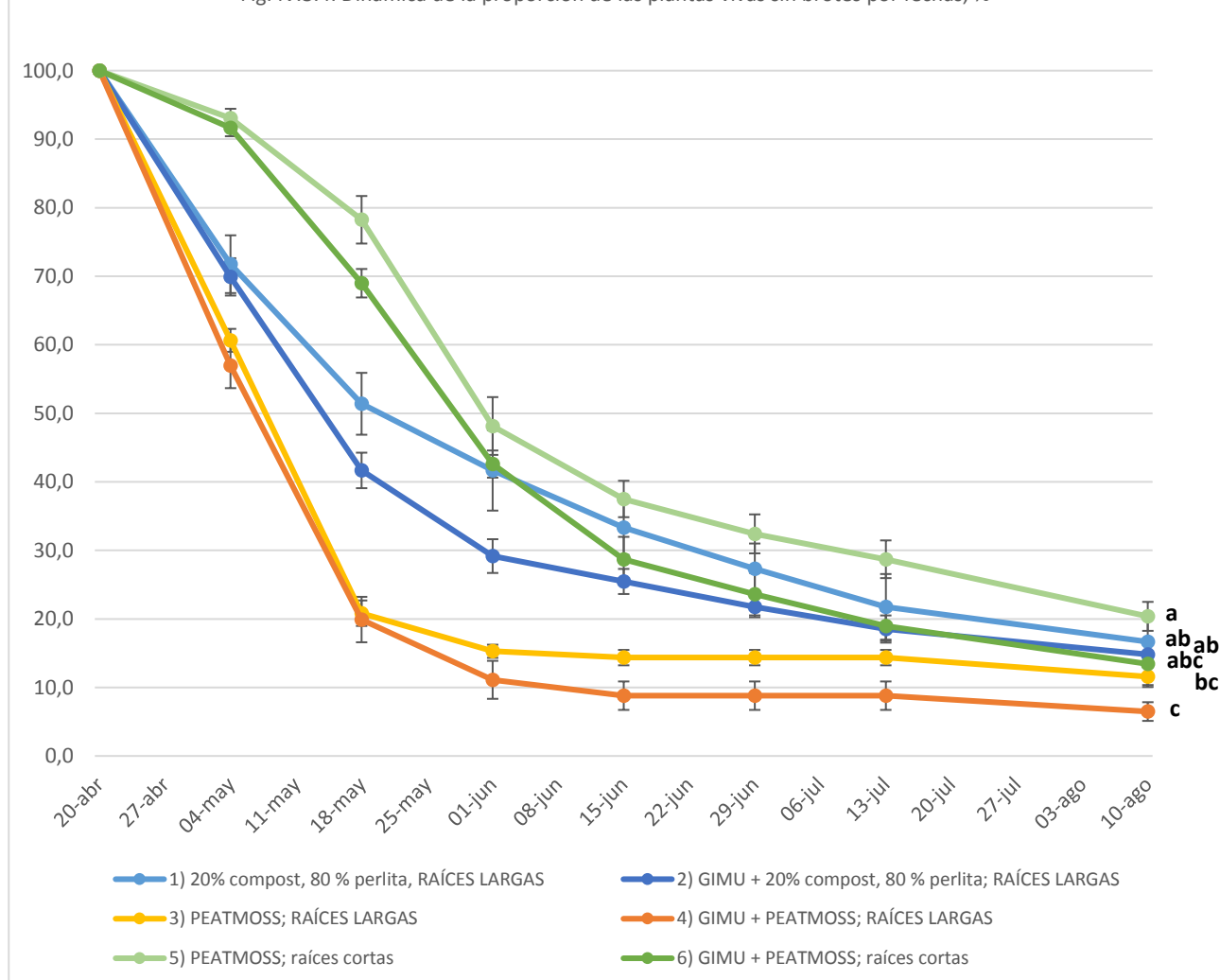
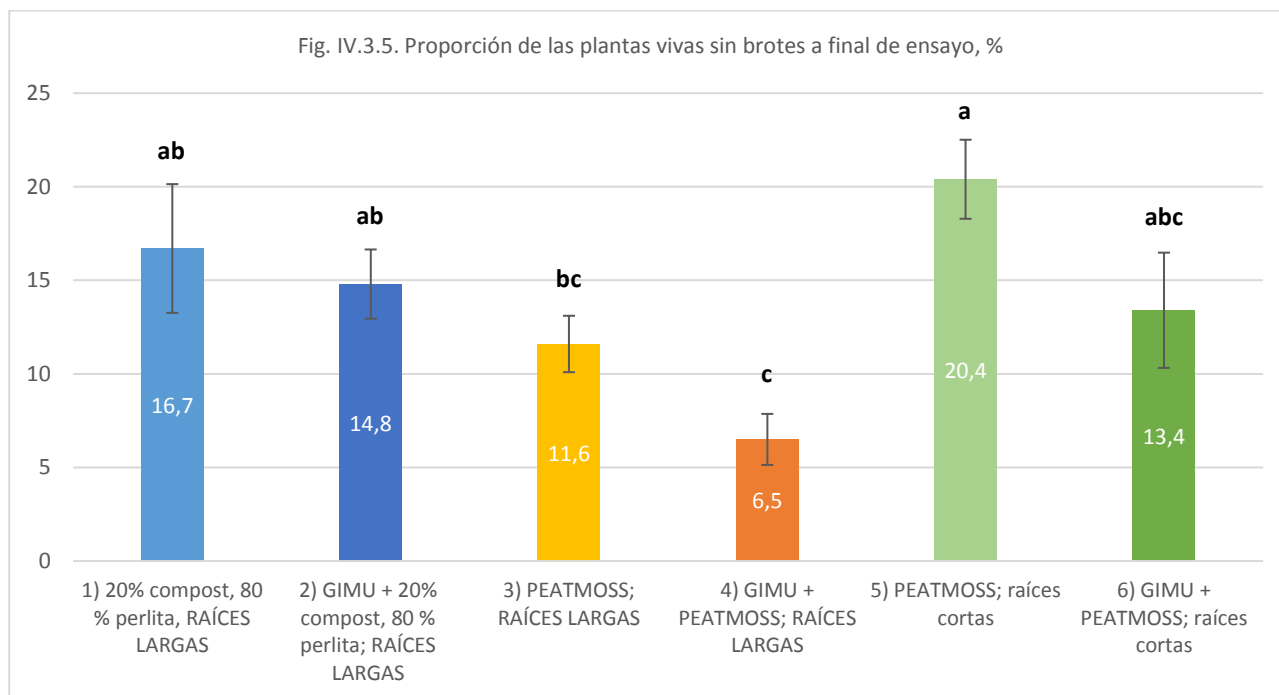


Fig. IV.3.5. Proporción de las plantas vivas sin brotes a final de ensayo, %



La mayor proporción de plantas muertas se observó en la variante 1) *Compost+perlita con plántulas de raíces largas* seguida por la variante 2) *GIMU y compost+perlita con plántulas de raíces largas* (Tab. IV.3.4, Fig. IV.3.6, Fig. IV.3.7). La menor proporción de raíces muertas se observó en la variante 4) *GIMU y sustrato profesional con plántulas de raíces largas*. Las variantes de plántulas con raíces cortas (5 y 6) han mostrado datos intermedios.

Estos datos demuestran que la mezcla de compost con perlita es un sustrato muy agresivo para el crecimiento de las estaquillas enraizadas de olivo de var. Pajarero. El menor vigor inicial de las raíces de plántulas (variantes 5 y 6) provoca mayor tasa de mortalidad de plántulas en comparación con las variantes con mayor vigor inicial de las raíces (variantes 3 y 4).

La aplicación de GIMU ha reducido la cantidad de las plántulas muertas. Especialmente su efecto se ha visto en el sustrato más agresivo (variante 2 frente d variante 1). La menor mortalidad de plantas se observa en la variante con tratamiento con GIMU en sustrato profesional y con vigor alto inicial de las plántulas (variante 4) (Tab. IV.3.4, Fig. IV.3.6, Fig. IV.3.7).

Tab. IV.3.4. Dinámica de la proporción de las plantas muertas por fechas, %

Variante	20abr 0 DDT*	4may 14 DDT	18may 28 DDT	1jun 42 DDT	15jun 56 DDT	29jun 70 DDT	13jul 84 DDT	10 ago 112 DDT
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0,0	20,4	26,4	27,8	29,2	31,9	33,3	34,3
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0,0	12,5	18,5	19,9	20,4	20,8	21,3	23,6
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	0,0	0,5	2,3	2,3	2,3	2,3	5,6
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3
5) PEATMOSS; raíces cortas	0,0	0,0	1,9	2,3	4,2	4,6	5,1	12,0
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0,0	1,9	2,3	2,8	3,2	4,6	5,6	11,1

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	a	a	a	a	a	a	a	a
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	a	b	b	b	b	b	b	b
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	c	c	c	c	c	c	cd
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	c	c	c	c	c	c	d
5) PEATMOSS; raíces cortas	a	c	c	c	c	c	c	c
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	a	c	c	c	c	c	c	c

Variante	Error estándar de media (SE Mean)							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0	3,3458	3,2663	3,282	2,8366	1,8584	2,2658	1,7011
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0	2,3468	3,7008	3,889	3,8403	3,9125	3,487	3,4239
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	0	0,4667	1,5061	1,5061	1,5061	1,5061	2,5888
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	0	0	0	0	0	0	0,8605
5) PEATMOSS; raíces cortas	0	0	0,9333	0,8605	1,9964	1,9862	1,9539	1,9785
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0	0,5903	0,4667	0,723	0,8605	0,9333	1,2374	2,2576

Valor P	sc*	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005
	sc*	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005

*DDT – días después del trasplante; **sc – sin cálculo

Fig. IV.3.6. Dinámica de la proporción de las plantas muertas por fechas, %

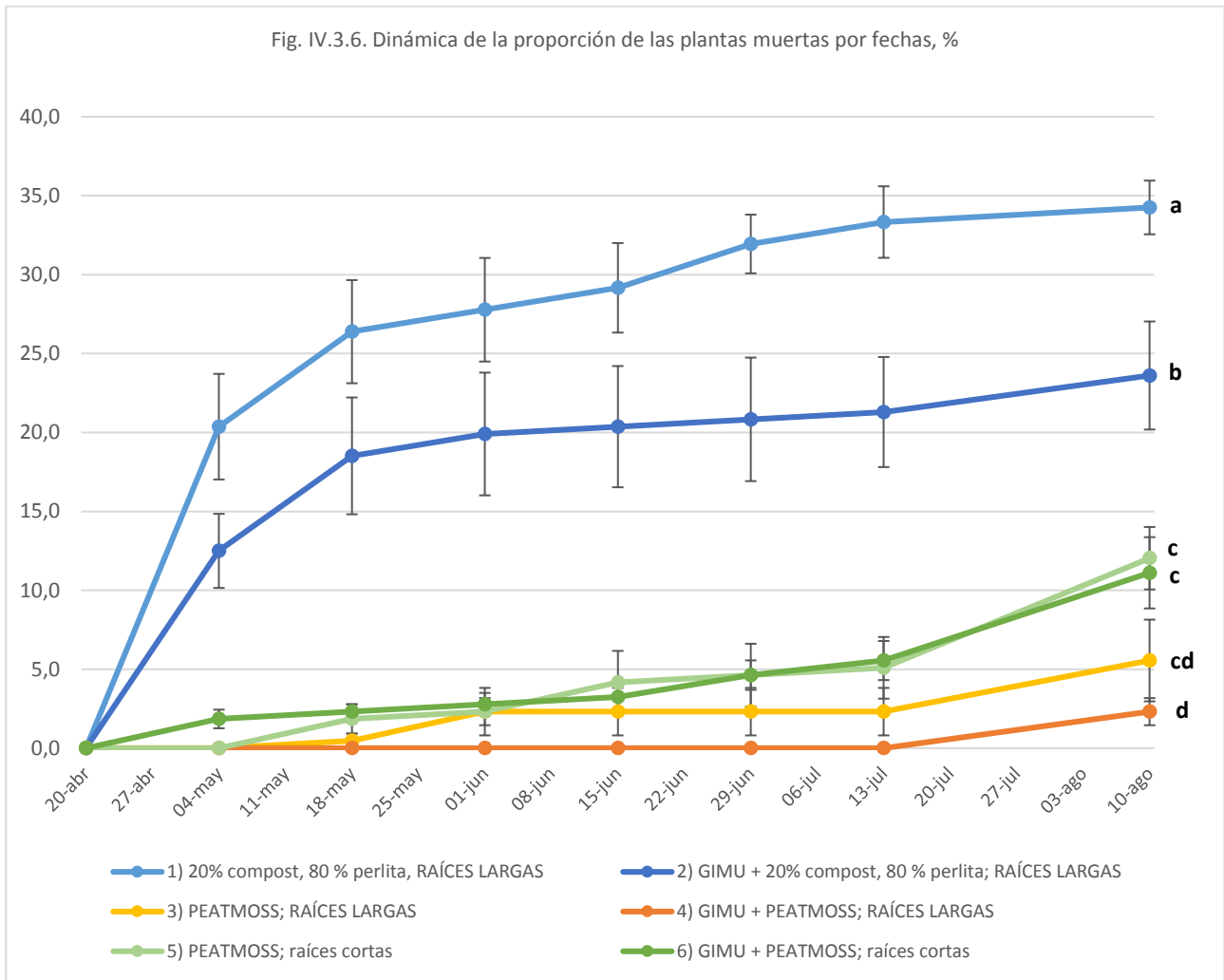
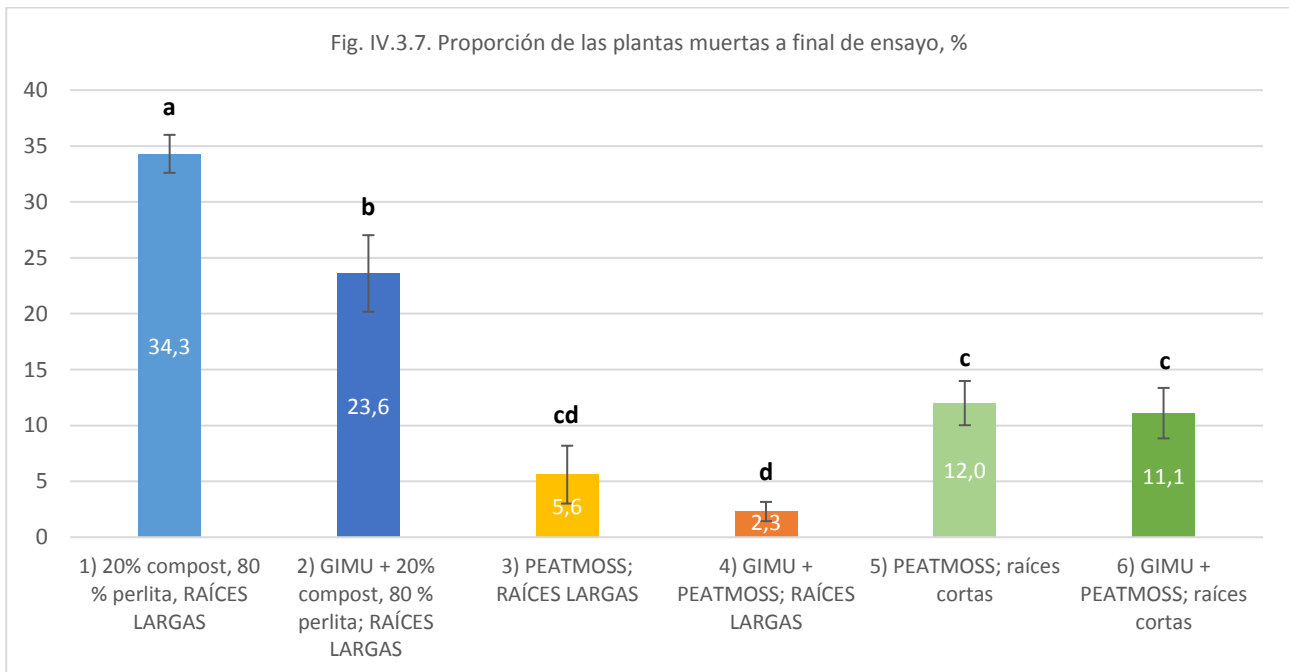


Fig. IV.3.7. Proporción de las plantas muertas a final de ensayo, %

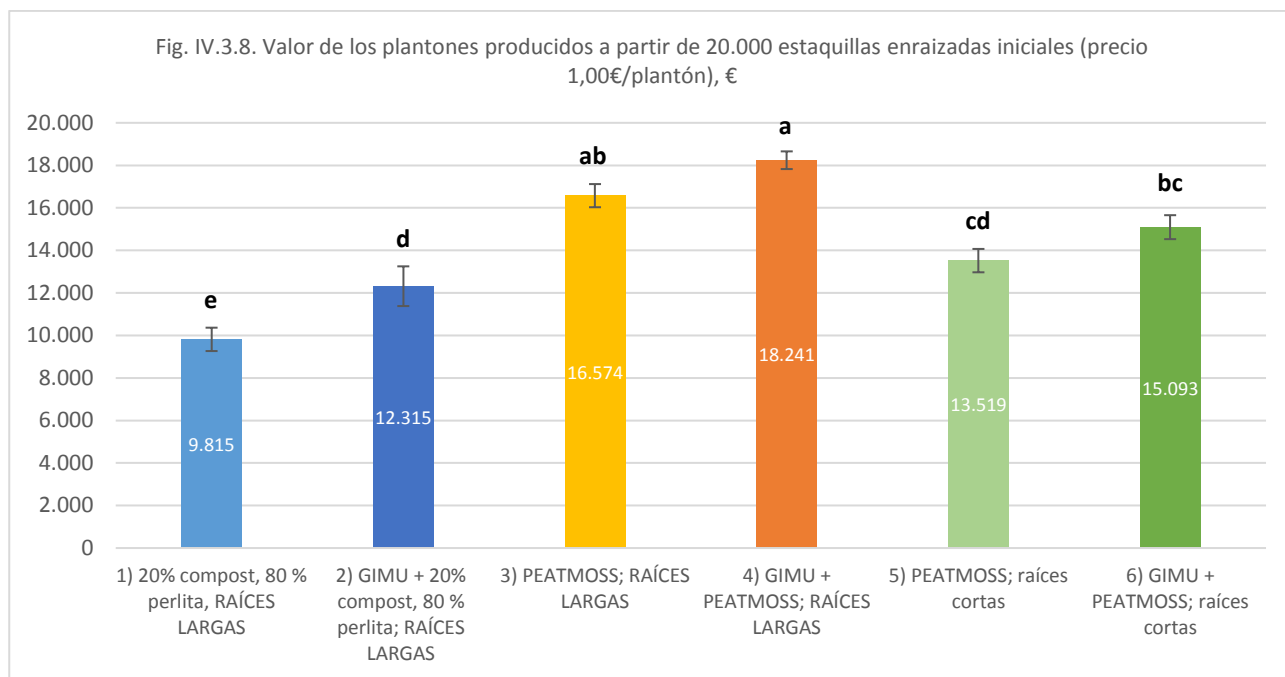


Tab. IV.3.5. Valor de los plantones producidos a partir de 20.000 estaquillas enraizadas iniciales (precio 1,00€/plantón), €

Variante	Valor, €	Fisher LSD, $\alpha=0,05$	SE Mean	Valor P
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	9.815	e	549,33	<0,00005
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	12.315	d	934,21	
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	16.574	ab	544,7	
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	18.241	a	416,09	
5) PEATMOSS; raíces cortas	13.519	cd	549,35	
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	15.093	bc	563,28	

En 2011 el precio de plantones de olivo era bajo y rondaba en torno a 1€/plantón. El mayor valor de plantones ha sido obtenido en la variante 4) *GIMU en PEATMOSS con raíces largas* de las plántulas que ha superado el mismo tratamiento sin GIMU (variante 3) en 1.667€ o en 10,1% (Tab. IV.3.5, Fig. IV.3.8). También en las variantes con raíces cortas de plántulas al inicio del ensayo hubo diferencia entre variante con GIMU (6) y variante sin GIMU (5) de 1.574€ o de 11,6%. La diferencia entre variantes de GIMU y sin GIMU en sustrato con compost (variantes 2 y 1) ha sido de 2.500€ o de 25,5%.

Estos datos indican que la aplicación de GIMU puede aumentar significativamente los beneficios finales del vivero en la producción y venta de plantones. Cuanto más adversas son las condiciones de crecimiento de las plantas – mayor es la eficacia de GIMU para superar dichas condiciones.



Tab. IV.3.6. Dinámica de la cantidad de hojas del brote de plantón, unidades

Variante	20abr 0 DDT*	4may 14 DDT	18may 28 DDT	1jun 42 DDT	15jun 56 DDT	29jun 70 DDT	13jul 84 DDT	10 ago 112 DDT
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0,00	2,16	1,77	4,06	5,24	7,30	8,52	9,97
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0,00	0,39	2,24	5,38	7,51	9,35	10,88	12,97
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,00	1,15	2,75	7,43	10,28	14,45	18,82	28,34
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,00	1,27	3,35	7,09	10,57	14,51	19,44	29,76
5) PEATMOSS; raíces cortas	0,00	0,67	0,98	2,54	5,41	8,67	12,65	23,82
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0,00	0,60	0,68	3,20	6,11	9,93	15,23	28,38

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	a	a	cd	c	d	d	e	e
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	a	c	bc	b	b	bc	d	d
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	bc	ab	a	a	a	a	b
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	b	a	a	a	a	a	a
5) PEATMOSS; raíces cortas	a	bc	de	d	cd	c	c	c
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	a	bc	e	cd	c	b	b	b

Variante	Error estándar de media (SE Mean)							
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0	0,5041	0,317	0,5983	0,281	0,0586	0,2027	0,2091
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0	0,139	0,2294	0,1558	0,3613	0,3908	0,3039	0,3625
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	0,1542	0,2004	0,257	0,3132	0,3525	0,3406	0,2771
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	0,1881	0,2621	0,3046	0,3606	0,3866	0,3556	0,3482
5) PEATMOSS; raíces cortas	0	0,3073	0,3199	0,1652	0,2016	0,2774	0,4969	0,6308
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0	0,2282	0,1574	0,3092	0,2331	0,265	0,3957	0,5505

Valor P	**sc	0,001	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005
---------	------	-------	----------	----------	----------	----------	----------	----------

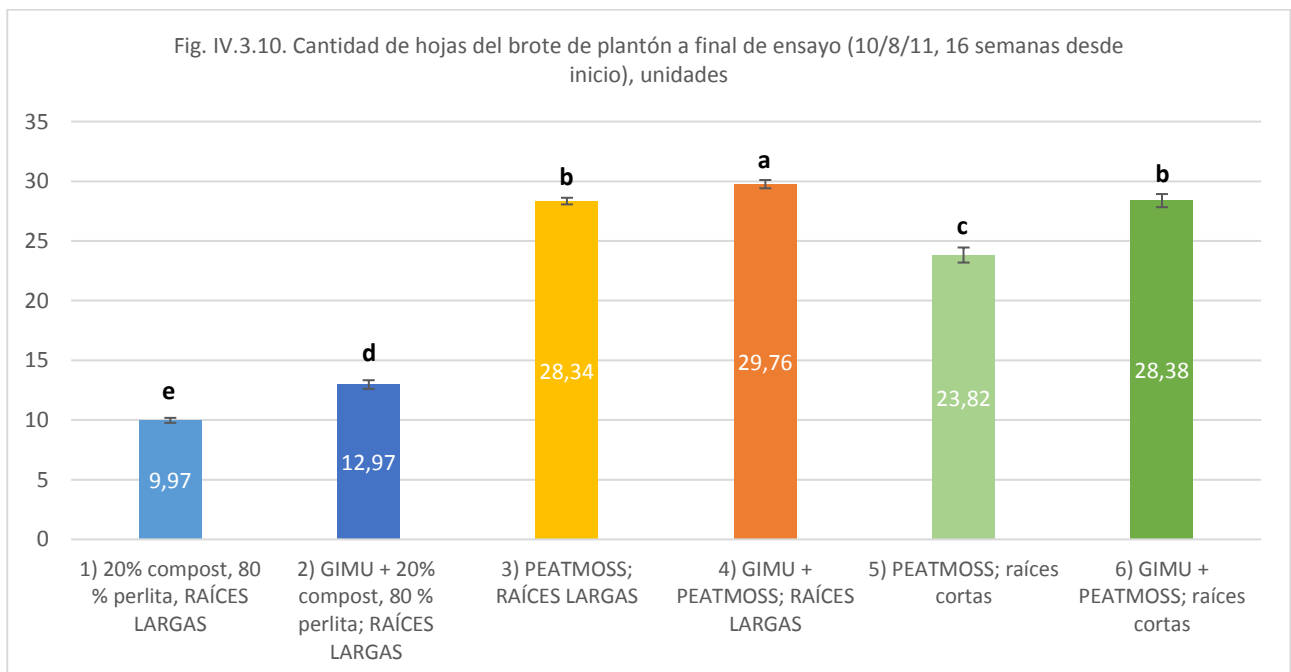
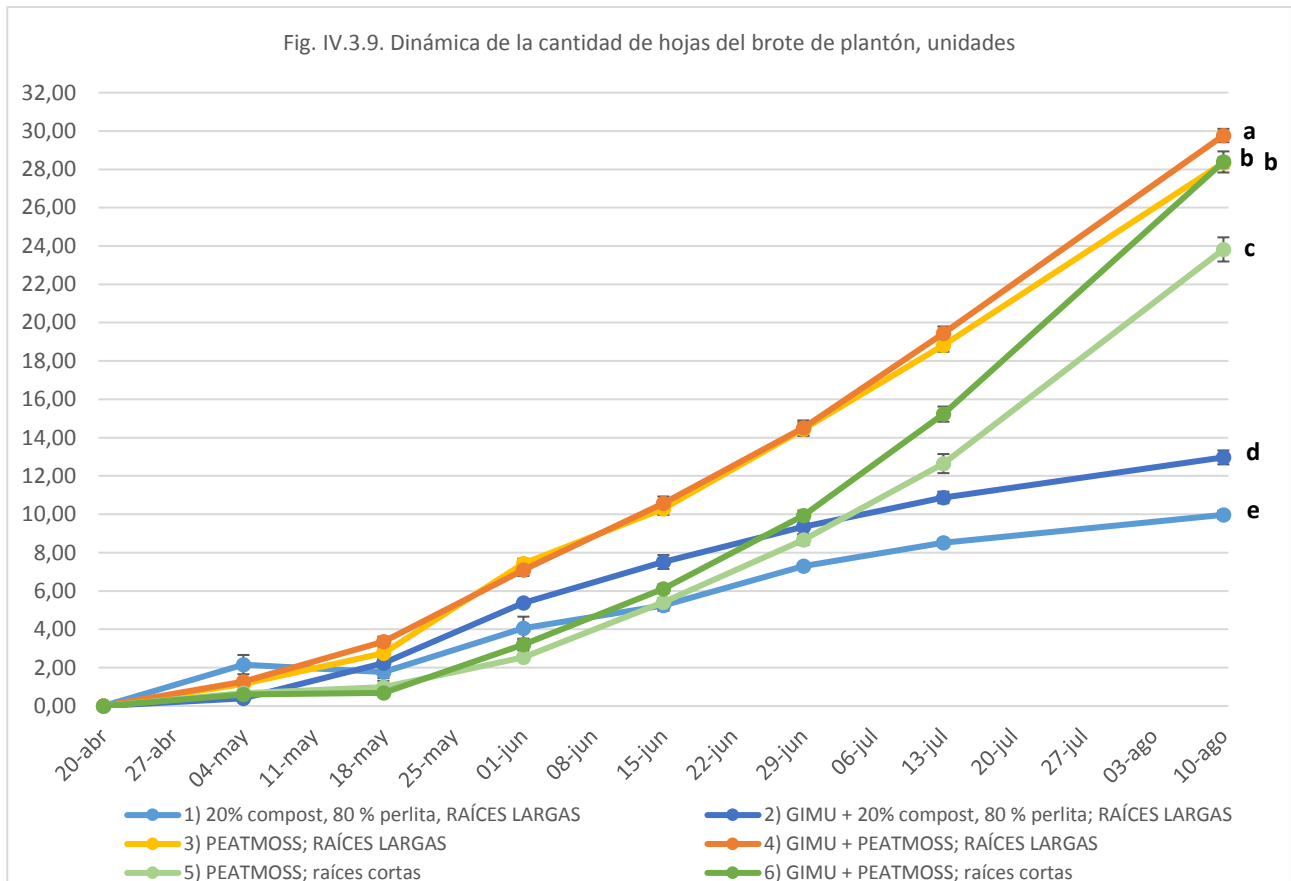
*DDT – días después del trasplante; **sc – sin cálculo

La mayor cantidad de hojas en el brote del plantón de olivo de variedad Pajarero ha sido observada en la variante 4) *GIMU+PEATMOSS; RAÍCES LARGAS* seguida por variante 6) *GIMU+PEATMOSS; raíces cortas*, luego por variantes 3, 5, 2 y la última variante 1) *compost, raíces largas sin GIMU* (Tab. IV.3.6, Fig. IV.3.9, Fig. IV.3.10).

A las dos semanas en la variante 1 (*compost y perlita sin GIMU*) hubo una producción de hojas mayor que en otras variantes (Tab. IV.3.6, Fig. IV.3.9). Dos semanas más tarde la cantidad media de hojas se redujo debido a la aparición de nuevos brotes con pocas hojas. Resulta difícil explicar este fenómeno que, además, fue desvanecido por la dinámica posterior de cantidad de hojas en esta y en otras variantes.

Los datos presentados demuestran que el peor sustrato para desarrollo de las hojas en plántulas de olivo es la mezcla de compost con perlita (Tab. IV.3.6, Fig. IV.3.9, Fig. IV.3.10). Cuando las plántulas inicialmente tienen menor vigor les cuesta tener la misma producción de hojas que en las plántulas vigorosas. Sin embargo, a 16 semanas después del inicio del ensayo estas plántulas con falta de vigor inicial (raíces cortas) han podido alcanzar el nivel de las plantas con buen vigor gracias a la adición de GIMU.

Los tratamientos con GIMU han aumentado significativamente el vigor de los plántulas de olivos referido a la cantidad de hojas del brote de plántula, lo que demuestra el poder estimulante del producto.



La mayor altura de los brotes de plantones ha sido alcanzada en las variantes 4, 3, 6 seguidas por variante 5 luego por 2 y la más pequeña altura ha sido en la variante 1 (Tab. IV.3.7, Fig. IV.3.11, Fig. IV.3.12, Fig. IV.3.13). La aplicación de GIMU en el sustrato con compost (variante 2) y en las plántulas con vigor bajo de raíces (variante 4) ha permitido aumentar significativamente la altura de las plantas. En la variante 6 con plántulas vigorosas en sustrato profesional la aplicación de GIMU no ha provocado un aumento significativo de altura frente al mismo tratamiento sin GIMU (variante 3) (Tab. IV.3.7, Fig. IV.3.11, Fig. IV.3.12). Estos datos demuestran que el sustrato de mezcla de compost con perlita es poco adaptado para el crecimiento de plantones de olivo.

La aplicación de GIMU es capaz de aumentar la altura de plantones especialmente si estos están en condiciones más desfavorables (como en variantes 2 y 6). La aplicación de MICOCEL en las plántulas con poco vigor inicial ha permitido obtener altura de brotes similar a la de las plántulas vigorosas al inicio (Tab. IV.3.7, Fig. IV.3.11, Fig. IV.3.12, Fig. IV.3.13). Cabe destacar que el crecimiento de estos plantones (a partir de plántulas con vigor bajo, raíces cortas) ha sido más retrasado en comparación con plántulas vigorosas en primeros dos meses del cultivo, pero aceleró en segundos dos meses alcanzando una altura similar a la altura de las variantes con plántulas vigorosas en sustrato profesional (solo en caso con tratamiento de GIMU, variante 6; las plantas sin GIMU, variante 5, han quedado 50,2 mm o 22% más bajas frente a la variante 6) (Tab. IV.3.7, Fig. IV.3.11, Fig. IV.3.12).

En general, los tratamientos con GIMU han aumentado significativamente la altura de los plantones de olivos en las condiciones de estreses, lo que demuestra el poder estimulante del producto.

Tab. IV.3.7. Dinámica de la altura del brote de plantón, mm

Variante	20abr 0 DDT*	4may 14 DDT	18may 28 DDT	15jun 56 DDT	13jul 84 DDT	10ago 112 DDT
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0,0	17,4	20,7	38,5	52,7	56,4
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0,0	15,5	26,3	55,5	71,1	77,9
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	21,4	36,7	104,6	207,3	291,8
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	21,6	40,5	104,7	210,7	295,3
5) PEATMOSS; raíces cortas	0,0	11,1	18,7	48,3	126,7	232,6
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0,0	9,2	19,3	59,5	166,5	282,8
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	a	ab	c	d	e	d
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	a	bc	b	bc	d	c
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	a	a	a	a	a
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	a	a	a	a	a	a
5) PEATMOSS; raíces cortas	a	cd	c	c	c	b
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	a	d	c	b	b	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
1) 20% compost, 80 % perlita, RAÍCES LARGAS	0	2,1303	1,9653	1,3125	1,4088	1,0931
2) GIMU + 20% compost, 80 % perlita; RAÍCES LARGAS	0	1,0911	1,4584	3,4625	3,2561	3,4597
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	1,4837	1,6342	3,3243	4,0076	3,7455
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0	1,7293	1,0993	4,2727	6,7914	7,562
5) PEATMOSS; raíces cortas	0	2,2801	2,459	1,1057	6,8573	7,8411
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	0	1,3298	1,5553	2,3257	5,4	10,222
Valor P	**sc	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005

*DDT – días después del trasplante; **sc – sin cálculo

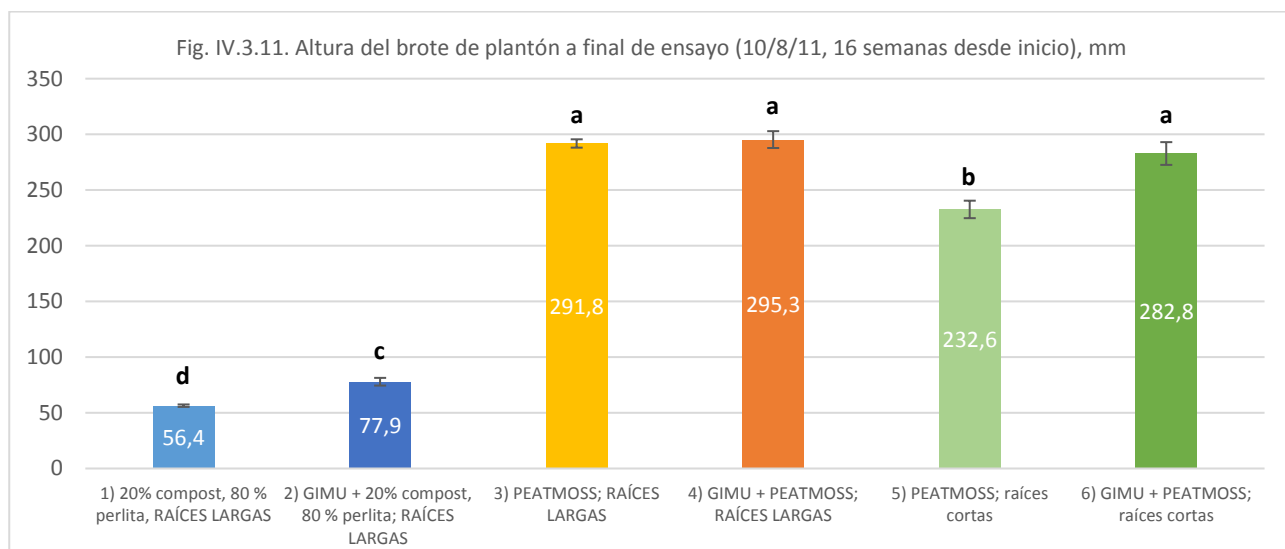


Fig. IV.3.12. Dinámica de la altura del brote de plantón, mm

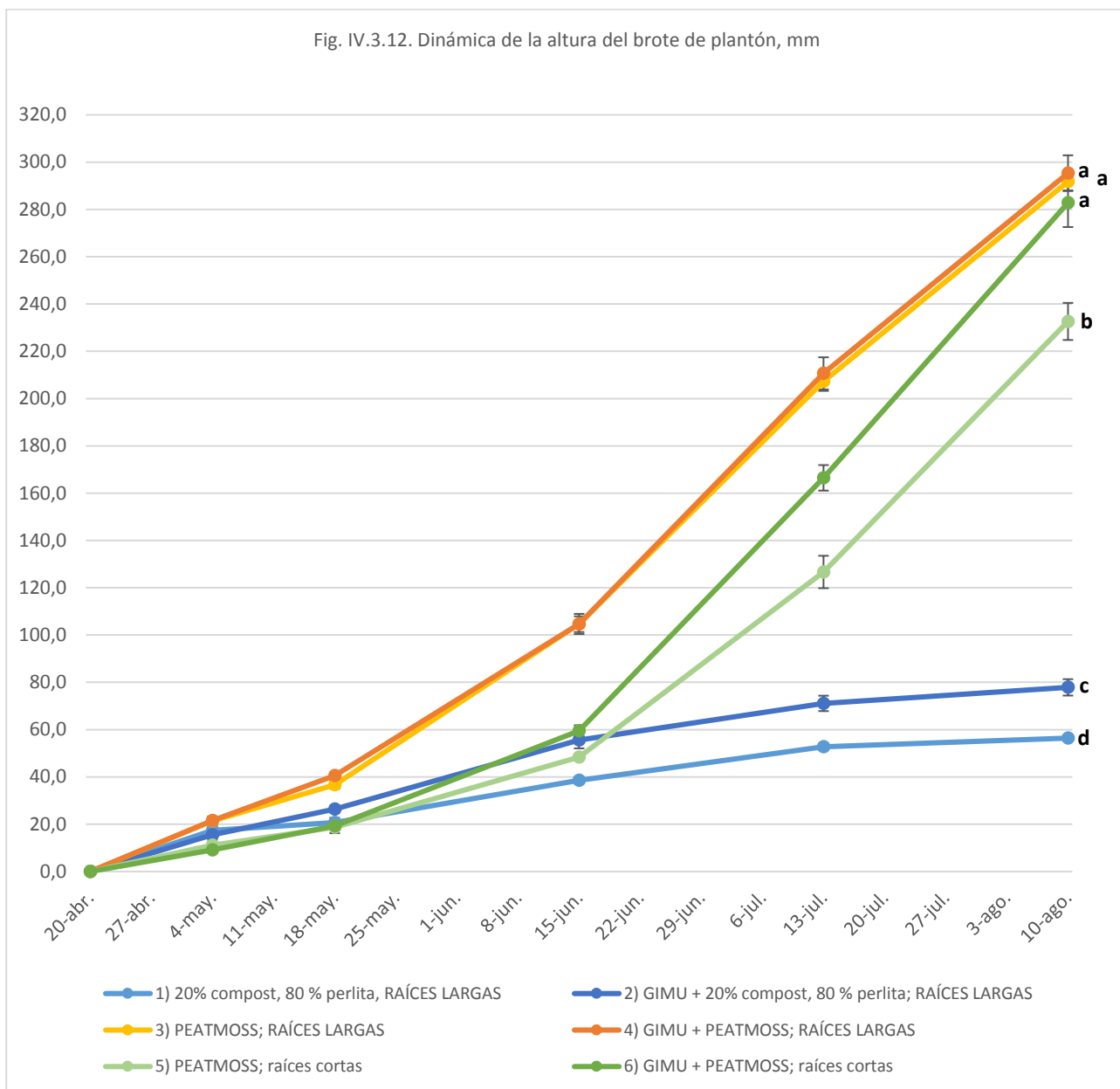


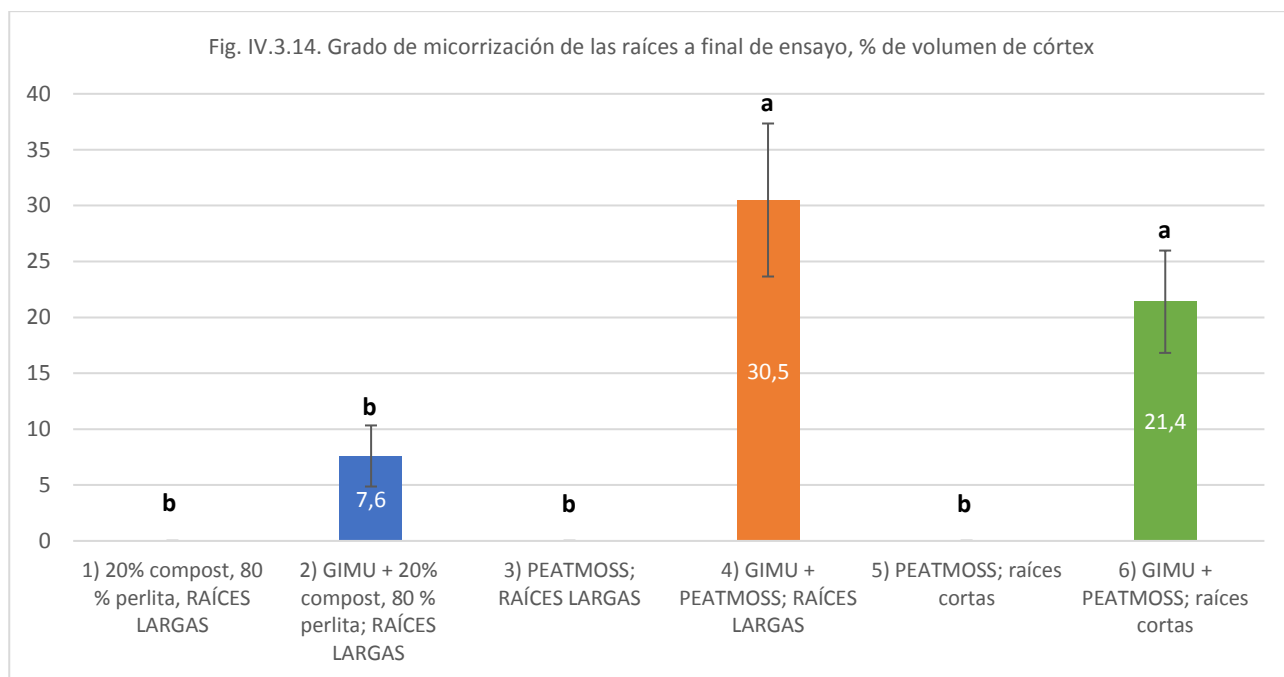
Fig. IV.3.13. Aspecto de los plantones con brotes desarrollados al final del ensayo (10/8/2011).

Tab. IV.3.8. Grado de micorrización de las raíces, % de volumen de córtex

Variante	Grado micorrización, %	SE Mean	Fisher LSD	Valor P
1) 20% compost, 80% perlita, RAÍCES LARGAS	0,0	0	b	<0,00005
2) GIMU + 20% compost, 80% perlita; RAÍCES LARGAS	7,6	2,733	b	
3) PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	0,0	0	b	
4) GIMU + PEATMOSS; RAÍCES LARGAS	30,5	6,8448	a	
5) PEATMOSS; raíces cortas	0,0	0	b	
6) GIMU + PEATMOSS; raíces cortas	21,4	4,577	a	

La mayor micorrización ha sido observada en la variante 4) *GIMU + PEATMOSS RAÍCES LARGAS*, aunque estadísticamente no diferente de la variante 6) *GIMU + PEATMOSS; raíces cortas* (Tab. IV.3.8, Fig. IV.3.14). La variante 2) *GIMU en sustrato con compost* ha tenido un grado de micorrización más bajo y estadísticamente no diferente de las variantes sin GIMU donde no se encontró la micorriza (1, 3 y 5). Los valores de micorrización son muy dispares en

diferentes repeticiones de cada variante tratado con GIMU. Los datos de micorrización demuestran que GIMU es responsable de establecimiento de las micorrizas en las raíces de plántones. El mayor porcentaje de micorrización hubo en el sustrato profesional.



IV.I.I.III. Crecimiento vegetativo y producción de olivos con micorriza arbuscular

Ensayo 4. Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo y producción de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2008 y 2013, producción ecológica

Objetivo del ensayo

Este experimento pretende determinar cómo influye GIMU en el crecimiento vegetativo y en la producción de aceitunas y aceite en olivo de variedad Picual con el cultivo de producción ecológica durante más de 5 años iniciando el ensayo en trasplante.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio de Guadalcazar, provincia de Córdoba, España, en un campo de producción ecológica de olivos de la variedad Picual, con el marco de plantación superintensiva 6x2m (833 árboles/ha), riego por goteo, y suelo tipo vertisol (pH 7,6, materia orgánica – 0,7%, N – 433 mg/kg, P – 27,4 mg/kg, K – 208 mg/kg), franco-arcilloso en un terreno casi llano (2% de desnivel). El ensayo empezó en agosto de 2008 con el trasplante de los plantones de olivo con 75 cm de altura. Los plantones han sido elegidos con la altura y diámetro de tronco similares con cepellones de 1,5kg en bolsas de plástico con sustrato de lima. En enero de 2012 con la edad de 3,5 años las plantas han sido podadas con una sierra mecánica a la altura de 2,60m con la poda manual más precisa realizada posteriormente.

Las variantes del ensayo eran dos –sin GIMU (CONTROL) y con GIMU (Tabla IV.4.1). GIMU se aplicó 5 veces en el período entre 2008 y 2013: en agosto de 2008 en trasplante inyectando a los cepellones (0,5L/ha); en marzo de 2010 por inyección frente a goteros simulando el riego por goteo (0,5L/ha); en abril de 2011 por inyección frente a goteros simulando el riego por goteo (0,5L/ha); en abril de 2012 por inyección frente a goteros simulando el riego por goteo (1L/ha); en marzo de 2013 por inyección frente a goteros simulando el riego por goteo (1L/ha).

Tabla IV.4.1. Variantes del ensayo 4: Influencia de GIMU en el crecimiento vegetativo y producción de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2008 y 2013 en producción ecológica

Variante	Descripción
1) CONTROL	Manejo habitual del cultivo ecológico (2008-2013)
2) GIMU	Igual que CONTROL más GIMU, 5 aplicaciones: 2008, 2010, 2011 a 0,5L/ha; 2012 y 2013 – a 1L/ha

La unidad experimental consistía en 4 árboles, cada variante consistía en 4 repeticiones distribuidos en bloques al azar. Entre las unidades experimentales hubo una separación mínima de dos filas de árboles (18 m). Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos en el ensayo fueron los siguientes: Altura de los árboles por años, cm; Diámetro de tronco a 20cm sobre nivel del suelo, mm; Volumen de copa de los árboles, L; Cantidad de aceitunas por árbol, unidades; Peso medio de una aceituna, g; Productividad de aceitunas, kg/ha; Productividad de aceite virgen extra, kg/ha; Valor de aceite virgen extra (beneficio bruto), €/ha; Gastos de cultivo desglosados por categorías, años y totales, €/ha; Beneficios o pérdidas netos (beneficios brutos menos gastos) por año y en total de 6 años, €/ha; Gastos y beneficios adicionales con la aplicación de GIMU, €/ha; Rentabilidad del cultivo de olivo en la totalidad de 6 años, %; Grado de micorrización de raíces, %. La metodología de medición del último parámetro está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Las mediciones relacionadas con el desarrollo vegetativo y la productividad fueron realizadas en las siguientes fechas: agosto de 2008; agosto de 2009; noviembre de 2010; noviembre de 2011; noviembre de 2012; noviembre de 2013.

Para las mediciones de productividad y calibre se recolectaban manualmente las aceitunas de una unidad experimental encima de una malla (“fardo”) y se pesaban, luego el peso de aceitunas se extrapolaba en kg/ha. De las aceitunas recolectadas cogía una muestra de aceitunas de 1 kg, donde se contaba la cantidad de aceitunas y se calculaba el peso medio de una aceituna. Esta muestra posteriormente se llevaba al laboratorio donde se analizaba el rendimiento graso total en aceituna mediante el método de Soxhlet, en % sobre el peso. De este valor se restaba 3% nominales para obtener el rendimiento graso de aceite virgen extra y luego calcular la productividad de aceite virgen extra en kg/ha.

El valor de aceite se calculaba en base a los precios medios de la temporada. Los gastos de productividad se calculaban en base a los valores típicos de gastos para el sistema de cultivo de la zona de cultivo para un olivar superintensivo en producción ecológica.

Resultados del ensayo 4

La altura de las plantas ha sido mayor en la variante de GIMU en los años 2009, 2010, 2012 y 2013 (Tab. IV.4.2, Fig. IV.4.1, Fig. IV.4.2). En año 2008 está mostrada la altura inicial de los plantones. En año 2011 no hubo diferencias de altura entre GIMU y CONTROL.

La reducción de altura en el año 2012 es debida a que en enero de 2012 las plantas han sido podadas con una sierra mecánica a la altura de 2,60m con la poda manual posterior.

La mayor diferencia de altura entre GIMU y CONTROL con diferencia estadísticamente significativa ha sido observada en los primeros dos años después de la plantación de olivos (2009 y 2010) (Tab. IV.4.2, Fig. IV.4.1). En el año 2009 GIMU superó a CONTROL en 10% (12,3 cm más), y en el año 2010 la diferencia de alturas alcanzó a 21,1 cm (9% más). Estos datos demuestran que la aplicación de GIMU puede influir en la altura de las plantas.

Tab. IV.4.2. Altura de los árboles por años, cm

Variante	Años					
	2008	2009	2010	2011	2012	2013
CONTROL	74,9	118,1	246,9	357,8	350,8	451,4
GIMU	74,9	130,4	268,1	380,4	361,1	464,6
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	-0,1	12,3	21,1	22,6	10,3	13,2
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	-0,1	10,4	8,6	6,3	2,9	2,9
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	a	b	b	a	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	0,4607	3,2745	7,4787	5,821	1,8663	2,9128
GIMU	0,4621	2,442	3,2135	6,2194	1,2885	2,3148
Valor P	0,8361	0,0007	0,0201	0,0537	0,0301	0,0297

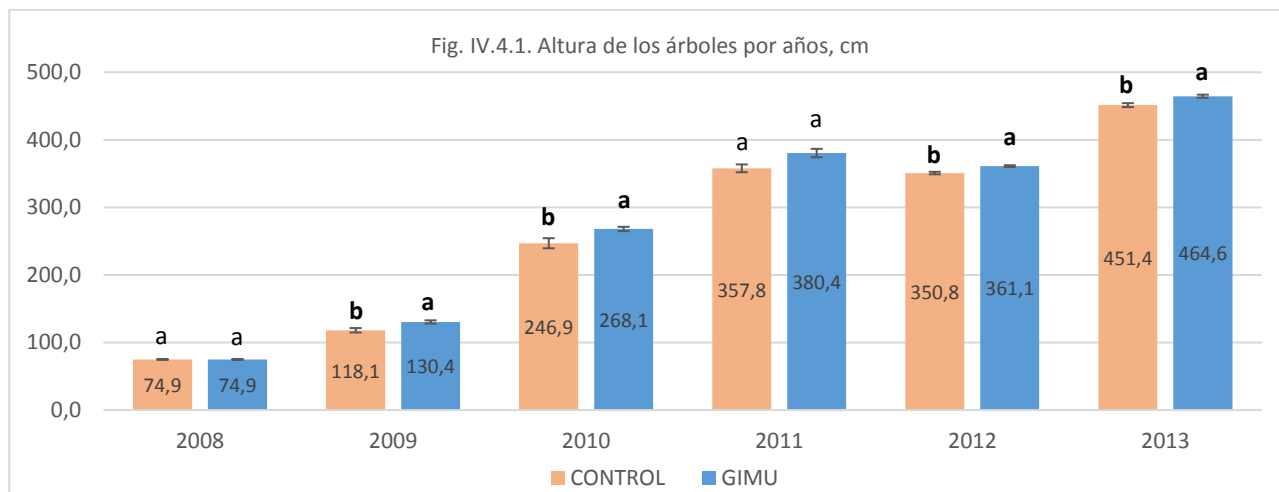


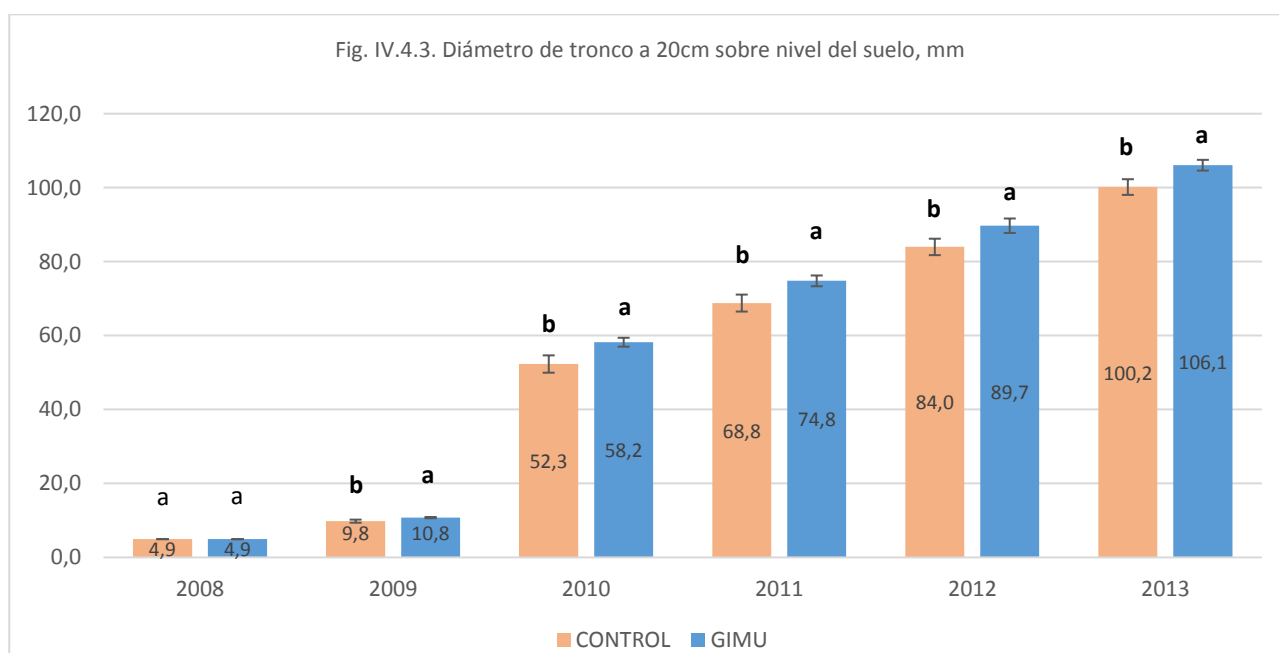
Fig. IV.4.2. Aspecto de las plantas el día 23 de marzo de 2009, 8 meses después del inicio del ensayo.

El diámetro de las plantas en todos años de crecimiento de olivo ha sido mayor en la variante de GIMU frente a CONTROL (Tab. IV.4.3, Fig. IV.4.3). Las diferencias de crecimiento rondaban entre 6% (+5,9 mm) en 2013 hasta 11% (+5,9 mm) en 2010. Este dato demuestra que la aplicación de GIMU puede influir en el grosor del tronco de los árboles de olivo de var. Picual.

Tab. IV.4.3. Diámetro de tronco a 20cm sobre nivel del suelo, mm

Variante	Años					
	2008	2009	2010	2011	2012	2013
CONTROL	4,9	9,8	52,3	68,8	84,0	100,2
GIMU	4,9	10,8	58,2	74,8	89,7	106,1
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	0,0	1,0	5,9	6,0	5,7	5,9
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	-0,1	9,8	11,3	8,7	6,8	5,9
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	a	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	0,0157	0,4234	2,3433	2,2951	2,2229	2,122
GIMU	0,0161	0,165	1,2081	1,4606	1,949	1,457
Valor P	0,6376	0,0394	0,0221	0,0129	0,0185	0,0462

Fig. IV.4.3. Diámetro de tronco a 20cm sobre nivel del suelo, mm

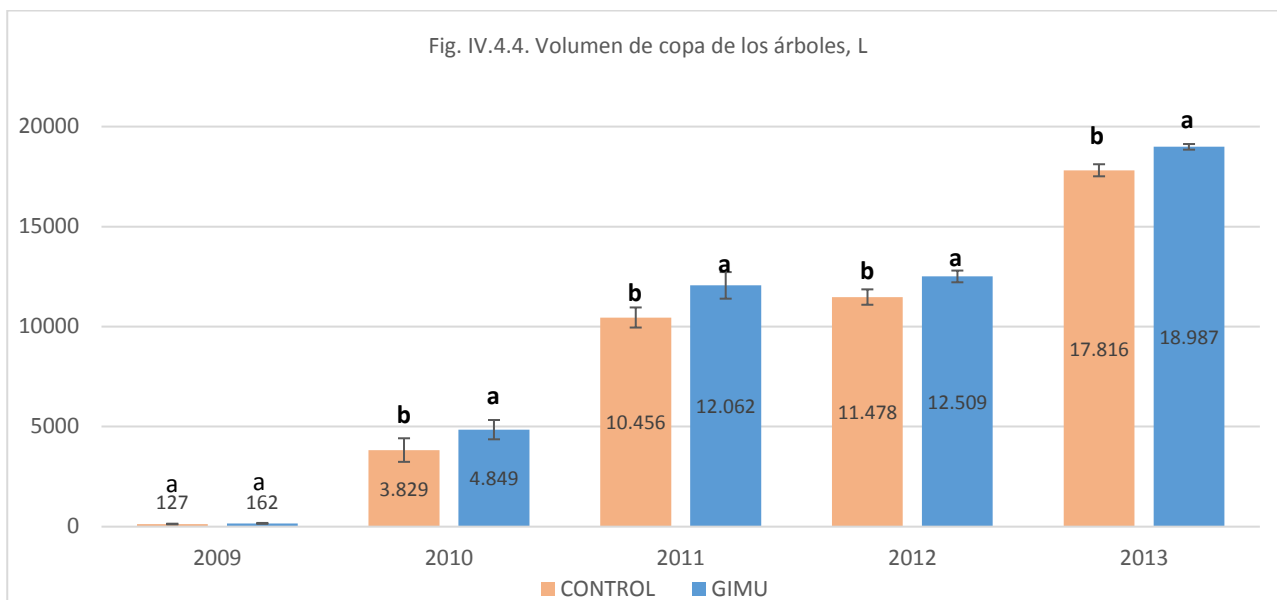


El volumen de copa de árboles en todos años de crecimiento de olivo (excepto de 2009) ha sido mayor en la variante de GIMU frente a CONTROL (Tab. IV.4.4, Fig. IV.4.4). Las diferencias de crecimiento rondaban entre 7% (+1020 L) en 2013 hasta 27% (+1020 L) en 2010. Este dato demuestra que la aplicación de GIMU puede influir en el volumen de copa de árboles de olivo de var. Picual (un parámetro de vigor).

Tab. IV.4.4. Volumen de copa de los árboles, L

Variante	Años				
	2009	2010	2011	2012	2013
CONTROL	127	3.829	10.456	11.478	17.816
GIMU	162	4.849	12.062	12.509	18.987
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	35	1.020	1.606	1.031	1.171
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	27,5	26,6	15,4	9,0	6,6
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	a	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	20,702	589,51	502,6	384,96	301,07
GIMU	22,142	482,9	665,21	292,92	140,88
Valor P	0,1168	0,0145	0,0105	0,0097	0,0064

Fig. IV.4.4. Volumen de copa de los árboles, L

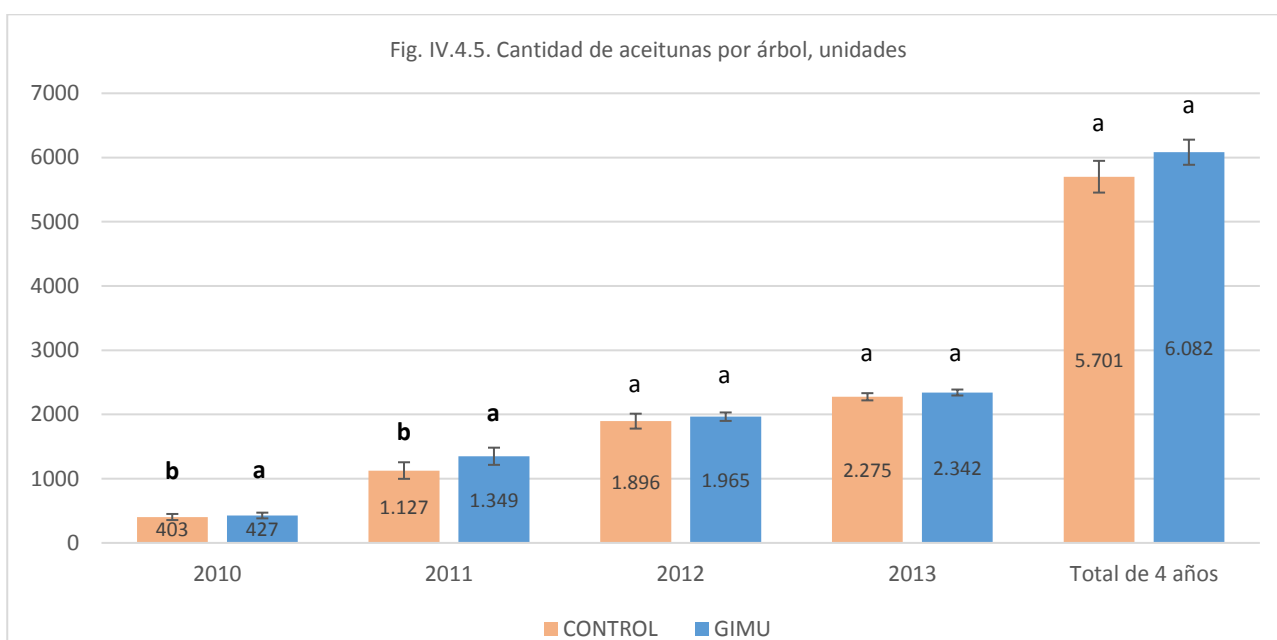


La cantidad de aceitunas por árbol ha sido mayor en la variante de GIMU en los años 2010 y 2011 (6 y 20% más) (Tab. IV.4.5, Fig. IV.4.5). En los años 2012 y 2013 y en suma de 4 años no hubo diferencias entre CONTROL y GIMU. Este dato demuestra que la aplicación de GIMU puede influir en la cantidad de aceitunas por árbol en primeros dos años de cosechas. En los dos años posteriores estas diferencias se reducen. Aun así, podemos sostener que GIMU en algunos años puede tener efecto estimulante sobre la producción de aceitunas por árbol.

Tab. IV.4.5. Cantidad de aceitunas por árbol, unidades

Variante	Años				
	2010	2011	2012	2013	Suma de 4 años
CONTROL	403	1.127	1.896	2.275	5.701
GIMU	427	1.349	1.965	2.342	6.082
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	23	222	69	66	381
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	5,8	19,7	3,6	2,9	6,7
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	b	b	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	47,332	128,96	115,95	56,063	247,15
GIMU	44,362	133,67	65,739	46,371	195,53
Valor P	0,0069	0,0210	0,6091	0,2650	0,1050

Fig. IV.4.5. Cantidad de aceitunas por árbol, unidades



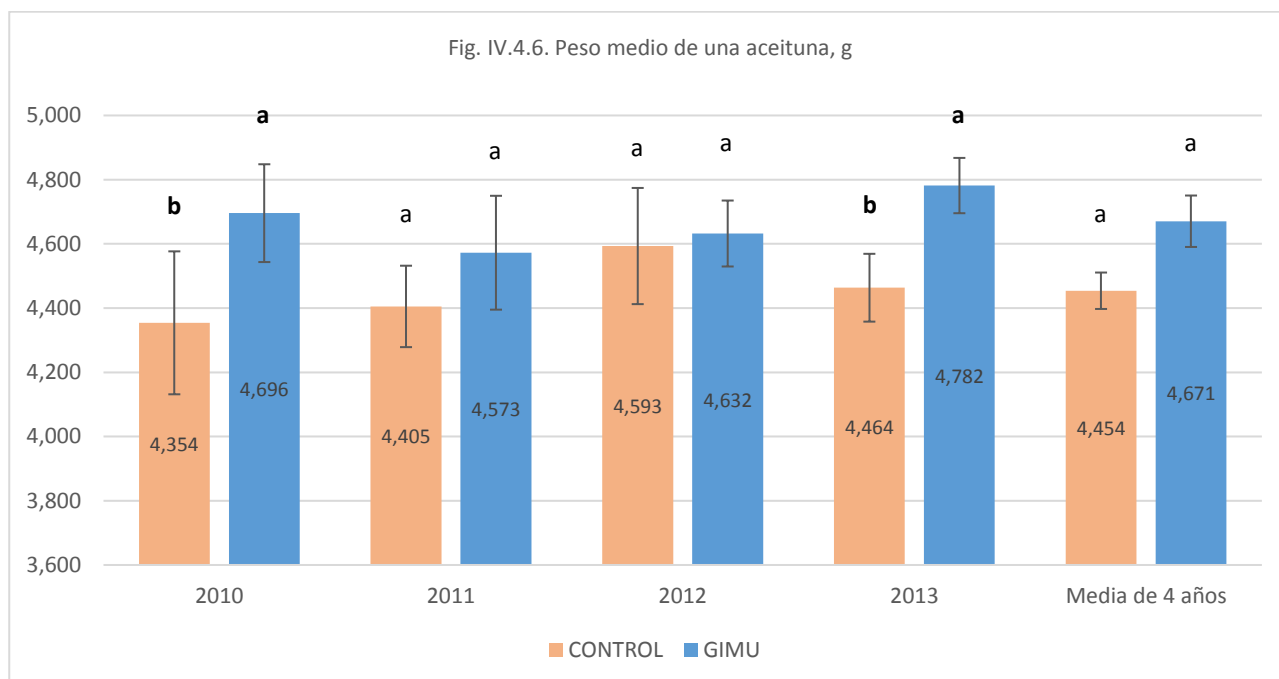
El peso medio de una aceituna en olivos tratados con GIMU ha sido mayor que en CONTROL en los años 2010 y 2013 (8 y 7% más) (Tab. IV.4.6, Fig. IV.4.6). En años 2011 y 2013 igual que en la media de 4 años no hubo diferencia

significativa entre las variantes, aunque las medias de la variante de GIMU en todos los casos ha sido mayor que la de GIMU. Estos datos muestran que GIMU en algunos años puede tener efecto estimulante sobre el peso medio de una aceituna.

Tab. IV.4.6. Peso medio de una aceituna, g

Variante	Años				
	2010	2011	2012	2013	Suma de 4 años
CONTROL	4,354	4,405	4,593	4,464	4,454
GIMU	4,696	4,573	4,632	4,782	4,671
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	0,342	0,167	0,039	0,318	0,216
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	7,8	3,8	0,8	7,1	4,9
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	b	a	a	b	a
GIMU	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	0,223	0,1268	0,1809	0,1056	0,0567
GIMU	0,1523	0,1773	0,1027	0,0861	0,0801
Valor P	0,0351	0,5843	0,8887	0,0006	0,1898

Fig. IV.4.6. Peso medio de una aceituna, g



La productividad de aceituna ha sido mayor en la variante de GIMU en todos los y en total de 4 años en comparación con CONTROL (Tab. IV.4.7, Fig. IV.4.7, Fig. IV.4.8). Estos datos demuestran que la aplicación de GIMU tiene efecto fuerte sobre la productividad de aceituna (mínimo 5% en año 2012 y máximo 23% en 2011).

Tab. IV.4.7. Productividad de aceitunas, kg/ha

Variante	Años				
	2010	2011	2012	2013	Suma de 4 años
CONTROL	1.404	4.076	7.146	8.363	20.990
GIMU	1.640	5.032	7.477	9.286	23.436
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	236	956	331	923	2446
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	16,8	23,4	4,6	11,0	11,7
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	143,53	433,11	320,14	222,92	1028,4
GIMU	155,18	431,17	278,69	247,34	862,63
Valor P	0,0114	0,0168	0,0268	0,0082	0,0012

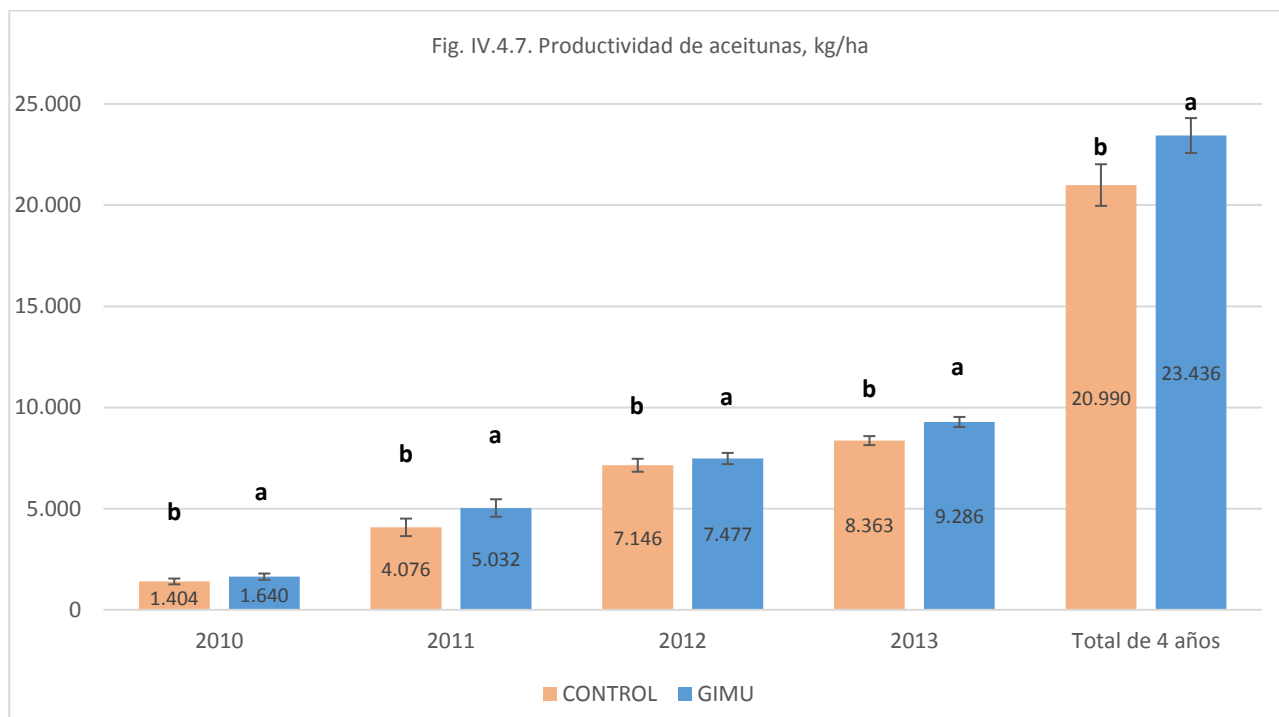


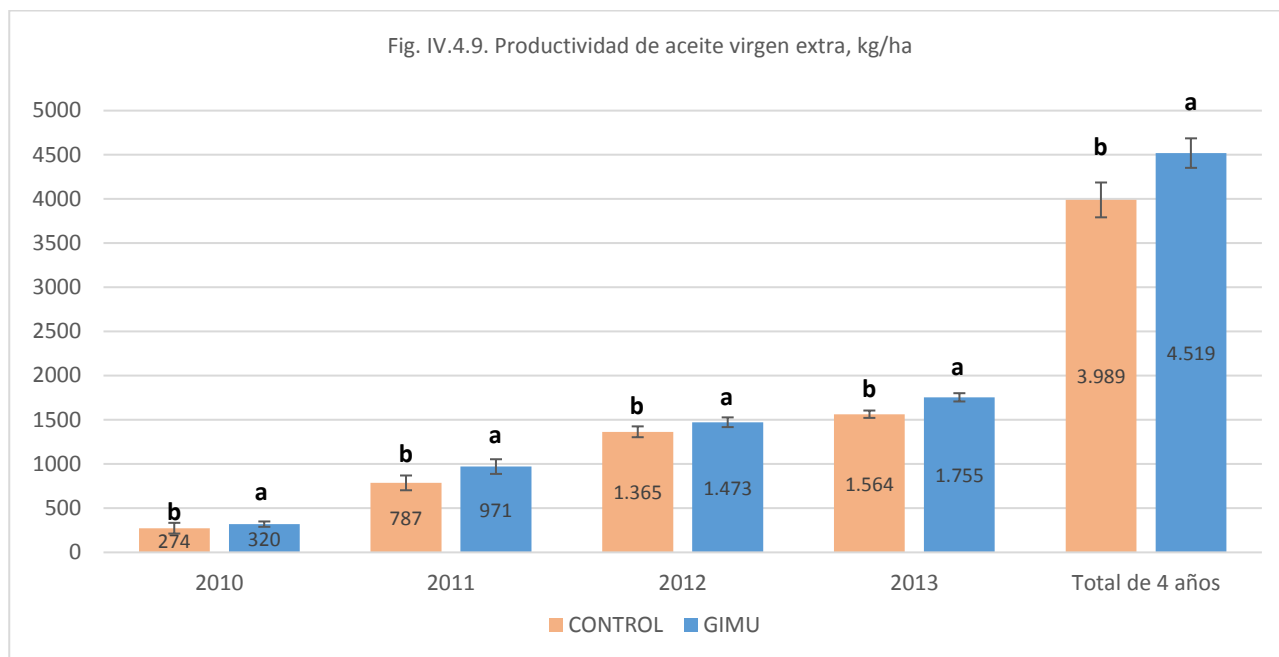
Fig. IV.4.8. Aspecto de las plantas de ensayo con la edad de 5 años (29 de octubre de 2013).

La productividad de aceite de oliva virgen extra ha sido mayor en la variante de GIMU en todos los y en suma de 4 años en comparación con CONTROL (Tab. IV.4.8, Fig. IV.4.9). Estos datos demuestran que la aplicación de GIMU tiene efecto fuerte sobre la productividad de aceite de oliva virgen extra (mínimo 8% en año 2012 y máximo 23% en 2011, 13% más en suma de 4 años de cultivo).

Tab. IV.4.8. Productividad de aceite virgen extra, kg/ha

Variante	Años				
	2010	2011	2012	2013	Suma de 4 años
CONTROL	274	787	1.365	1.564	3.989
GIMU	320	971	1.473	1.755	4.519
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	46	184	108	191	530
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	16,8	23,4	7,9	12,2	13,3
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	60,764	83,541	61,2	41,771	197,12
GIMU	30,382	83,113	54,972	46,828	167,02
Valor P	0,0116	0,0167	0,0056	0,0064	0,0008

Fig. IV.4.9. Productividad de aceite virgen extra, kg/ha

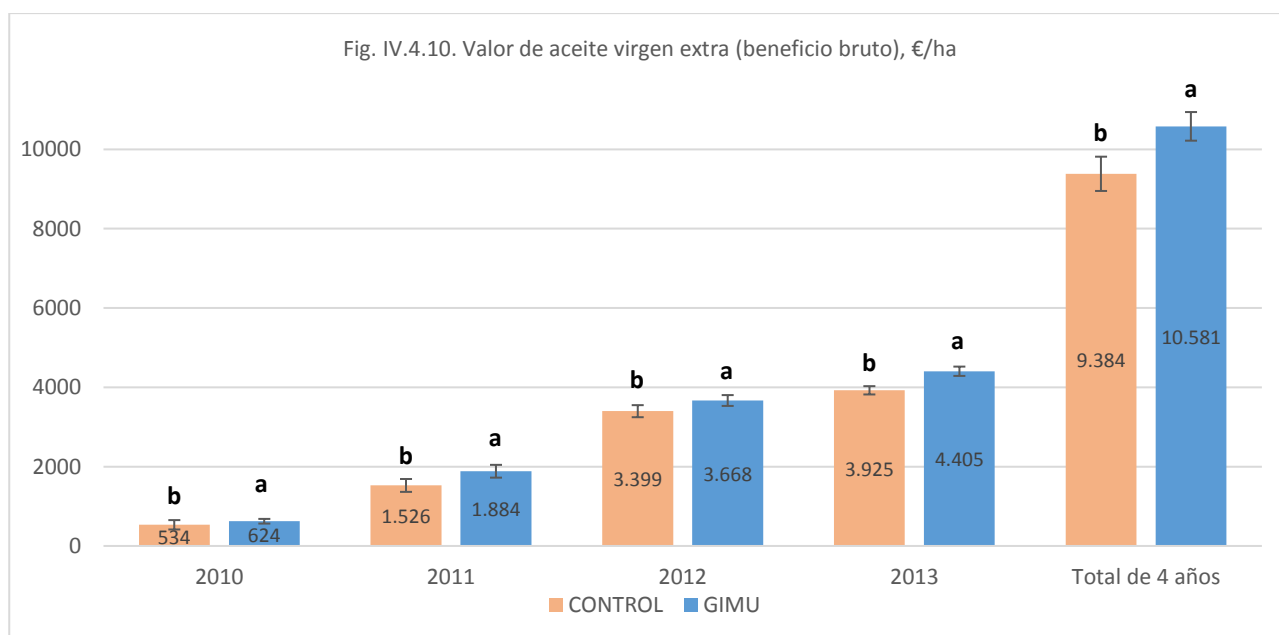


El valor (las ventas o beneficio bruto) de aceite de oliva virgen extra ha sido mayor en la variante de GIMU en todos los y en suma de 4 años en comparación con CONTROL (Tab. IV.4.9, Fig. IV.4.10). Estos datos demuestran que la aplicación de GIMU tiene efecto fuerte sobre el aumento de las ventas de aceite de oliva virgen extra (mínimo 8% en año 2012 y máximo 23% en 2011, 13% más en suma de 4 años de cultivo).

Tab. IV.4.9. Valor de aceite virgen extra (beneficio bruto), €/ha

Variante	Años				
	2010	2011	2012	2013	Suma de 4 años
CONTROL	534	1.526	3.399	3.925	9.384
GIMU	624	1.884	3.668	4.405	10.581
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	90	358	269	480	1.197
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	16,8	23,4	7,9	12,2	12,8
Precio de 1 kg de aceite virgen extra, €	1,95	1,94	2,49	2,51	-
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	118,18	162,21	152,13	104,51	432,21
GIMU	59,091	161,26	136,72	117,24	361,05
Valor P	0,0116	0,0168	0,0055	0,0063	0,0006

Fig. IV.4.10. Valor de aceite virgen extra (beneficio bruto), €/ha



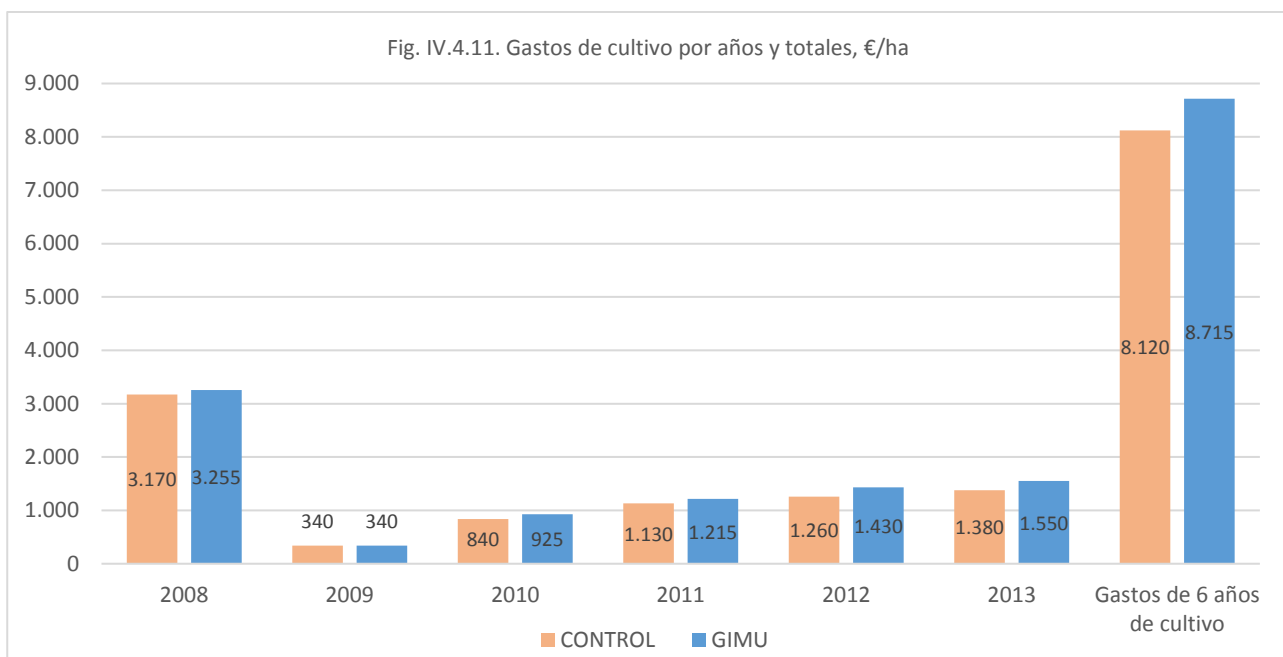
Los gastos calculados del cultivo de olivo superintensivo han sido mayores en la variante de GIMU: en la suma de 6 años superaron en 595€/ha a CONTROL o en 7% (Tab. IV.4.10, Fig. IV.4.11).

Tab. IV.4.10. Gastos de cultivo desglosados por categorías, años y totales, €/ha

CONTROL	2008	2009	2010	2011	2012	2013	TOTAL 6 años
Plantación, instalación de riego y fertirrigación, gastos generales, etc.	2870	0	0	0	0	0	2.870
Mantenimiento de suelo	33	33	33	33	33	33	198
Poda, entutorado y manejo de restos	71	35	67	145	145	145	608
Tratamientos fitosanitarios	16	32	47	63	80	94	332
Desbroce de malas hierbas	121	121	121	121	121	121	726
Fertirrigación y aplicación de fertilización	51	103	154	205	258	309	1.080
Recolección	0	0	394	531	583	630	2.138
Electricidad	8	16	24	32	40	48	168
Total, variante CONTROL	3.170	340	840	1.130	1.260	1.380	8.120

GIMU (los mismos gastos de CONTROL + GIMU)	2008	2009	2010	2011	2012	2013	TOTAL 6 años
Gastos adicionales de aplicación de GIMU	85	0	85	85	170	170	595
Total, variante GIMU	3.255	340	925	1.215	1.430	1.550	8.715
Diferencia absoluta (GIMU-CONTROL)	85	0	85	85	170	170	595
Diferencia relativa (GIMU/CONTROL), %	2,7	0,0	10,1	7,5	13,5	12,3	7,3

Fig. IV.4.11. Gastos de cultivo por años y totales, €/ha



Los beneficios netos han sido negativos en primeros tres años debido a la ausencia de cosecha o cosecha demasiado baja en año 2010 (Tab. IV.4.11, Fig. IV.4.12). En siguientes 3 años los beneficios netos han sido positivos. La variante de GIMU ha superado a CONTROL en años 2011 y 2013. En la suma de 6 años de cultivo los beneficios netos de en la variante con GIMU han superado a CONTROL en 602€/ha o en 48%.

Tab. IV.4.11. Beneficios o pérdidas netos (beneficios brutos menos gastos) por año y en suma de 6 años, €/ha

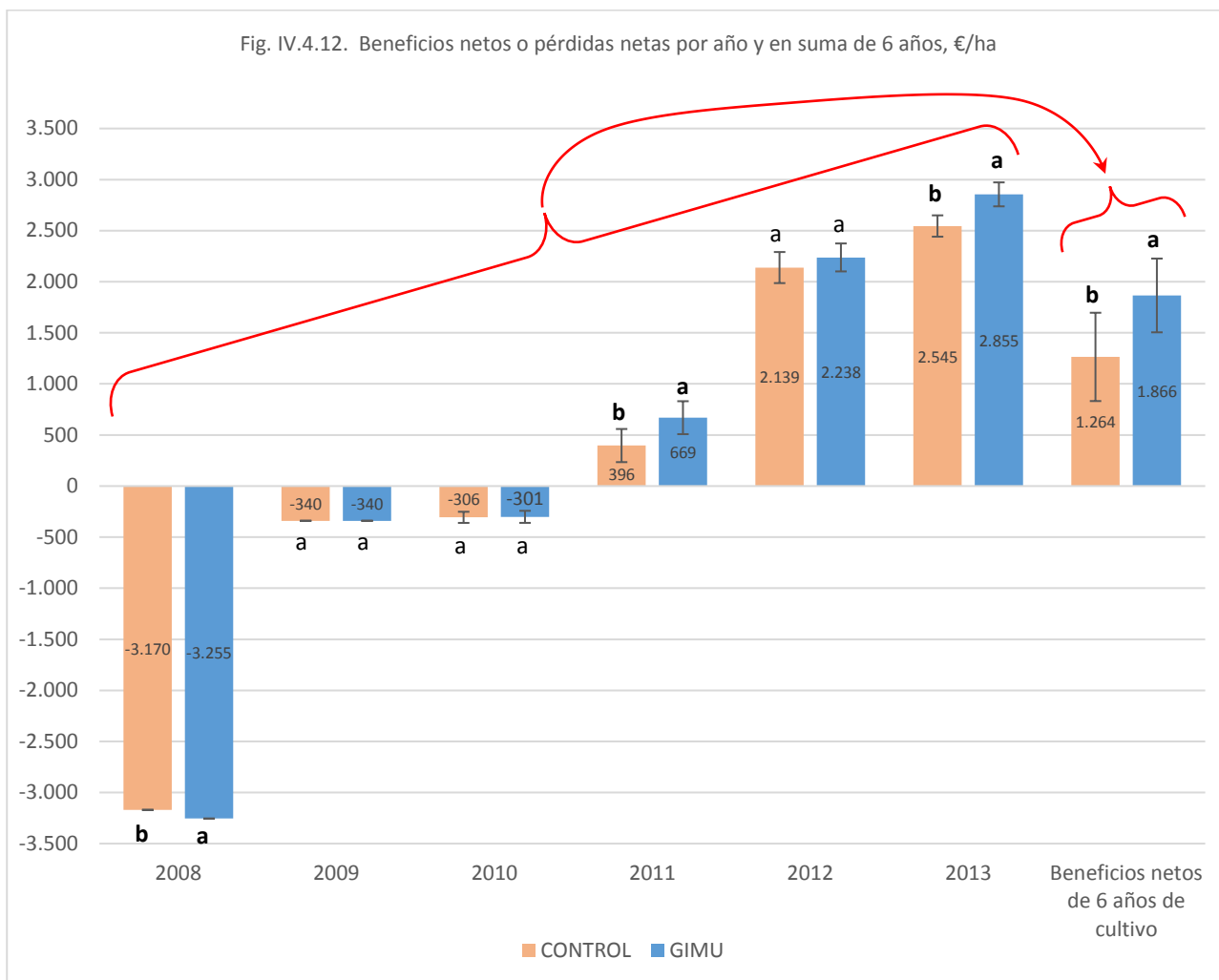
Variante	Años						
	2008	2009	2010	2011	2012	2013	Suma de 6 años
CONTROL	-3.170	-340	-306	396	2.139	2.545	1.264
GIMU	-3.255	-340	-301	669	2.238	2.855	1.866
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	-85	0	5	273	99	310	602
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	2,7	0,0	-1,6	68,9	4,6	12,2	47,6

Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05							
Variante							
CONTROL	b	a	a	b	a	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a

Error estándar de media (SE Mean)							
Variante							
CONTROL	0	0	54,536	162,21	152,13	104,51	432,21
GIMU	0	0	59,091	161,26	136,72	117,24	361,05

Valor P	<0,00005	<0,00005	0,7888	0,0345	0,0769	0,0211	0,0048
---------	----------	----------	--------	--------	--------	--------	--------

Fig. IV.4.12. Beneficios netos o pérdidas netas por año y en suma de 6 años, €/ha

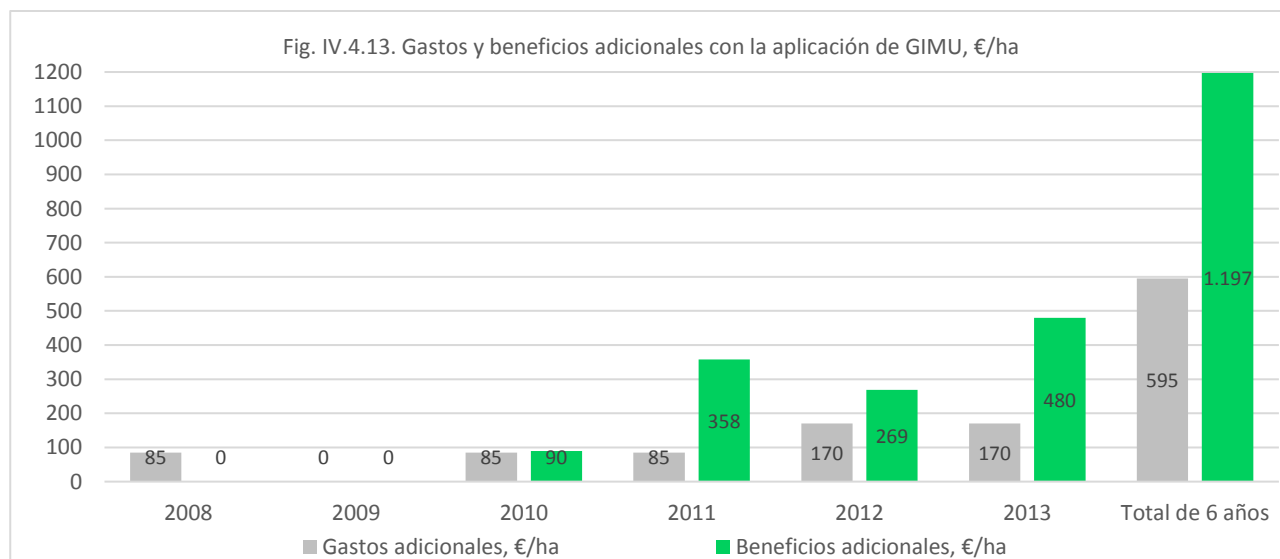


Los gastos adicionales en la variante con la aplicación de GIMU (Tab. IV.4.12, Fig. IV.4.13) superaron los beneficios adicionales solo en primera aplicación (2008), en las aplicaciones posteriores (2010, 2011, 2012, 2013) los beneficios adicionales eran mayores que los gastos adicionales. Aunque en la suma de 6 años los gastos en GIMU han subido hasta 595 €/ha, sus aplicaciones han aportado beneficios adicionales de 1.197 €/ha, lo que finalmente proporciona beneficios extra de 602€/ha.

Tab. IV.4.12. Gastos y beneficios adicionales con la aplicación de GIMU, €/ha

Variante	Años						Suma de 6 años
	2008	2009	2010	2011	2012	2013	
Gastos adicionales, €/ha	85	0	85	85	170	170	595
Beneficios adicionales, €/ha	0	0	90	358	269	480	1.197

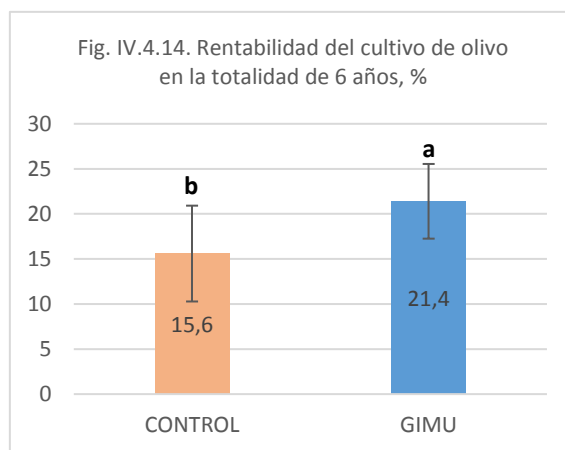
Fig. IV.4.13. Gastos y beneficios adicionales con la aplicación de GIMU, €/ha



Con la aplicación de GIMU la rentabilidad de cultivo en 6 años ha aumentado desde 15,6% (CONTROL) hasta 21,4% (GIMU) superando a CONTROL en 38% (Tab. IV.4.13, Fig. IV.4.14).

Tab. IV.4.13. Rentabilidad del cultivo de olivo en la total de 6 años, %

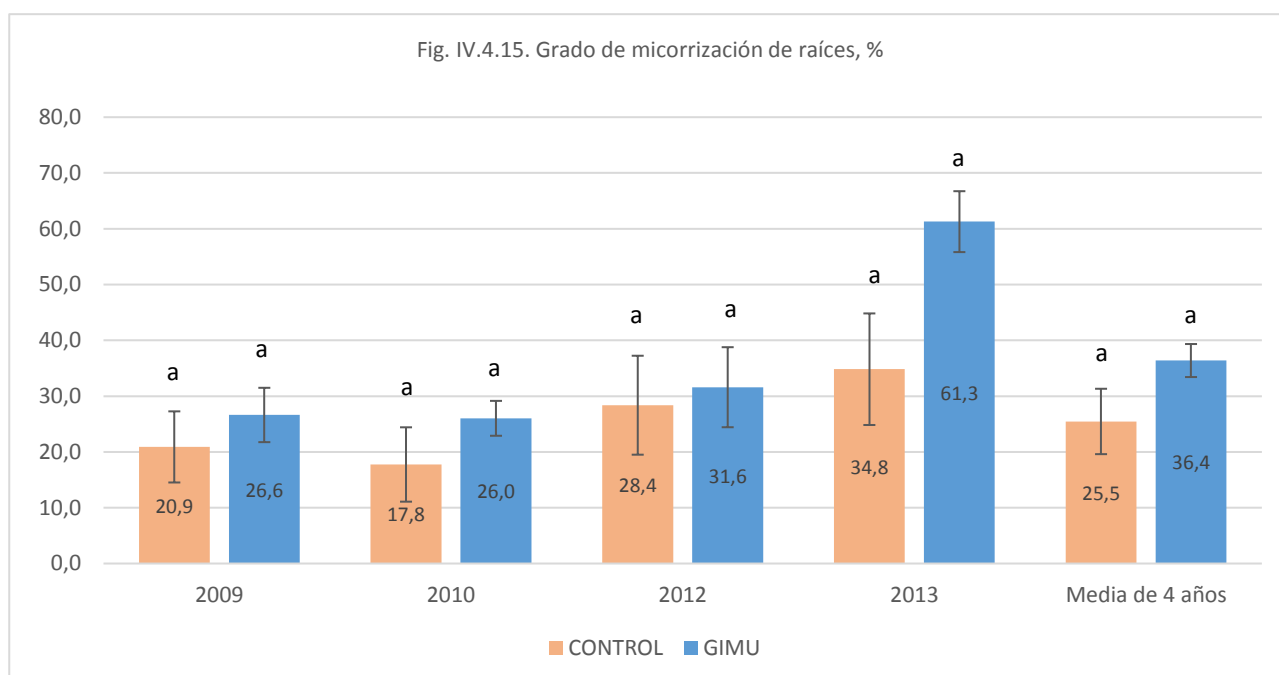
Variante	Rentabilidad de 6 años
CONTROL	15,6
GIMU	21,4
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	5,8
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	37,5
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$	
Variante	
CONTROL	b
GIMU	a
Error estándar de media (SE Mean)	
CONTROL	5,3169
GIMU	4,1439
Valor P	0,0190



La micorrización en todos los años de mediciones ni la micorrización media no ha variado entre las variantes según los cálculos estadísticos (Tab. IV.4.14, Fig. IV.4.15).

Tab. IV.4.14. Grado de micorrización de raíces, %

Variante	Años				
	2009	2010	2012	2013	Media de 4 años
CONTROL	20,9	17,8	28,4	34,8	25,5
GIMU	26,6	26,0	31,6	61,3	36,4
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	5,7	8,3	3,2	26,5	10,9
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	27,4	46,6	11,4	76,0	42,9
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
Variante	a	a	a	a	a
CONTROL	a	a	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	6,3743	6,6651	8,8685	9,9979	5,8599
GIMU	4,869	3,1277	7,1716	5,4596	2,9611
Valor P	0,4203	0,4132	0,8383	0,1351	0,2649



Ensayo 5. Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo, el estatus nutricional y la producción integrada de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2015 y 2018

Objetivo del ensayo

Este experimento pretende determinar cómo influye GIMU en el crecimiento vegetativo, producción de aceitunas y calidad de aceitunas, producción de aceite en olivo de variedad Picual con el cultivo en producción integrada desde el trasplante hasta la edad de 4 años. En cierta medida este ensayo complementa el ensayo 4 aunque el tipo de terreno y la tecnología de cultivo son algo diferentes.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio de Benamaurel, provincia de Granada, España, en un campo de producción integrada de olivos de la variedad Picual, con el marco de plantación intensivo 7x7m (204 árboles/ha), riego por goteo (2 goteros por árbol con caudal total de 8L/h). El suelo es nivelado artificialmente para obtener terrazas planas (Fig. IV.5.1), la parcela tiene dos niveles de terreno – terraza baja es de suelo franco-arcilloso (pH 8,1, N – 951 mg/kg, P – 14,8 mg/kg; K – 287 mg/kg) con pocas piedras con el cultivo de hortalizas en los años anteriores (3 bloques de ensayo distribuidos aleatoriamente); terraza alta es un monte nivelado con suelo tipo regosol calcáreo (pH 8,3, N – 692 mg/kg, P – 9,3 mg/kg; K – 314 mg/kg), franco arcilloso muy pedregoso (otros 3 bloques).



Fig. IV.5.1. Aspecto de las plantas de olivo recién plantadas en uno de los bloques del ensayo– abril de 2015, inicio del ensayo.

El ensayo empezó en diciembre de 2014, cuando se realizó el trasplante de los plantones de olivo con cepellón cubierto en sustrato de lima. Para el ensayo han sido elegidos los plantones con la altura y diámetro de tronco similares.

El ensayo consta de 2 variantes distribuidos en 6 bloques (repeticiones) debido a la heterogeneidad de las condiciones de suelo (Fig. IV.5.2). Cada bloque se sitúa en el suelo de las mismas características. Las variantes son 1) CONTROL; 2) GIMU (Tab. IV.5.1). En cada unidad experimental han sido elegidos 4 árboles de tamaños similares para realizar las mediciones.

Tabla IV.5.1. Variantes del ensayo 5: Influencia de GIMU en el crecimiento vegetativo, el estatus nutricional y la producción integrada de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2015 y 2018

Variante	Descripción
1) CONTROL	Manejo típico del cultivo en riego por goteo.
2) GIMU	Igual que CONTROL más aplicaciones de GIMU a 0,5 L/ha en los años 2015, 2016, 2017, 2018 (en primavera, por inyección al suelo a lado de los goteros para simular la aplicación de riego por goteo)

Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Altura de los árboles, cm; Diámetro de tronco, mm; Daño por el frío (-11°C durante varias noches del final de diciembre de 2015), evaluado 27/1/2016, puntos; Cantidad de ramos por un árbol (27/1/2016), unidades; Longitud total de ramos por un árbol (27/1/2016), cm; Volumen de copa, L; Cantidad de aceitunas por árbol, unidades; Peso medio de una aceituna, g; Productividad de aceitunas, kg/ha; Rendimiento graso (total y de aceite de oliva virgen extra, AOVE), %; Producción de aceite virgen extra, kg/ha; Valor de aceite virgen extra (beneficios brutos) (10/11/2017), €/ha; Contenido de nutrientes (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, B) en la materia seca

de aceituna (recolecciones de 2016 y 2017), % p/p o mg/kg; Micorrización de las raíces, %. La metodología de medición del último parámetro está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.



Fig. IV.5.2. Distribución de los bloques (repeticiones) del ensayo 5. El color verde representa la variante CONTROL, azul – GIMU. Los puntos representan los árboles de las mediciones (4 árboles por cada unidad experimental).

Resultados del ensayo 5

No hubo diferencias según análisis estadístico de Fisher LSD ($\alpha=0,05$) entre las variantes GIMU y CONTROL – en los años 2015, 2016 y 2017 (Tab. IV.5.2, Fig. IV.5.3, Fig. IV.5.4). En 2018 la micorrización de la variante con GIMU superó a CONTROL en 153,5%. Para la micorrización media de 4 años no hubo una diferencia significativa.

Estos resultados demuestran que la aplicación de GIMU puede aumentar el porcentaje de la micorrización de las raíces de olivo (como en el año 2018) y que existe una dispersión de datos muy alta para este parámetro en este ensayo (en los años 2015, 2016, 2017 y en la media de 4 años).

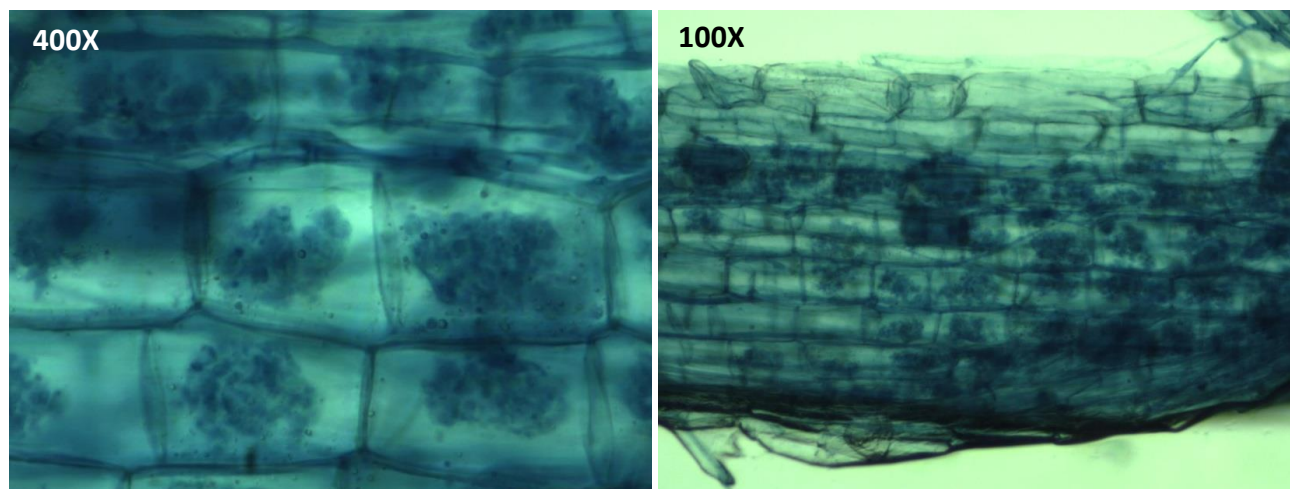
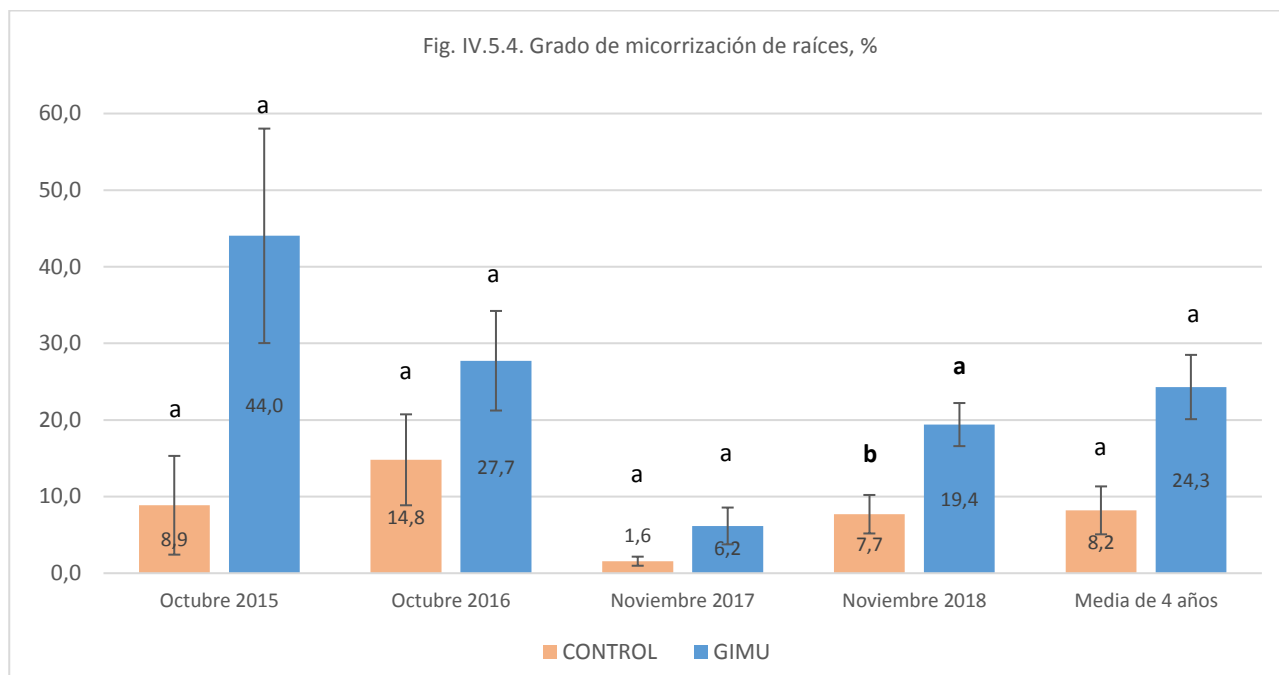


Fig. IV.5.3. Aspecto de los arbuscúlos de micorriza arbuscular dentro de las células de raíz de olivo de variedad Picual tratado con GIMU (400 y 100 aumentos) (octubre de 2015).

Tab. IV.5.2. Grado de micorrización de raíces, %

Variante	Octubre 2015 Año 1	Octubre 2016 Año 2	Noviembre 2017 Año 3	Noviembre 2018 Año 4	Media de 4 años
CONTROL	8,9	14,8	1,6	7,7	8,2
GIMU	44,0	27,7	6,2	19,4	24,3
<i>Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)</i>	<i>35,2</i>	<i>12,9</i>	<i>4,6</i>	<i>11,8</i>	<i>16,1</i>
<i>Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %</i>	<i>396,6</i>	<i>87,4</i>	<i>293,6</i>	<i>153,5</i>	<i>195,9</i>
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	a	a	a	b	a
GIMU	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	6,4439	5,9355	0,5925	2,5129	3,129
GIMU	13,998	6,4993	2,403	2,8109	4,1955
Valor P	0,1971	0,0651	0,2434	0,0297	0,1307

Fig. IV.5.4. Grado de micorrización de raíces, %



Aunque en 1^{er}, 2^{do}, 3^{er} y 4^{to} año del crecimiento la altura media en la variante con GIMU ha sido por encima de CONTROL - según los datos estadísticos no hubo diferencias entre las variantes (Tab. IV.5.3, Fig.IV.5.5).

Tab. IV.5.3. Altura de los árboles de olivo de var. Picual, cm

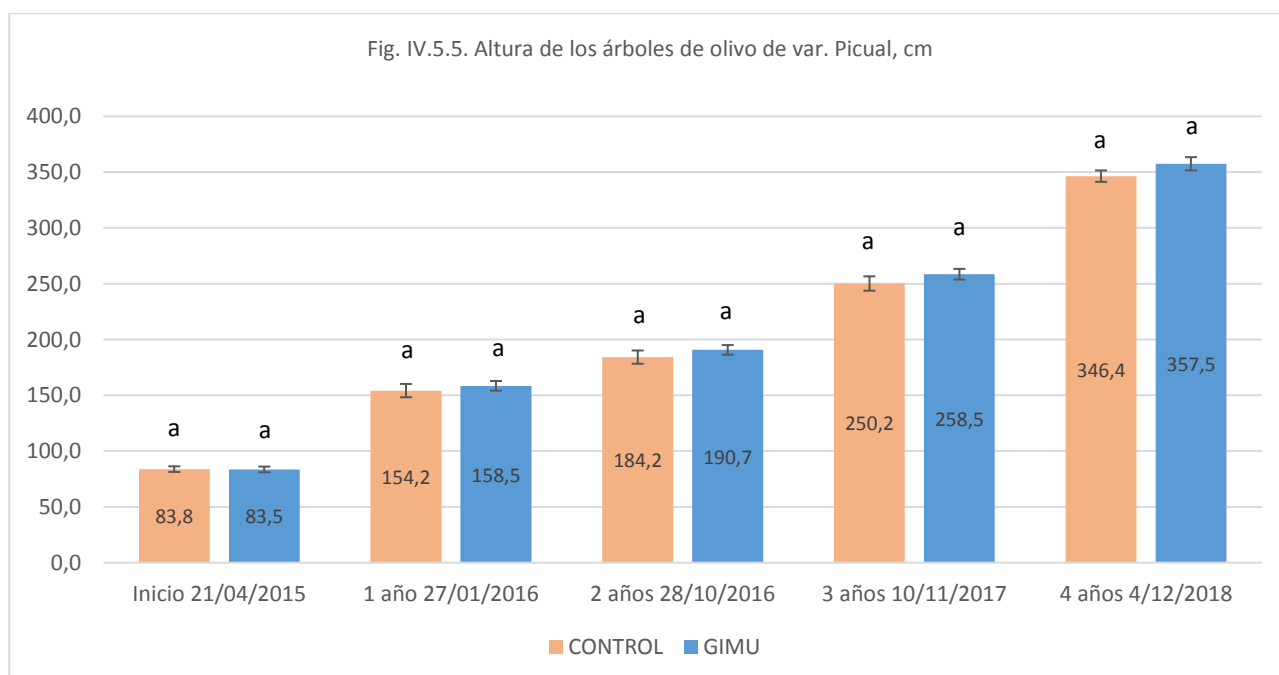
Variante	Años				
	Inicio 21/04/2015	1 año 27/01/2016	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 4/12/2018
CONTROL	83,8	154,2	184,2	250,2	346,4
GIMU	83,5	158,5	190,7	258,5	357,5
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	-0,3	4,3	6,5	8,3	11,1
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	-0,35	2,78	3,51	3,33	3,2

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	a	a	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	2,51	5,959	5,959	6,4335	5,1147
GIMU	2,55	4,328	4,328	4,7831	5,9207

Valor P	0,1580	0,5122	0,3526	0,2892	0,0535
---------	--------	--------	--------	--------	--------

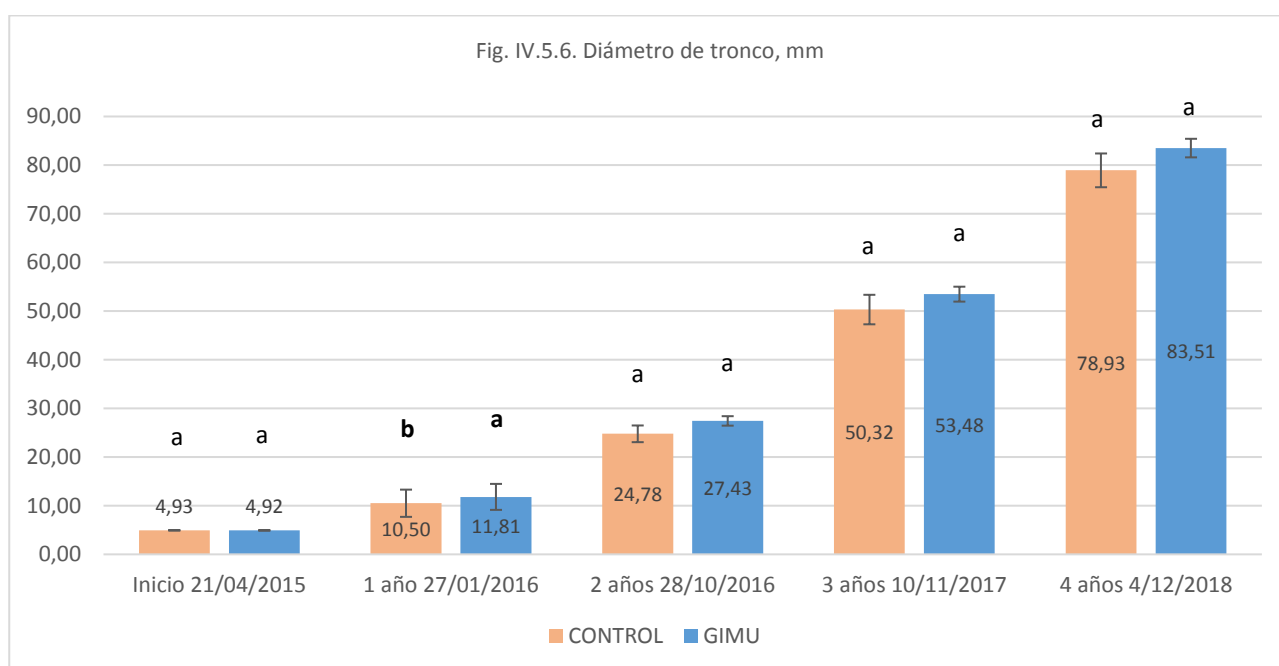
Fig. IV.5.5. Altura de los árboles de olivo de var. Picual, cm



El diámetro de tronco ha sido mayor en la variante con GIMU en primer año de crecimiento de olivos superando a CONTROL en 1,3mm (12,4% más) (Tab. IV.5.4, Fig. IV.5.6). En el segundo, tercer y cuarto año no hubo diferencias significativas.

Tab. IV.5.4. Diámetro de tronco, mm

Variante	Años				
	Inicio 21/04/2015	1 año 27/01/2016	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 4/12/2018
CONTROL	4,93	10,50	24,78	50,32	78,93
GIMU	4,92	11,81	27,43	53,48	83,51
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	-0,01	1,30	2,65	3,17	4,58
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	-0,25	12,42	10,70	6,29	5,8
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	a	a	a	a	a
GIMU	a	b	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	0,0473	2,8	1,7161	3,0346	3,4714
GIMU	0,0502	2,67	0,9748	1,5305	1,9079
Valor P	0,2031	0,0106	0,1189	0,2000	0,0571



El volumen de copa aumentó 36% en primer año debido a la aplicación de GIMU (Tab. IV.5.5, Fig. IV.5.7, Fig. IV.5.8, Fig. IV.5.9). En 2 y 3 años no hubo diferencias probadas estadísticamente. En cuarto año el volumen de copa en la variante de GIMU superó en 19% a CONTROL.

Tab. IV.5.5. Volumen de copa, L

Variante	1 año 27/01/2016	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 4/12/2018
CONTROL	103	971	4183	12637
GIMU	141	1201	4924	15052
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	37,26	230,08	740,60	2415
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	36,03	23,70	17,70	19,11
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
Variante	1 año 27/01/2016	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 4/12/2018
CONTROL	b	a	a	b
GIMU	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)				
Variante	1 año 27/01/2016	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 4/12/2018
CONTROL	22,27	140,43	473,24	880,57
GIMU	20,87	126,99	390,02	893,56
Valor P	0,0219	0,1040	0,1346	0,0341

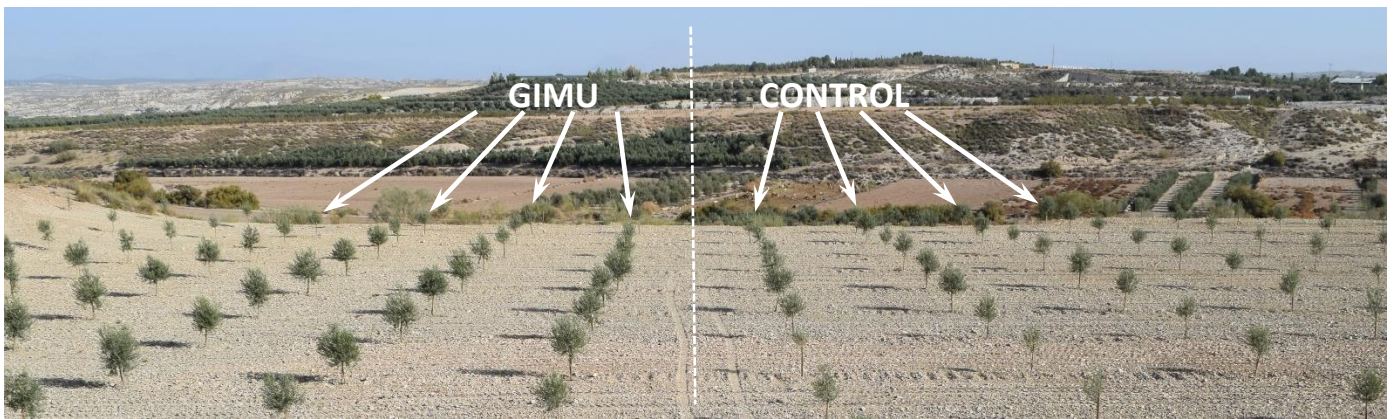
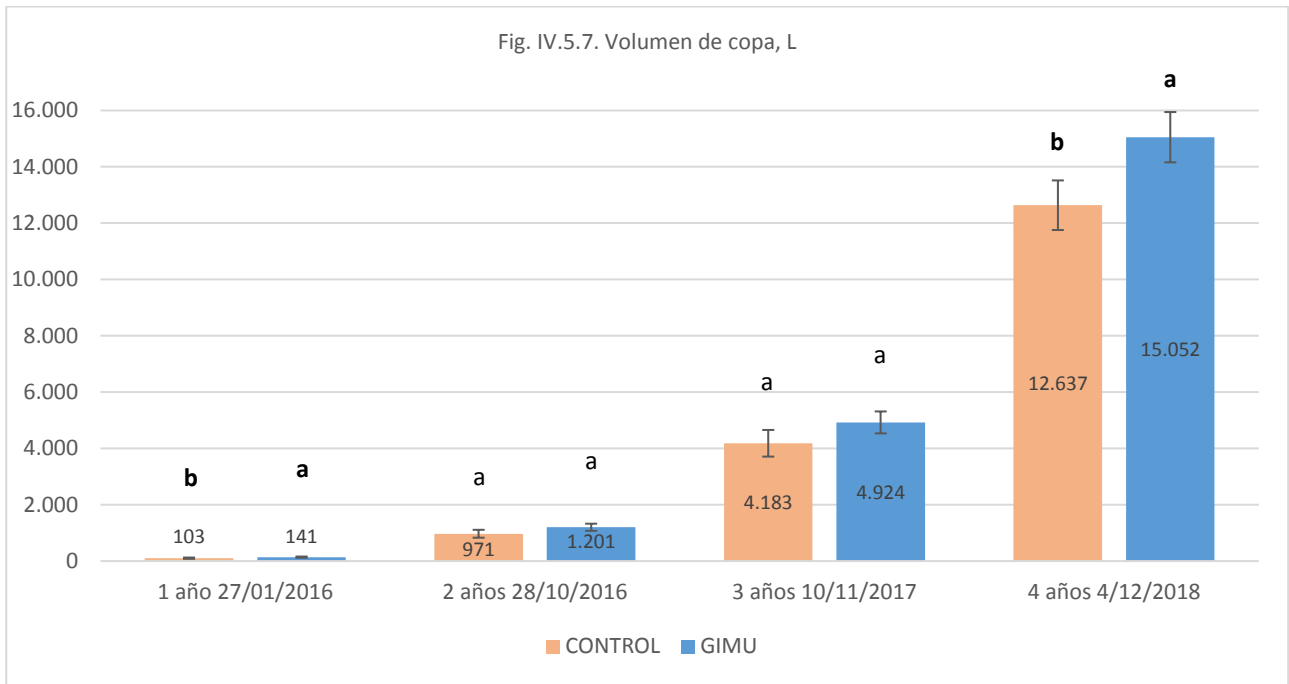


Fig. IV.5.8. Aspecto de los árboles en las variantes GIMU y CONTROL en el día de la recolección, 28/10/2016 (2 años). Mayor productividad de los olivos en la variante con GIMU.

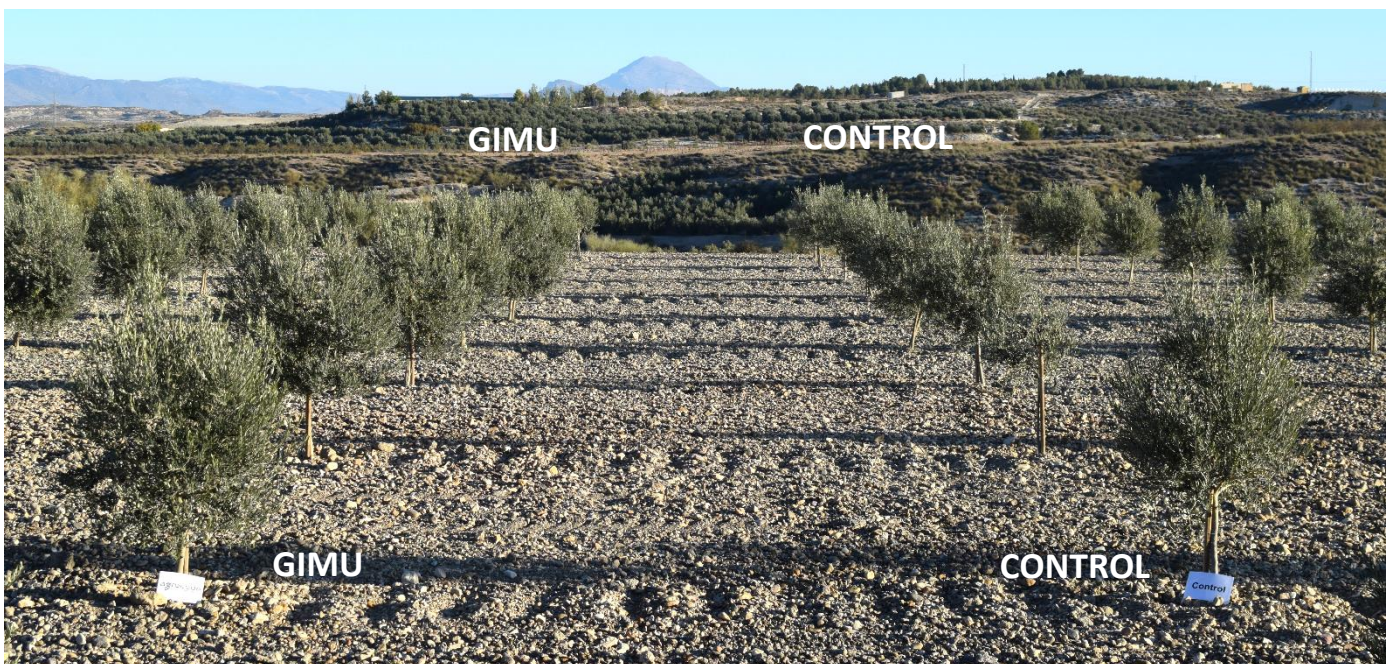


Fig. IV.5.9. Aspecto de los árboles las variantes GIMU y CONTROL en el día de la recolección, 10/11/2017 (3 años). Mayor productividad de los olivos en la variante con GIMU.

La aplicación de GIMU ha permitido reducir en 26,9% los daños ocasionados por heladas fuertes (hasta -11°C durante varias noches en final de diciembre de 2015) (Tab. IV.5.6, Fig. IV.5.10, Fig. IV.5.11, Fig. IV.5.12). Estos datos demuestran un efecto protector de GIMU contra las temperaturas bajas.

Tab. IV.5.6. Daño por el frío (-11°C durante varias noches del final de diciembre de 2015), evaluado 27/1/2016, puntos

Variante	Daños por el frío, puntos
	1 año 27/01/2016
CONTROL	1,08
GIMU	0,79
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	-0,29
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	-26,92
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$
CONTROL	a
GIMU	b
Variante	Error estándar de media (SE Mean)
CONTROL	0,0833
GIMU	0,0768
Valor P	0,0127

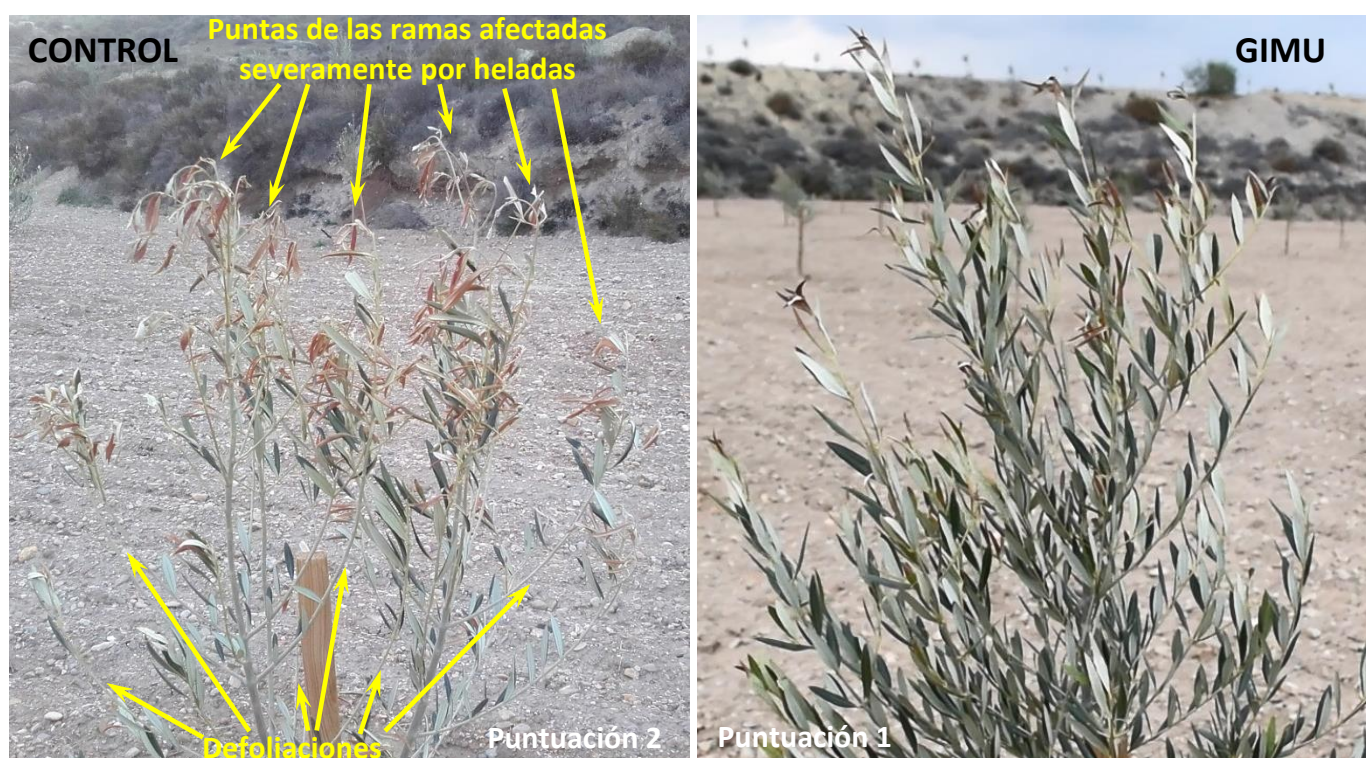
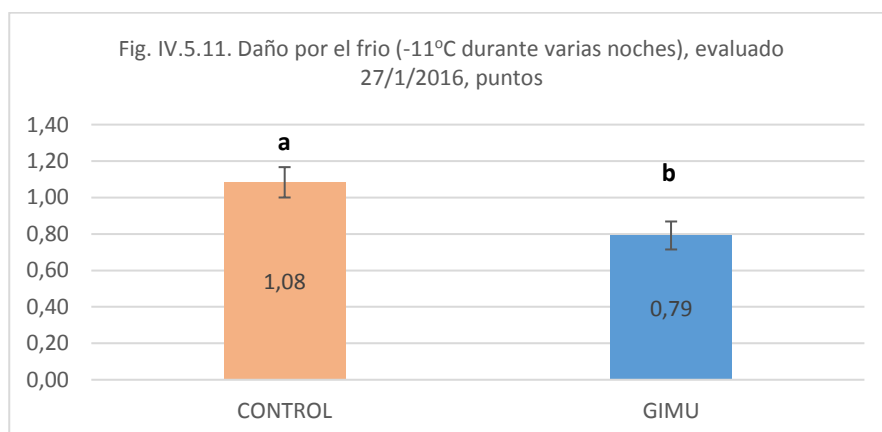


Fig. IV.5.10. Aspecto de los árboles en las variantes CONTROL y GIMU en el día 27/1/2016 tras sufrir unas heladas de -11°C en final de diciembre de 2015. Los olivos tratados con GIMU aguantaron mejor el efecto negativo de las heladas presentando menor nivel de daños en las puntas de ramas y casi sin tener defoliaciones a diferencia de CONTROL.



Nota. Escala de daños: 0 - sin afectación de brotes; 1 - brotes secos en puntas ("quemados" por el frío en sus puntas, primeros 2 cm), daños leves; 2 - brotes secos en la totalidad de la parte tierna (2-10 cm desde la punta), daños medios; 3 - daños mayores al punto 2 (no observados en este ensayo).

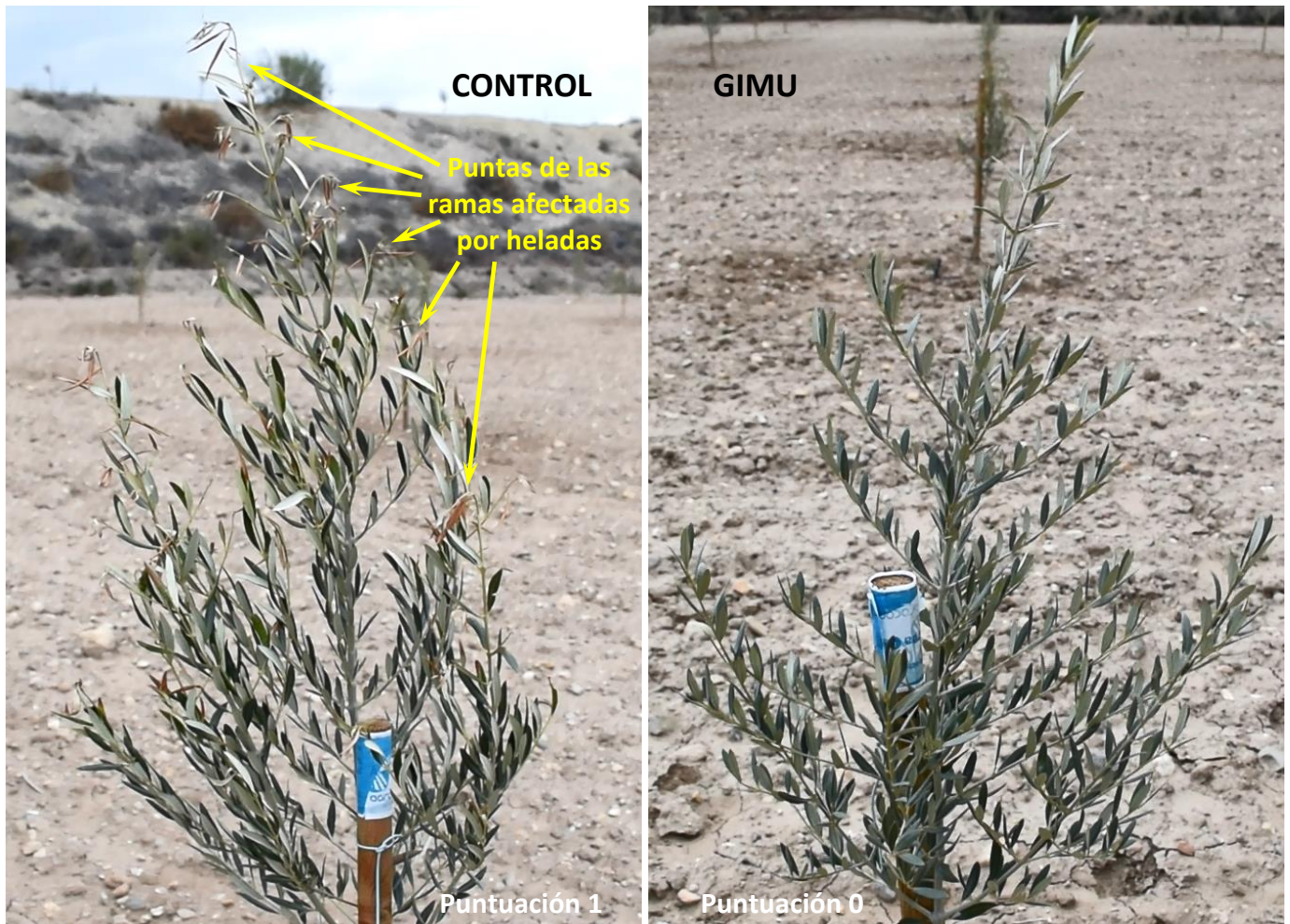
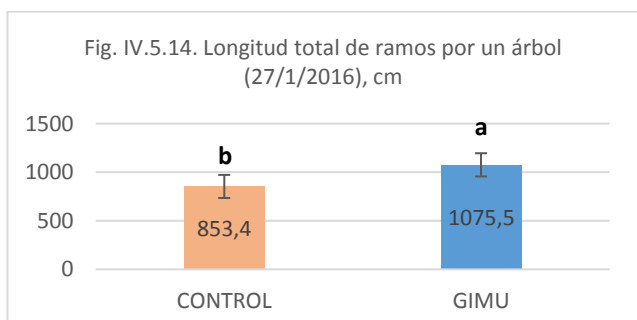
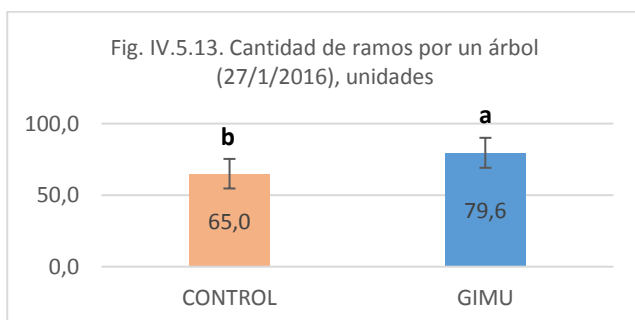


Fig. IV.5.12. Aspecto de los árboles en las variantes CONTROL y GIMU en el día 27/1/2016 tras sufrir unas heladas de -11°C en final de diciembre de 2015. El olivo tratado con GIMU no tiene signos visibles de daño ocasionado por temperaturas bajas (puntuación 0), mientras que el olivo de control tiene puntas de ramas secas (puntuación 1).

La aplicación de GIMU aumentó la cantidad de ramos en un árbol en 22,5% (Tab. IV.5.7, Fig. IV.5.13) y la longitud de ramos en un árbol en 26% (Fig. IV.5.14, Fig. IV.5.8), lo que demuestra el poder bioestimulante de este gel inoculante micorrícico arbuscular de última generación.

Tab. IV.5.7. Cantidad de ramos (unidades) y longitud total de ramos (cm) por un árbol (27/1/2016, 1 año)

Variante	Cantidad de ramos por árbol	Longitud de ramos por árbol, cm
CONTROL	65,0	853,4
GIMU	79,6	1075,5
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	14,63	222,08
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	22,50	26,02
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
CONTROL	a	a
GIMU	b	b
Error estándar de media (SE Mean)		
CONTROL	10,33	118,75
GIMU	10,48	119,55
Valor P	0,0227	0,0426

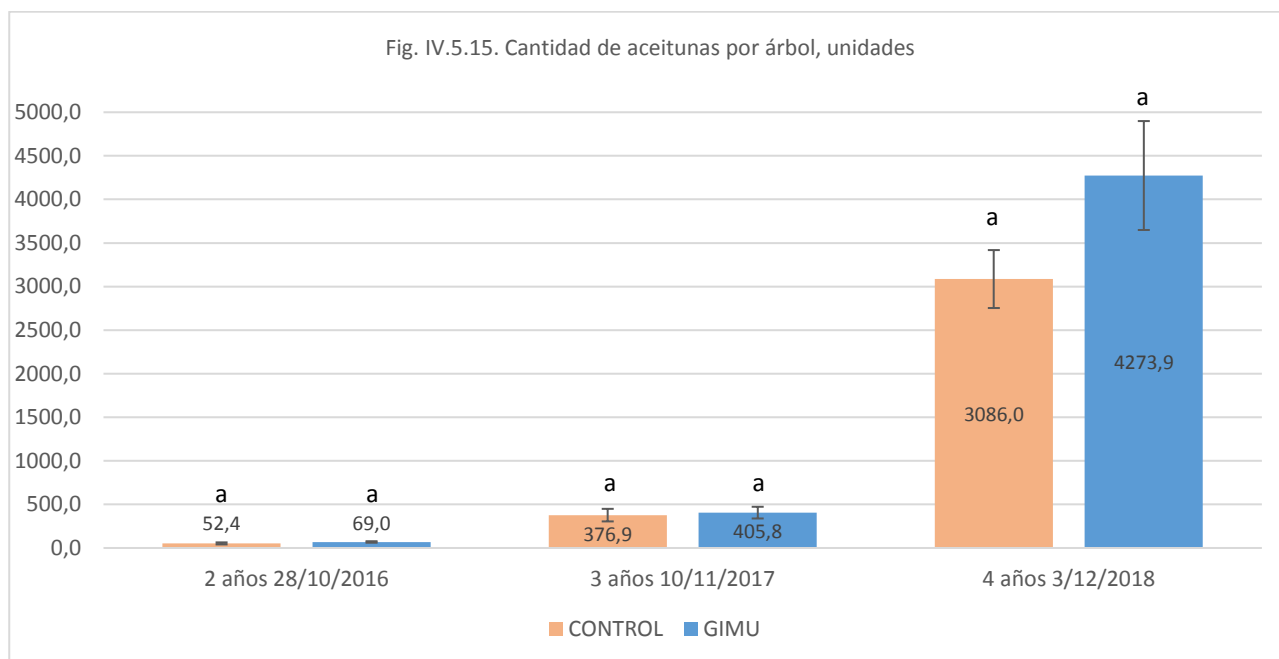


No hubo diferencias comprobadas estadísticamente (Fidher LSD, $\alpha=0,05$) en la cantidad de aceitunas recolectadas por un árbol en los tres años de recolección (Tab. IV.5.8, Fig. IV.5.15).

Tab. IV.5.8. Cantidad de aceitunas por árbol, unidades

Variante	Años		
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
CONTROL	52,4	376,9	3086,0
GIMU	69,0	405,8	4273,9
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	16,54	28,88	1187,9
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	31,56	7,66	38,49
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
CONTROL	a	a	a
GIMU	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)		
CONTROL	11,9	72,09	332,38
GIMU	8,5443	67,099	624,96
Valor P	0,0996	0,2479	0,0791

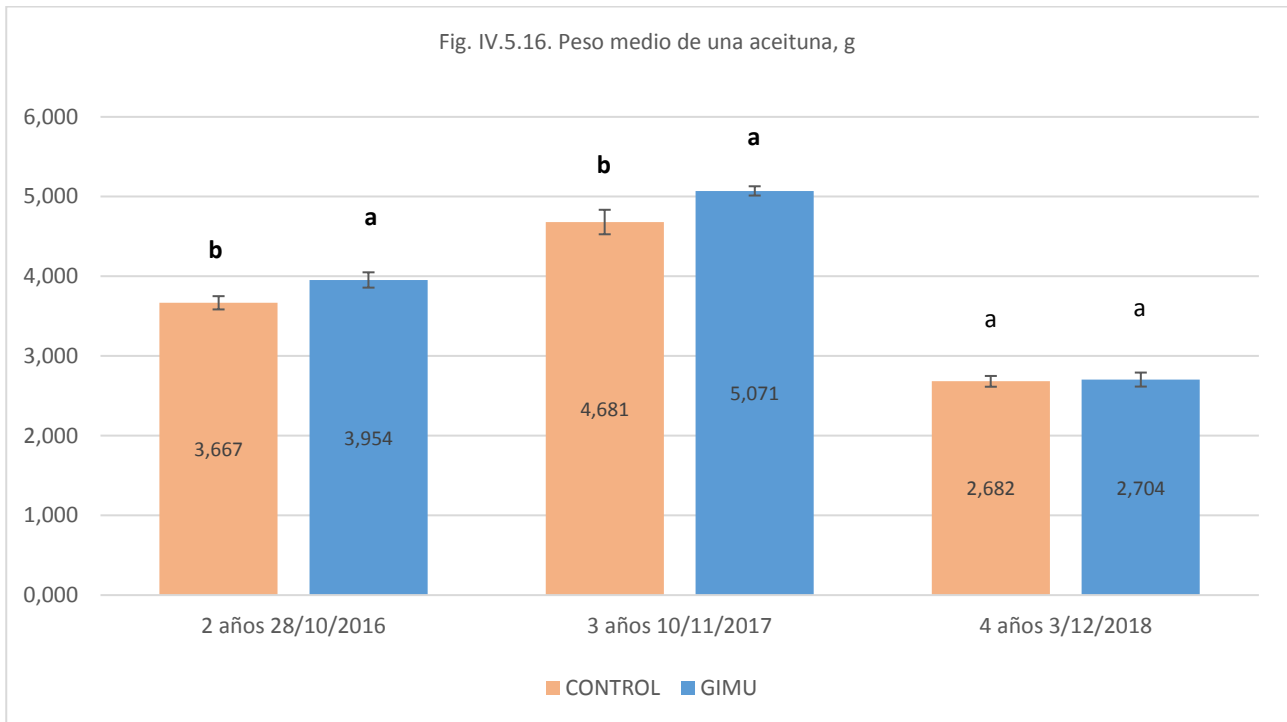
Fig. IV.5.15. Cantidad de aceitunas por árbol, unidades



En el 2^{do} y 3^{er} año del cultivo el peso medio de una aceituna ha sido mayor 7,8% y 8,3% en la variante con GIMU (Tab. IV.5.9., Fig. IV.5.16), en el cuarto año del cultivo no hubo diferencia estadísticamente significativa entre las variantes.

Tab. IV.5.9. Peso medio de una aceituna, g

Variante	Años		
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
CONTROL	3,667	4,681	2,682
GIMU	3,954	5,071	2,704
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	0,29	0,39	0,022
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	7,81	8,34	0,84
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
CONTROL	b	b	a
GIMU	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)		
CONTROL	0,0832	0,1537	0,0676
GIMU	0,0961	0,0581	0,0878
Valor P	0,0246	0,0308	0,7693



En los tres años de recolección la productividad de aceitunas ha sido mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.5.18, Fig. IV.5.8, Fid. IV.5.9, Fid. IV.5.17) superando a CONTROL en 43, 17 y 38% respectivamente.

Tab. IV.5.10. Productividad de aceitunas, kg/ha

Variante	Años		
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
CONTROL	39,4	353,0	1641,0
GIMU	56,2	414,0	2258,8
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	16,83	61,03	617,8
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	42,71	17,29	37,65

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
CONTROL	b	b	b
GIMU	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)		
CONTROL	8,8516	63,497	139,29
GIMU	7,7542	63,933	256,31

Valor P	0,0363	0,289	0,0477
---------	--------	-------	--------

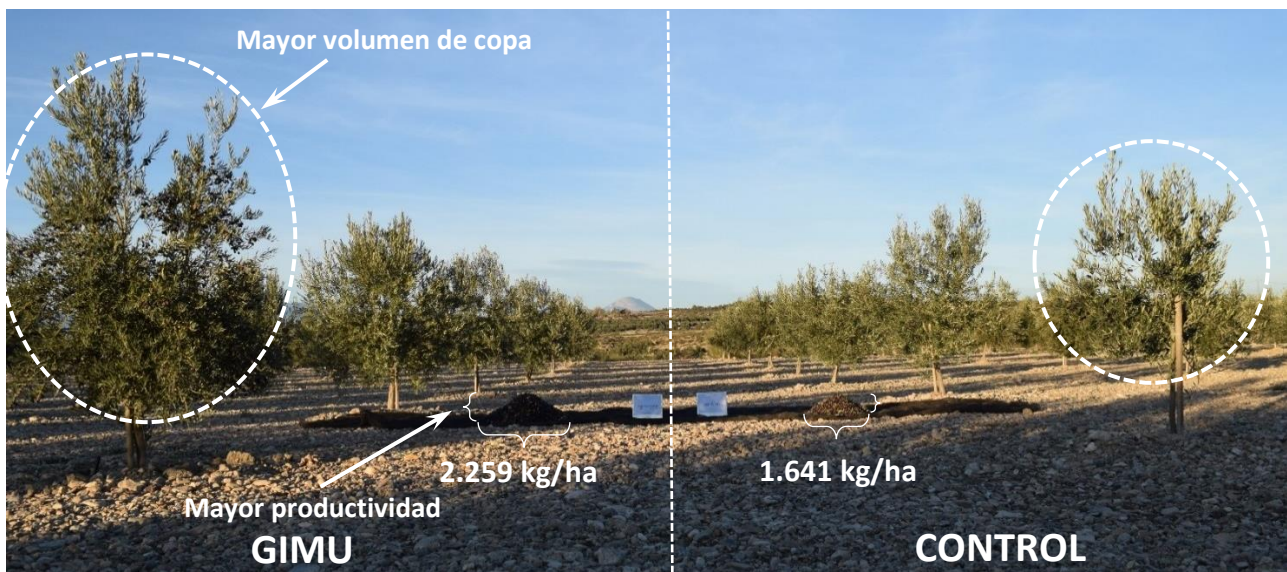
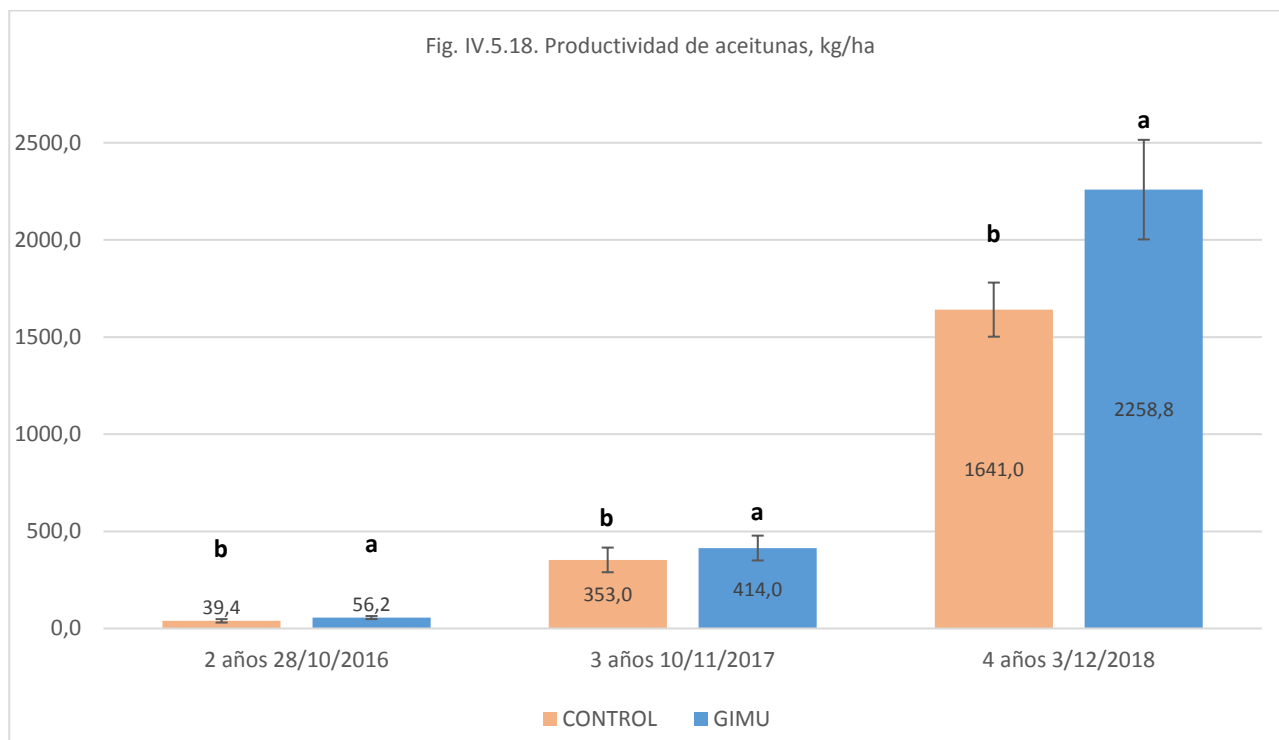


Fig. IV.5.17. Aspecto de los árboles y de la cantidad de aceitunas recolectadas en un bloque del ensayo con las variantes GIMU y CONTROL (día 3/12/2018, edad 4 años). Observamos mucho mayor vigor y mayor productividad de los olivos con GIMU.



El rendimiento graso tanto total e el rendimiento graso de aceite virgen extra han sido mayores en la variante con GIMU en los tres años de recolecciones (Tab. IV.5.11, Fig. IV.5.19, Fog. IV.5.20).

Tab. IV.5.11. Rendimiento graso de aceitunas, %

Variante	Rendimiento graso total - 2 años 28/10/2016	Rendimiento graso total - 3 años 10/11/2017	Rendimiento graso total - 4 años 3/12/2018	Rendimiento graso de aceite virgen extra - 2 años 28/10/2016	Rendimiento graso de aceite virgen extra - 3 años 10/11/2017	Rendimiento graso de aceite virgen extra - 4 años 3/12/2018
CONTROL	13,1	20,1	22,9	10,1	17,1	19,9
GIMU	14,0	21,0	23,9	11,0	18,0	20,9
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	0,90	0,93	1,0	0,90	0,93	1,0
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	6,85	4,65	4,56	8,88	5,46	5,24

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	b	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	0,0667	0,4453	0,3126	0,0667	0,4453	0,3126
GIMU	0,0882	0,5062	0,3925	0,0882	0,5062	0,3925

Valor P	0,0041	0,0250	0,0069	0,0041	0,0250	0,0069
---------	--------	--------	--------	--------	--------	--------

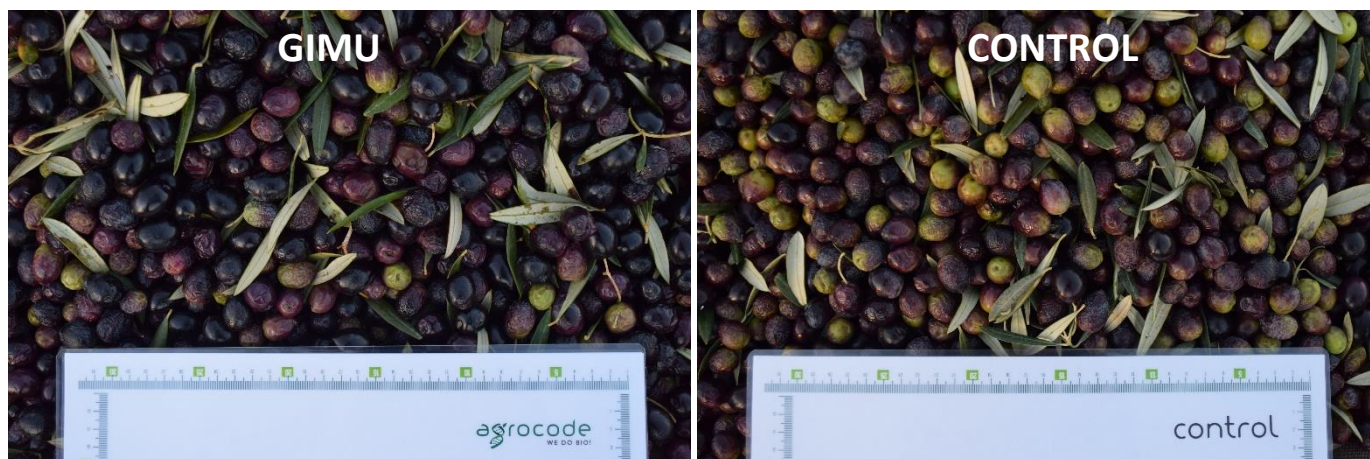
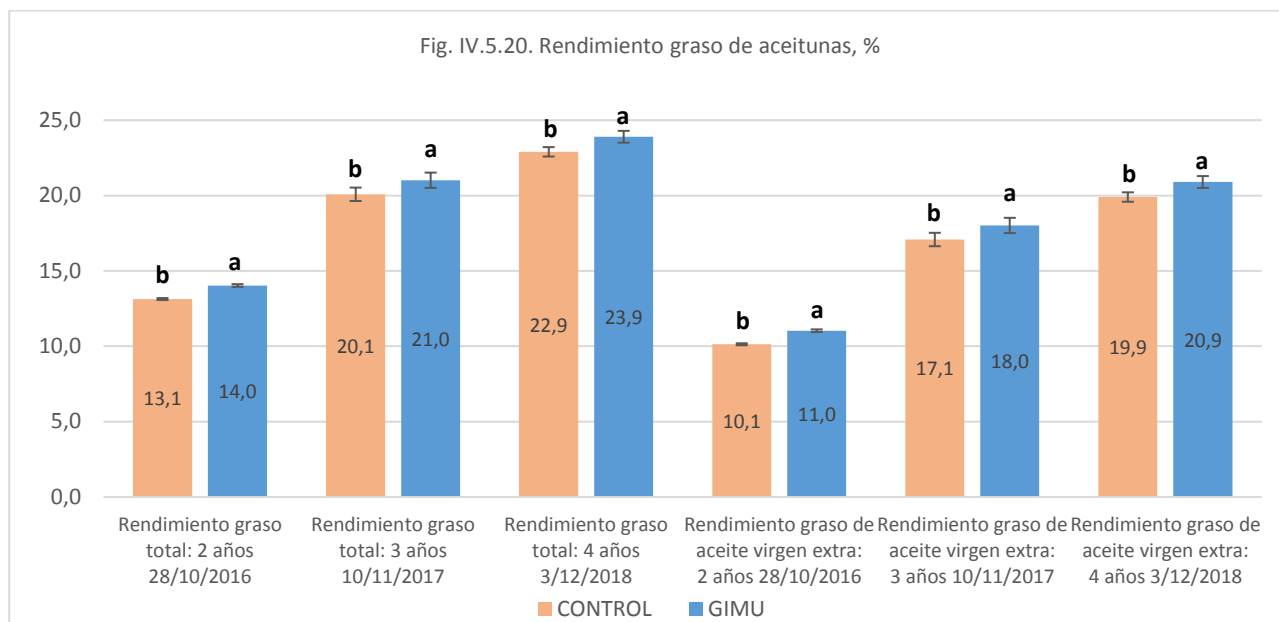


Fig. IV.5.19. Aspecto de las aceitunas de las variantes GIMU y CONTROL recolectada el día 3/12/2018 (árboles de 4 años). Las aceitunas en la variante con GIMU tuvieron mayor rendimiento graso (Fig. IV.5.19).

Fig. IV.5.20. Rendimiento graso de aceitunas, %



La producción de aceite virgen extra fue mayor en segundo y tercer años de recolección para la variante con GIMU (Tab. IV.5.12, Fig. IV.5.21). En el año 2017 la aplicación de GIMU aumentó el valor de aceite de oliva virgen extra en 52,2€/ha o en 23,6% (Tab. IV.5.12, Fig. IV.5.22). En el año 2018 la aplicación de GIMU aumentó el valor de aceite de oliva virgen extra en 413,7€/ha o en 45,3%. En 2 y 3 años del cultivo el agricultor no recolectó las aceitunas para su propio beneficio, sino dejó que el trabajador encargado de la finca las recolecte, ya que consideró que estas dos primeras cosechas eran poco rentables para pagar los gastos de la recolección.

Tab. IV.5.12. Producción de aceite virgen extra (kg/ha) y valor de aceite virgen extra (€/ha)

Variante	Producción de aceite virgen extra, kg/ha			Valor de aceite, €/ha	
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
CONTROL	4,0	60,7	326,3	221,6	913,7
GIMU	6,2	75,0	474,1	273,8	1327,4
Diferencia absoluta (GIMU-CONTR)	2,2	14,3	147,7	52,2	413,7
Diferencia relativa (GIMU/CONTR), %	55,65	23,58	45,28	23,6	45,28

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$			
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018	
CONTROL	a	b	b	b
GIMU	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)		
	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
CONTROL	1,2215	11,593	29,261
GIMU	0,8359	12,455	57,202

Valor P	2 años 28/10/2016	3 años 10/11/2017	4 años 3/12/2018
	0,1252	0,0101	0,0292

Fig. IV.5.21. Producción de aceite virgen extra, kg/ha

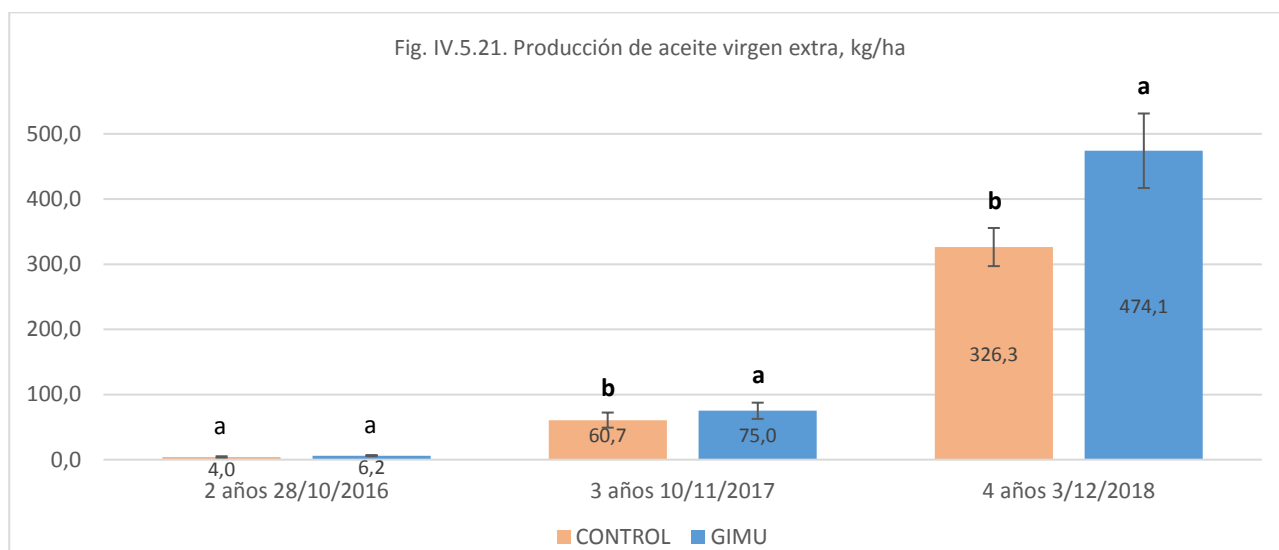
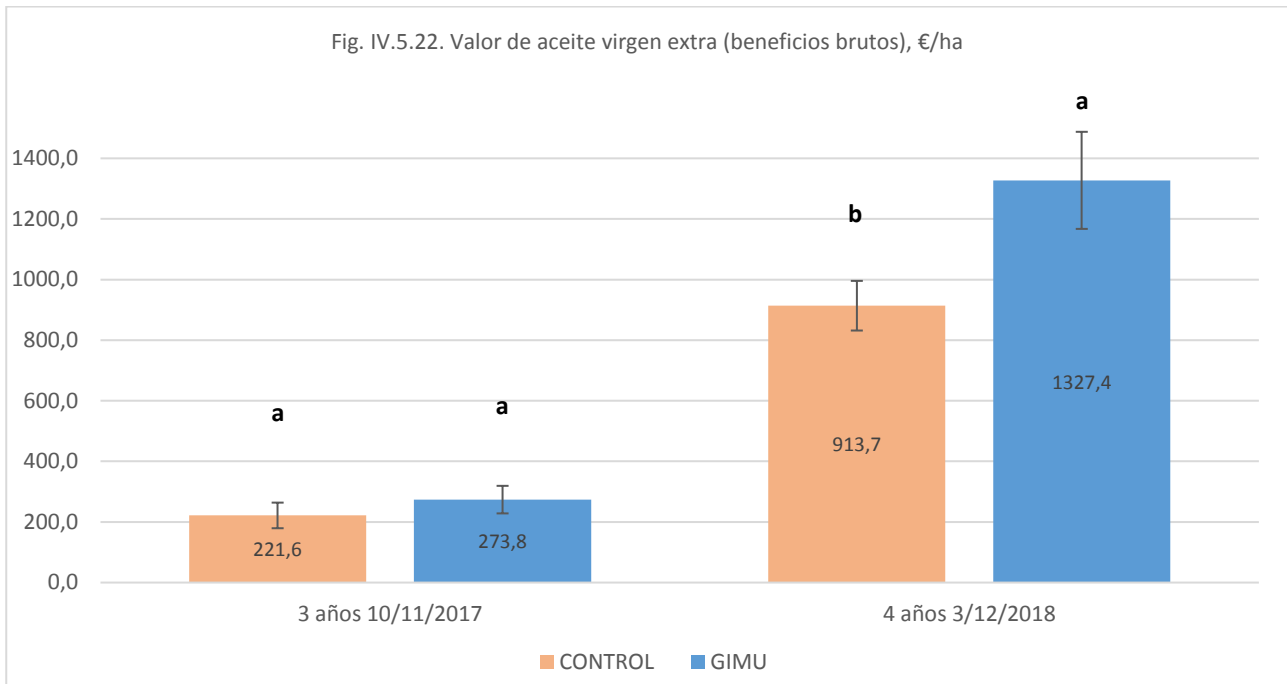


Fig. IV.5.22. Valor de aceite virgen extra (beneficios brutos), €/ha



En la primera recolección (2016) en la variante tratada con GIMU hubo aumento de contenido de Ca, Mg y Fe en la materia seca de aceitunas (Tab. IV.5.13). Para todos demás parámetros no hubo diferencias estadísticas según análisis de Fisher LSD.

Tab. IV.5.13. Contenido de nutrientes en la materia seca de aceituna (recolección de 2016), % p/p o mg/kg (n=3)

Variante	Nitrógeno, % p/p	Fósforo, % p/p	Potasio, % p/p	Calcio, % p/p	Magnesio, % p/p	Hierro, mg/kg	Mn, mg/kg	Cobre, mg/kg	Zinc, mg/kg	Boro, mg/kg
CONTROL	0,95	0,12	1,18	0,113	0,047	36,7	5,0	10,7	8,0	26,3
GIMU	0,97	0,13	1,16	0,153	0,053	39,3	5,0	12,0	7,7	26,0
Dif.abs. (G-C)	0,01	0,01	-0,02	0,040	0,006	2,7	0,0	1,3	-0,3	-0,3
Dif.rel. (G/C), %	1,4	8,6	-1,7	35,3	12,1	7,3	0,0	12,5	-4,2	-1,3
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL	a	a	a	b	b	b	a	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL	0,0145	0,0088	0,0145	0,0033	0,0015	3,7118	0	1,2019	0,5774	1,6667
GIMU	0,0033	0,0033	0,0088	0,0033	0,0009	3,8442	0,5774	0,5774	0,3333	0,5774
Valor P	0,5286	0,2254	0,4778	0,0202	0,0234	0,0153	1	0,1835	0,7418	0,8075

En la segunda recolección (2017) en la variante tratada con GIMU hubo aumento de contenido de Ca, Fe y Zn en la materia seca de aceitunas (Tab. IV.5.14). Para todos demás parámetros no hubo diferencias estadísticas según análisis de Fisher LSD. Estos resultados demuestran que GIMU puede influir en el aumento de las concentraciones de algunos nutrientes importantes para el desarrollo de las plantas.

Tab. IV.5.14. Contenido de nutrientes en la materia seca de aceituna (recolección de 2017), % p/p o mg/kg (n=3)

Variante	Nitrógeno, % p/p	Fósforo, % p/p	Potasio, % p/p	Calcio, % p/p	Magnesio, % p/p	Hierro, mg/kg	Mn, mg/kg	Cobre, mg/kg	Zinc, mg/kg	Boro, mg/kg
CONTROL	0,94	0,08	1,06	0,067	0,042	35,7	4,0	7,7	4,7	19,7
GIMU	0,99	0,11	1,15	0,097	0,049	42,0	4,3	8,0	6,3	25,0
Dif.abs. (G-C)	0,05	0,03	0,09	0,030	0,007	6,3	0,3	0,3	1,7	5,3
Dif.rel. (G/C), %	5,3	32,0	8,2	45,0	15,9	17,8	8,3	4,3	35,7	27,1
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL	a	a	a	b	a	b	a	a	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL	0,0252	0,0145	0,0458	0,0033	0,0055	3,5277	1	1,453	0,8819	1,2019
GIMU	0,0153	0,0115	0,0376	0,0067	0,00088	2,0817	0,3333	0,5774	1,2019	1,5275
Valor P	0,2857	0,1567	0,0931	0,0351	0,3931	0,0488	0,8075	0,847	0,0377	0,177

Ensayo 6. Influencia de GIMU en el estatus nutricional y la producción convencional de olivos de variedad Arbequina de 8 años (2016)

Objetivo del ensayo

Este experimento pretende determinar cómo influye GIMU en la producción de aceitunas, en la calidad nutricional de aceitunas, y en la producción de aceite en olivo de variedad Arbequina en la edad de 8 años.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio de Pozaldez, provincia de Valladolid, España, en un campo de producción convencional superintensiva de olivos de variedad Arbequina, edad de cultivo 8 años, con formación en seto, marco de plantación 4x2m (1250 árboles/ha), con riego por goteo. La parcela de ensayo se situó en un terreno que variaba de pendiente (desde 0 hasta 10%), altitud 740-760 m.s.n.m, suelo franco-arenoso con pH 7,9, las concentraciones de N – 1193 mg/kg, P – 11,5 mg/kg, K – 194 mg/kg).

El ensayo empezó al inicio de mayo de 2016 cuando se aplicó GIMU (Tab. IV.6.1), y tuvo dos variantes (CONTROL y GIMU), con un árbol por la unidad experimental y 5 repeticiones para cada variantes distribuidas al azar (Fig. IV.6.1). Para cada repetición se eligieron los árboles del mismo vigor para cada variante. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

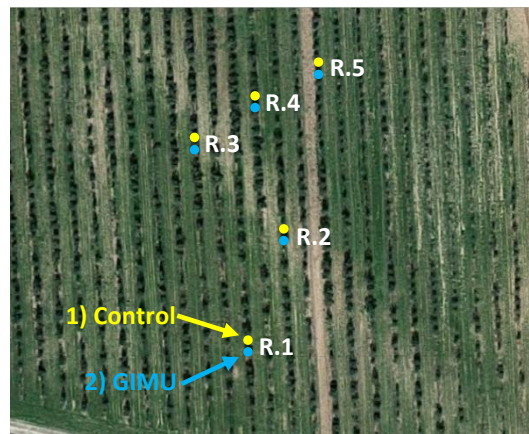


Fig. IV.6.1. Esquema del ensayo. El color amarillo marca los árboles de CONTROL, el color azul – árboles tratados con GIMU. Las letras R con números representan diferentes repeticiones.

Tabla IV.6.1. Variantes del ensayo 6: Influencia de GIMU en el estatus nutricional y la producción convencional de olivos de variedad Arbequina de 8 años (2016)

Variante	Descripción
1) CONTROL	Manejo habitual del cultivo de olivo superintensivo convencional
2) GIMU	Igual que CONTROL + GIMU, 1 L/ha aplicado al inicio de mayo de 2016 por inyección y simulando el riego por goteo; 2 semanas posteriores a la aplicación sin aplicar abonos fosforados ni fungicidas de suelo.

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Altura de la copa, cm; Diámetro medio de la copa, cm; Volumen de la copa, m³; Diámetro del tronco, mm; Grado de micorrización de las raíces, % (7/11/2016); Cantidad de aceitunas por árbol, uds; Peso de aceitunas por árbol, g; Peso de una aceituna, g; Productividad de aceitunas, kg/ha; Rendimiento general de aceite, %; Rendimiento de aceite de oliva virgen extra, %; Productividad de aceite virgen extra, kg/ha; Valor de aceite virgen extra, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad del cultivo, %; Contenido de nutrientes en la materia seca de aceituna (recolección de 7/11/2016): Nitrógeno, % p/p; Fósforo, % p/p; Potasio, % p/p; Calcio, % p/p; Magnesio, % p/p; Hierro, mg/kg; Mn, mg/kg; Cobre, mg/kg; Zinc, mg/kg; Boro, mg/kg.

La metodología de medición de los parámetros “Grado de micorrización de las raíces, %” y “Contenido de nutrientes en la materia seca de aceituna” está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Resultados del ensayo 6

Los resultado del ensayo 6 demuestran que la aplicación de GIMU ha permitido aumentar el crecimiento adicional de la altura de copa frente a CONTROL (Fig. IV.6.2). En otros parámetros (diámetro medio de copa, volumen de copa y diámetro de tronco) no hubo diferencias significativas según el análisis de Fisher LSD (Tab. IV.6.2).

El nivel de micorrización de las raíces de olivo en la parte tratada con GIMU ha sido mucho mayor en comparación con CONTROL (160% de aumento) (Fig. IV.6.3, Tab. IV.6.3). El aspecto de micorriza arbuscular con gran cantidad de hifas, vesículas y/o esporas dentro de las raíces puede verse en la Fig. IV.6.4.

El tratamiento con GIMU aumentó significativo la cantidad de aceitunas por árbol (Tab. IV.6.4, Fig. IV.6.5, Fig. IV.6.6) (5,1% más), el peso de una aceituna (+4,1%), la productividad de aceitunas por árbol y por 1ha (685 kg/ha más o +9,3%). También aumentó el rendimiento general de aceite (+5,3%) y el rendimiento de aceite de oliva virgen extra (+6,5%), lo que ha provocado un aumento de productividad de aceite virgen extra de 159 kg/ha (+16,4%). El valor de aceite virgen extra ha aumentado en 557€/ha, permitiendo así obtener beneficios netos extra de 387 €/ha (+23,4%) y con ello obtener mayor rentabilidad del cultivo de olivo (+12,5%) en la variante tratada con GIMU.

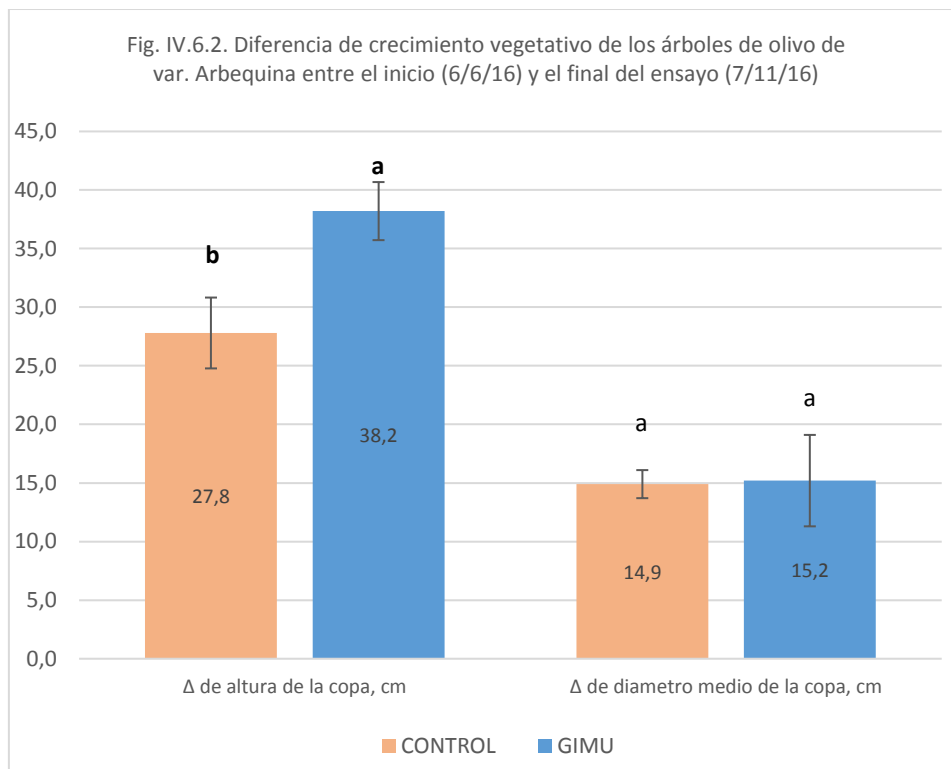
Tab. IV.6.2. Parámetros de crecimiento vegetativo de los árboles de olivo de var. Arbequina al inicio del ensayo (6/6/16), al final del ensayo (7/11/16), y la diferencia (delta) de crecimiento vegetativo entre el inicio y el final del ensayo.

Variante	06/06/2016 (inicio del ensayo)				07/11/2016 (final del ensayo)				Diferencia de crecimiento (delta - Δ)			
	Altura de la copa, cm	Diámetro medio de la copa, cm	Volumen de la copa, m ³	Diámetro del tronco, mm	Altura de la copa, cm	Diámetro medio de la copa, cm	Volumen de la copa, m ³	Diámetro del tronco, mm	Δ de altura de la copa, cm	Δ de diámetro medio de la copa, cm	Δ de volumen de la copa, m ³	Δ de diámetro del tronco, mm
CONTROL	196,2	185,2	5,287	75,25	224,0	200,1	7,056	80,41	27,8	14,9	1,768	5,16
GIMU	196,2	184,8	5,262	74,80	234,4	200,0	7,420	80,09	38,2	15,2	2,157	5,28
Dif. abs. (G-C)	0,0	-0,4	-0,025	-0,45	10,40	-0,1	0,364	-0,32	10,4	0,3	0,389	0,13
Dif. rel. (G/C), %	0,00	-0,22	-0,47	-0,59	4,6	-0,05	5,15	-0,40	37,41	2,01	21,98	2,47

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05											
CONTROL	a	a	a	a	b	a	a	a	b	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)											
CONTROL	12,318	1,3928	0,3558	3,9329	14,7	2,4769	0,5372	3,7591	3,0232	1,1979	0,2119	0,3685
GIMU	12,663	0,8	0,3444	3,6349	13,83	4,43	0,6781	4,1227	2,4779	3,9006	0,4082	0,73

Valor P	1	0,6483	0,6857	0,2804	0,0315	0,9842	0,4301	0,7231	0,0287	0,9485	0,3746	0,899
---------	---	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	-------



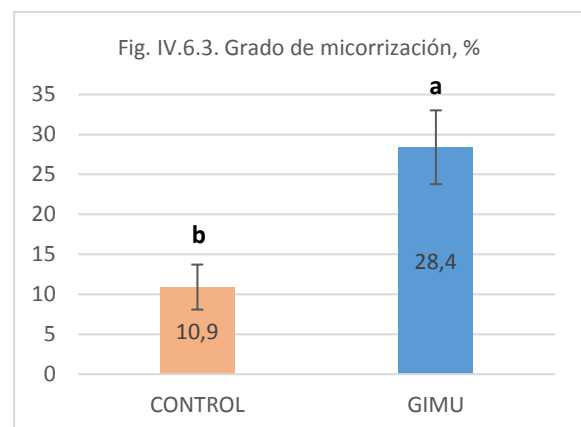
Tab. IV.6.3. Grado de micorrización, % (7/11/2016)

Variante	Grado de micorrización, %
CONTROL	10,9
GIMU	28,4
Dif. abs. (G-C)	17,5
Dif. rel. (G/C), %	160,4

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05
CONTROL	b
GIMU	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)
CONTROL	2,8163
GIMU	4,6179

Valor P	0,0323
---------	--------



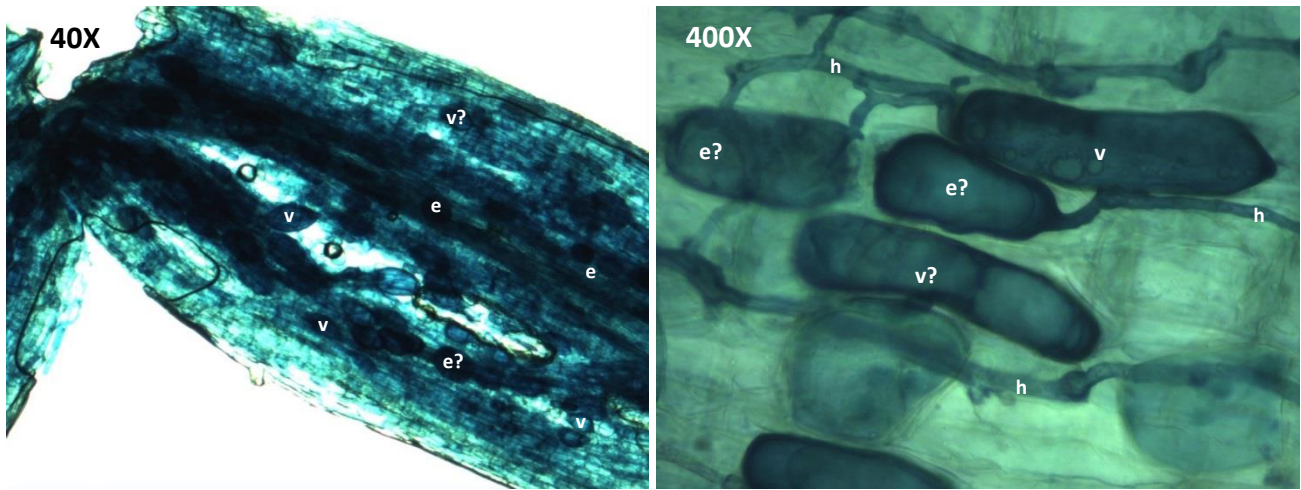


Fig. IV.6.4. Aspecto de la micorriza arbuscular dentro de las raíces de olivo tratado con GIMU (40 y 400 aumentos). Se observan esporas (e), vesículas (v) e hifas (h). A veces es difícil de diferenciar morfológicamente las esporas de las vesículas (e?, v?).

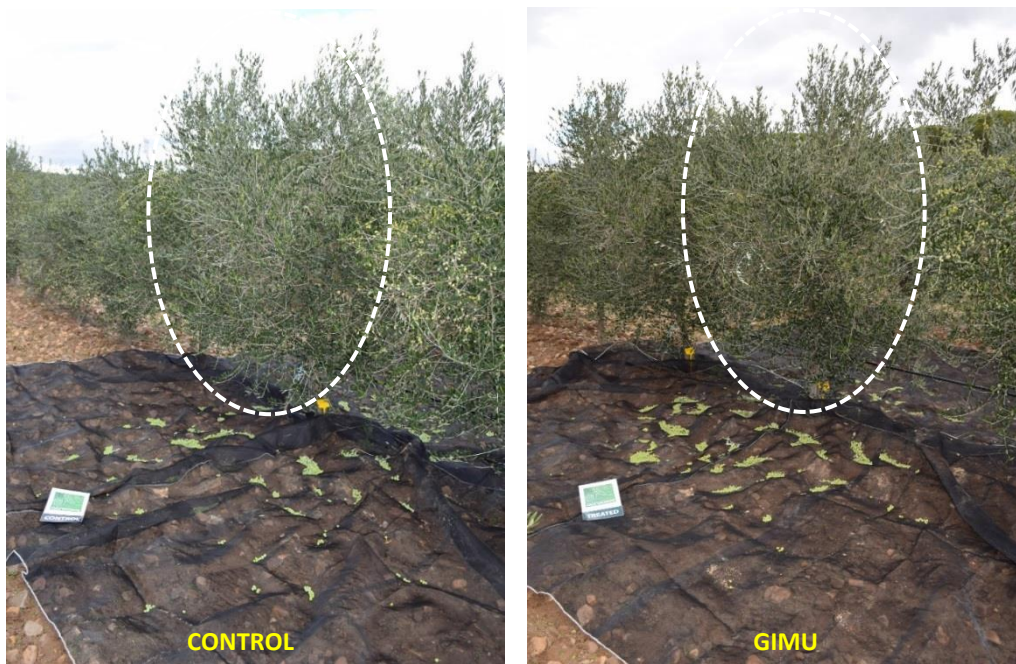


Fig. IV.6.5. Aspecto de la cantidad de aceitunas recolectadas de un árbol en las variantes CONTROL y GIMU.

Tab. IV.6.4. Diferentes parámetros relacionados con productividad y valores económicos del cultivo de olivo var. Arbequina

Variante	Cantidad de aceitunas por árbol, uds	Peso de aceitunas por árbol, g	Peso de una aceituna, g	Productividad de aceitunas, kg/ha	Rendimiento general de aceite, %	Rendimiento de aceite de oliva virgen extra, %	Productividad de aceite virgen extra, kg/ha	Valor de aceite virgen extra, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad del cultivo, %
CONTROL	5644	5920	1,049	7400	16,1	13,1	973	3405	1655	94,6
GIMU	5932	6468	1,092	8085	17,0	14,0	1132	3962	2042	106,4
Dif.abs. (G-C)	288	548	0,043	685	0,9	0,9	159	557	387	11,8
Dif.rel. (G/C), %	5,09	9,25	4,05	9,25	5,33	6,54	16,37	16,37	23,42	12,49
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL	146,52	143,32	0,00404	179,17	0,1568	0,1568	28,87	101,17	101,17	5,7812
GIMU	182,28	145,85	0,0123	183,05	0,1049	0,1049	27,883	97,377	97,377	5,0701
Valor P	0,012	0,0012	0,0144	0,0015	0,0016	0,0016	0,0002	0,0002	0,001	0,0093

En la variante tratada con GIMU hubo un aumento de contenido de siguientes nutrientes en la materia seca de aceitunas (Tab. IV.6.5): fósforo (+20%), potasio (+16,8%), calcio (+27,1%), hierro (+93,8%), manganeso (+46,7%), cobre (+100%), zinc (+14%). Para nitrógeno, magnesio y boro no hubo diferencias estadísticas según análisis de Fisher LSD.



Fig. IV.6.6. Aspecto de la cantidad de aceitunas recolectadas de un árbol en las variantes CONTROL y GIMU.

Tab. IV.6.5. Contenido de nutrientes en la materia seca de aceituna (recolección de 7/11/2016), % p/p o mg/kg

Variante	Nitrógeno, % p/p	Fósforo, % p/p	Potasio, % p/p	Calcio, % p/p	Magnesio, % p/p	Hierro, mg/kg	Mn, mg/kg	Cobre, mg/kg	Zinc, mg/kg	Boro, mg/kg
CONTROL	0,81	0,12	0,99	0,16	0,042	32,3	5,0	5,3	8,0	13,0
GIMU	0,81	0,14	1,16	0,20	0,044	62,7	7,3	10,7	14,0	13,3
Dif.abs. (G-C)	0,00	0,02	0,17	0,04	0,002	30,3	2,3	5,3	6,0	0,3
Dif.rel. (G/C), %	0,00	20,00	16,84	27,08	4,72	93,81	46,67	100,00	75,00	2,56
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL	a	b	b	b	a	b	b	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL	0,0569	0,012	0,0265	0,0115	0,0043	2,4037	1	0,3333	1	2
GIMU	0,0493	0,01	0,0338	0,0145	0,002	5,0442	1,2019	1,453	2,0817	1,453
Valor P	1	0,0198	0,0247	0,0059	0,5101	0,0212	0,0198	0,0472	0,0351	0,7418

IV.I.II. PISTACHERO

Ensayo 7. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en plantones de pistachero en invernadero y en campo (patrón *Pistacia terebinthus*, injerto var. Kerman) 2015-2017, producción convencional

Objetivos del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU y *Azospirillum brasilense* sobre el desarrollo vegetativo de patrones de pistachero *Pistacia terebinthus* (cornicabra) en condiciones de invernadero.

Evaluar el desarrollo vegetativo de patrones e injertos de pistachero en campo después de trasplante del invernadero al campo y el éxito de agarre de injerto a patrón con injerto de variedad Kerman.

Evaluar el comportamiento de los plantones tratados con GIMU con y sin aplicación de abonado de lenta liberación en macetas del invernadero y su posterior crecimiento e injerto en el campo.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio Caniles, provincia de Granada, España en un vivero de producción de los plantones de pistacheros. El ensayo tuvo dos etapas o dos partes: primera etapa – en el invernadero y segunda etapa – en el campo. Los plantones de pistachero, patrones de *Pistacia terebinthus* (cornicabra) inicialmente fueron cultivados a partir de alveolos en macetas en un invernadero (desde 14 de septiembre de 2015), luego trasplantados al campo (26 de abril de 2016) e injertados en final de agosto de 2016 con el injerto de la variedad Kerman. El ensayo finalizó 1/12/2017 con los plantones listos para ser arrancados y llevados al campo agrícola industrial (Fig. IV.7.5).

Etapas de producción de patrones en el invernadero

La primera etapa en el invernadero inició 14/09/2015 con el trasplante de las plántulas de cornicabra (*Pistacia terebinthus*) desde alveolos a las macetas de 1,4L de volumen (densidad 250.000 m acetas/has) llenas con un sustrato profesional basado en la mezcla de turba y fibra de coco (Fig. IV.7.1, Fig. IV.7.5). La primera etapa terminó el día 22/04/2016, 221 días después del trasplante (DDT) con las mediciones de vigor de las plantas, su clasificación según la altura y posterior trasplante al campo de vivero.

Durante la etapa del invernadero las plantas se regaron por microaspersión varias veces al día en primeras dos semanas para mejorar el enraizamiento, luego, con la bajada de las temperaturas, una vez a la semana durante 30 min. En cada maceta se aplicó un abono complejo de liberación controlada con NPK (MgO, SO₂) 16-7-15 (2-20) y micronutrientes B (0,02%), Cu (0,01%), Fe (0,5%), Zn (0,01%), con la dosis de 0,5g/maceta, 2 veces (22/9/15 y 7/3/16), excepto las variantes 5 y 6 donde se aplicó solo una vez (7/3/16).

Los inoculos evaluados fueron GIMU (0,1 cc/maceta), una aplicación – 18/9/15, y *Azospirillum brasilense* (0,1 cc/maceta), una aplicación (18/9/15) solos y juntos, con diferentes fondos de abonado (Tab. IV.7.1). Modo de aplicación: con una mochila de presión con una pistola (vía drench) aplicando las soluciones en agua de GIMU y *Azospirillum brasilense* (10 cc de solución de caldo por maceta). El ensayo de la etapa de invernadero constó de 6 variantes y 6 repeticiones o bloques (Tab. IV.7.1, Fig. IV.7.2).

La unidad experimental consistía en 9 bandejas con 10 macetas de 1,4L volumen (90 macetas por unidad experimental) (Fig. IV.7.2). Cada variante tuvo 6 repeticiones dispuestos en bloques al azar (540 plantas por cada variante) (Fig. IV.7.2). En cada unidad experimental han sido elegidas 10 plantas con la misma altura media inicial y el mismo diámetro medio inicial para realizar las mediciones de crecimiento vegetativo. Se realizaron 3 observaciones a lo largo del ensayo: al inicio (20 de septiembre de 2015), en el invierno (3 de febrero de 2016) en la primavera (22 de abril de 2016), la última – 4 días antes de trasplante al campo. Los parámetros medidos en la primera etapa del ensayo (en invernadero) fueron los siguientes: Altura de patrón (20/9/15, 3/2/16 y 22/4/16), cm; Diámetro de patrón (20/9/15,



Fig. IV.7.1. Aspecto de las macetas con patrones de cornicabra al inicio del ensayo en invernadero.

3/2/16 y 22/4/16), mm; Grado de micorrización, %. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Tab. IV.7.1. Descripción de las variantes del ensayo en el invernadero:

Variante	Fecha de aplicaciones	Dosis	Modo de empleo
1.CONTROL (abonado en maceta al inicio)	----	----	Manejo tradicional de plántones en invernadero. El abonado granulado de liberación controlada 0,5g/maceta se aplicó los días 22/09/2015 y 07/03/2016.
2.GIMU (con abonado en maceta al inicio)	1 aplicación (18/9/15)	0,1 cc/maceta	Manejo igual a 1. CONTROL más GIMU diluido en agua (10 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/maceta de la solución. Enseguida se realizó el riego por microaspersión.
3.Azospirillum brasilense (con abonado en maceta al inicio)	1 aplicación (18/9/15)	0,1 cc/maceta	Manejo igual a 1. CONTROL más <i>Azospirillum brasilense</i> diluido en agua (10 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/maceta de la solución. Enseguida se realizó el riego por microaspersión.
4.GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> (con abonado en maceta al inicio)	1 aplicación de GIMU más 1 aplicación de <i>Azospirillum brasilense</i>	MYC.: 0,1 cc/maceta N.AZ+: 0,1 cc/maceta	Manejo igual a 1. CONTROL más GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> . Cada uno de los productos se diluye en agua (10 cc/L de agua) (pueden mezclarse) y se aplica con mochila a 10 cc/plánton de la solución. Enseguida se realizó el riego por microaspersión.
5.CONTROL (sin abonado en maceta al inicio)	----	----	Manejo tradicional de plántones en invernadero, pero sin abonado granulado al inicio de ensayo (día 22/09/2015). Luego el abonado granulado se aplicó el día 07/03/2016.
6.GIMU (sin abonado en maceta al inicio)	1 aplicación (18/9/15)	0,1 cc/maceta	Manejo igual a 5. CONTROL más GIMU diluido en agua (10 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/maceta de la solución. Enseguida se realizó el riego por microaspersión.

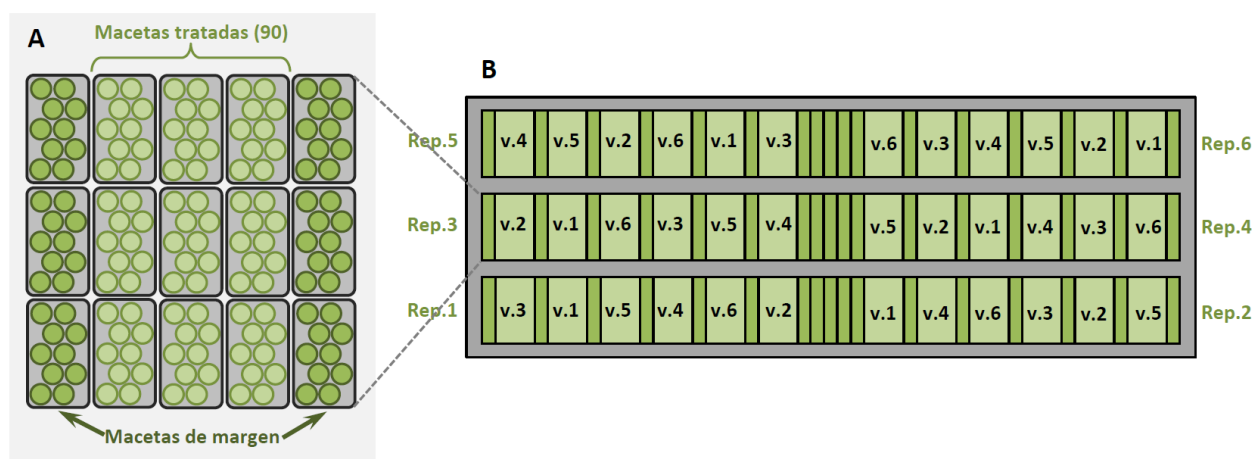


Fig. IV.7.2. Diseño del ensayo en invernadero. A – aspecto de la unidad experimental con círculos representando macetas y rectángulos – bandejas. B –distribución de variantes y repeticiones (bloques aleatorios) dentro del invernadero.

Etapas segunda del ensayo 7: producción de plántones en el campo

El ensayo de la segunda etapa en el campo del vivero situado en el mismo municipio inició el día 26/04/2016 con el trasplante de los patrones desde las macetas cultivada en el invernadero al suelo abierto (Fig. IV.7.4). 3,5 meses después, el día 10/8/2016, estos patrones fueron injertados con las yemas procedentes de las plantas-madres de la variedad Kerman (Fig. IV.7.4). En la primavera siguiente, al inicio de abril de 2017, realizaron la poda de los plántones, cortando todas las ramas y brotes provenientes del patrón y dejando crecer solo al brote del injerto. El final de la segunda etapa del ensayo 7 en el campo abierto fue el día 1/12/20217 (Fig. IV.7.5), cuando se efectuaron las mediciones de los plántones desarrollados vegetativamente y listos para ser arrancados y llevado al campo agrícola industrial para empezar la producción de los pistachos.

La densidad de plantación en el campo del vivero fue 80x25 cm (o 30.000 plántones/ha según los datos del vivero). La superficie de la parcela de ensayo en el campo – 1500 m², dividida en 7 bloques (repeticiones) según la altura inicial de plantas y 6 variantes por cada bloque (300 plantas por cada variante) (1800 plántones por ensayo en el campo).

El terreno de la parcela de ensayo es llano, sin pendiente, con un suelo franco-arcilloso de color pardo tipo cambisol (pH 7,8, N – 1407 mg/kg, P – 19,4 mg/kg, K – 238 mg/kg) situado sobre una terraza a lado de un la valle de un

rió. La parcela de ensayo en campo tenía el riego por goteo diario en la época de verano, 20 min/día con adición de abonos al agua de riego. Los primeros 14 días después del inicio de ensayo en campo el riego fue sin abonos fosforados.

Inoculos evaluados: GIMU (0,2 cc/plantón, 6 L/ha), una aplicación al año – 26/4/16 y 15/5/17, *Azospirillum brasilense* (0,2 cc/plantón, 6 L/ha), tres aplicaciones (26/4/16, 5/10/16 y 25/4/16). Los productos se aplicaron con una mochila de presión (vía drench) con una pistola adaptada para disponer las cantidades exactas de caldo en cada pulso aplicando las soluciones de GIMU y *Azospirillum brasilense* (10 cc de solución o caldo por planta) sobre los goteros con un riego posterior para mejor incorporación de productos al suelo y para simular la aplicación vía riego por goteo.

Tras finalizar el ensayo en el invernadero (22/4/2016) en cada variante (de las 6 variantes previamente estudiadas en la etapa primera del invernadero) han sido seleccionados los plantones con la misma altura y los diámetros de tallos similares. De los 540 plantones tratados de cada variante finalmente se eligieron 300 plantones con las siguientes alturas: 20 cm – 25 plantones; 25 cm – 55 plantones; 30 cm – 80 plantones; 35 cm – 60 plantones; 40 cm – 45 plantones; 45 cm – 20 plantones; 50 cm – 15 plantones. Cada altura ha sido tratada posteriormente como un bloque (una repetición) en un diseño de bloques completamente al azar (Fig. IV.7.3).

Por lo tanto, el ensayo en campo constó de 6 variantes y 7 repeticiones o bloques (Tab. IV.7.2, Fig. IV.7.3). Las variantes son las mismas que en el ensayo de invernadero 1.CONTROL (abonado en maceta al inicio); 2.GIMU (con abonado en maceta al inicio); 3.*Azospirillum brasilense* (con abonado en maceta al inicio); 4.GIMU y *Azospirillum brasilense* (aplicación conjunta) (con abonado en maceta al inicio); 5.CONTROL (sin abonado en maceta al inicio); 6.GIMU (sin abonado en maceta al inicio).

Cada unidad experimental (un tratamiento dentro de una repetición) tenía entre 15 y 80 plantones (dependiendo de la repetición). Las plantas se trasplantaron en dos líneas contiguas (excepto las de bloque 7 que se trasplantaron en una sola línea). Entre las plantas de variantes y entre los bloques han sido trasplantados 2 líneas de los plantones de margen (separación) que han sido tratados de la misma manera que los plantones de variante 1.CONTROL Al final de ensayo se realizó el conteo y el cálculo de porcentaje de injertos exitosos en cada variante dentro de un bloque. También en cada unidad experimental han sido elegidos 5 plantones al azar que han tenido un injerto exitoso para realizar las mediciones de crecimiento vegetativo y sacar los datos medios por la repetición. Los resultados de 7 repeticiones han sido tratados estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Tabla IV.7.2. Descripción de las variantes del ensayo en el campo:

Variante	Fechas de aplicaciones	Dosis	Modo de empleo
1.CONTROL (abonado en maceta al inicio)	-----	-----	Manejo tradicional de plantones en invernadero. El abonado granulado de liberación controlada NPK 13-13-13 0,5g/maceta se aplicó el día 22/09/2015.
2.GIMU (con abonado en maceta al inicio)	2 aplicaciones (una al año) (26/4/16, 15/5/17)	0,2 cc/plantón	Manejo igual a 1.CONTROL más GIMU diluido en agua (20 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/plantón de la solución. Enseguida se realizó el riego por goteo.
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abonado en maceta al inicio)	2 aplicaciones (26/4/16, 15/5/17)	0,2 cc/plantón	Manejo igual a 1.CONTROL más <i>Azospirillum brasilense</i> diluido en agua (20 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/plantón de la solución. Enseguida se realizó el riego por goteo.
4.GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> (con abonado en maceta al inicio)	2 aplicaciones de MYCOGE más 2 aplicaciones de <i>Azospirillum brasilense</i>	GIMU: 0,2cc/plantón <i>Azospirillum brasilense</i> : 0,2 cc/plantón	Manejo igual a 1. CONTROL más GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> . Cada uno de los productos se diluye en agua (20 cc/L de agua) (pueden mezclarse) y se aplica con mochila a 10 cc/plantón de la solución. Enseguida se realizó el riego por goteo.
5.CONTROL (sin abonado en maceta al inicio)	-----	-----	Manejo tradicional de plantones en invernadero pero sin abonado granulado utilizado para variantes 1-4.
6.GIMU (sin abonado en maceta al inicio)	2 aplicaciones (una al año)	0,2 cc/plantón	Manejo igual a 5.CONTROL más GIMU diluido en agua (20 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/plantón de la solución. Enseguida se realizó el riego por goteo.

NOTA: El día 10 de agosto de 2016 se realizó el injerto de la variedad Kerman al patrón cornicabra de los plantones de pistachero. Se realizaron 2 observaciones a lo largo del ensayo: 15 de mayo de 2017 y 1 de diciembre de 2017 (al final de ensayo) donde se evaluó el crecimiento vegetativo y el éxito de injerto.

Los parámetros medidos en la segunda etapa de campo del ensayo 7 fueron los siguientes: Diámetro de patrón en dos fechas (15/5/17, 1/12/17) a 10 cm del suelo, mm; Diámetro de injerto a 10 cm de la base (1/12/17), mm; Altura de injerto (1/12/17), cm; Proporción de injertos exitosos (1/12/17), %; Cantidad de plantones con injerto exitoso (1/12/17), plantones/ha; Valor de plantones con injerto exitoso (1/12/17), €/ha (precio de un plantón – 12€); Gastos de

producción, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad de producción de los plantones de pistachero, %; Grado de micorrización, %.

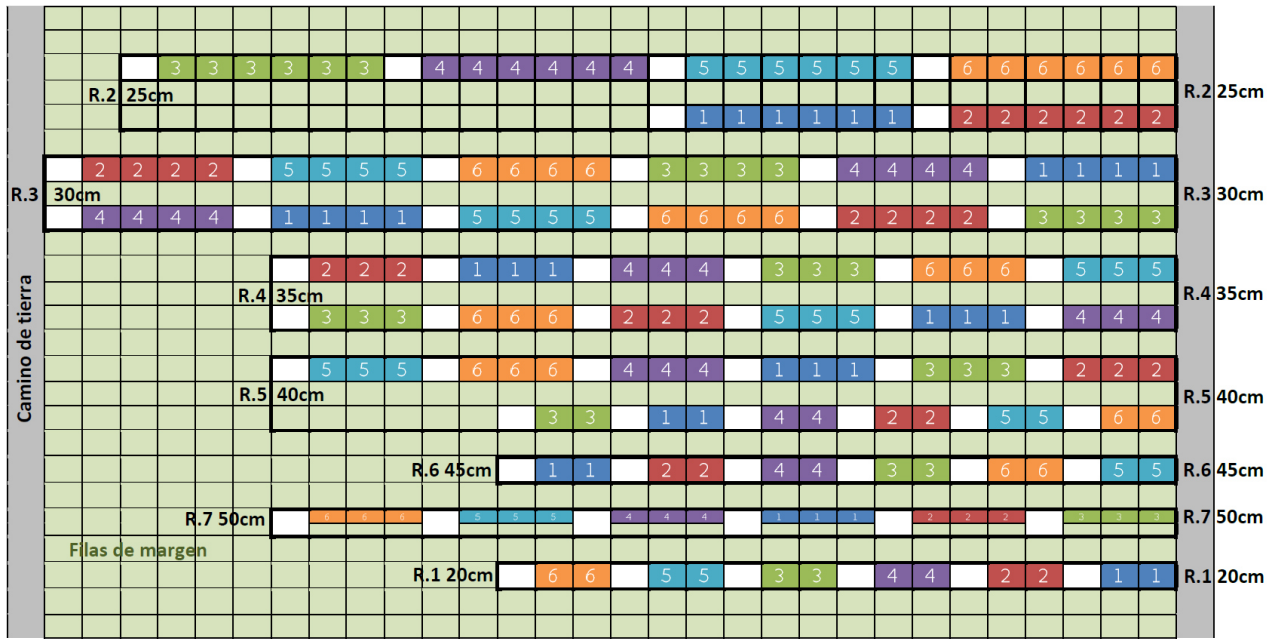


Fig. IV.7.3. Esquema de la parcela de ensayo en campo. El diseño es de 7 bloques (repeticiones) con 6 variantes organizados completamente al azar. Cada bloque corresponde a una altura inicial diferente de las plantas. Los números en blanco corresponden a diferentes variantes. Los tratamientos se realizaron en dos filas contiguas de plantones excepto el bloque 7 donde se realizaron en una fila. Entre los tratamientos hubo dos filas de margen de las plantas con manejo habitual del cultivo (igual a variante 1.CONTROL).

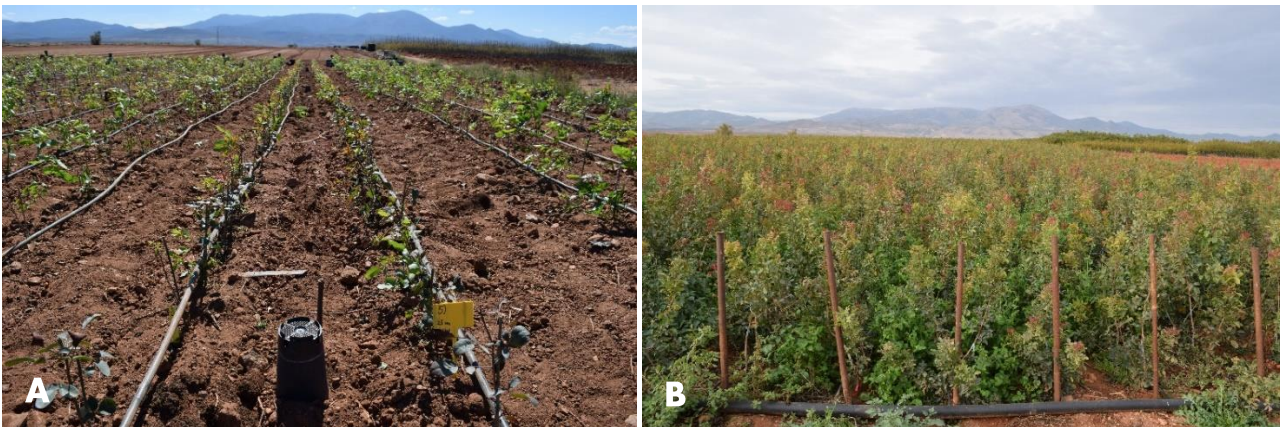


Fig. IV.7.4. Aspecto de la parcela de ensayo en campo con los plantones de pistachero recién trasplantados, día 26 de abril de 2016 (A). Aspecto de plantones de pistachero el día 4 de noviembre de 2016 (B) después de injertar en agosto de 2016.



Fig. IV.7.5. Aspecto de los plantones al inicio (20/9/2015) y al final (1/12/2017) del ensayo.

Resultados del ensayo 7

Primera etapa del ensayo 7: cultivo de los patrones de pistachero en el invernadero (en las macetas)

La altura de plantas de *Pistacia terebinthus* (cornicabra) en dos fechas de mediciones (3/2/2016 y 22/4/2016) en invernadero fue la menor en variantes de CONTROL (5 y 1) (Fig. IV.7.6) y la mayor en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado (superando a 1. CONTROL abonado en 20 y 24%, Tab. IV.7.3).

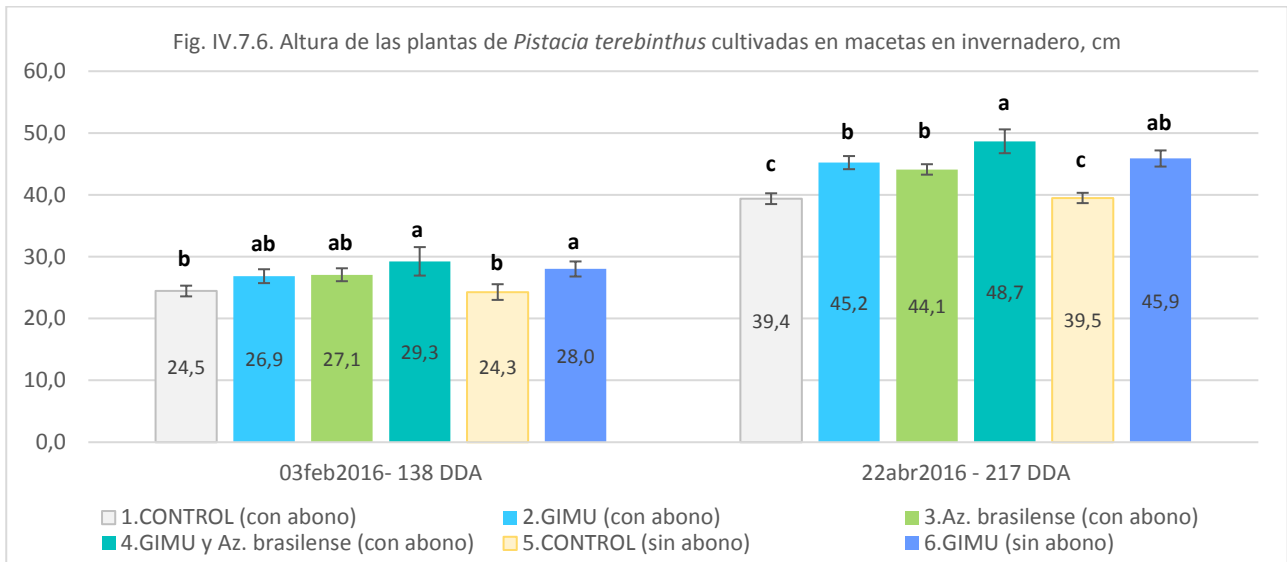
En las dos fechas la variante 6. GIMU sin abono mostraba valores de altura similares a la mejor variante superando a los dos CONTROLES. En la fecha 3/2/2016 las variantes 2 y 3 (GIMU abonado, *Azospirillum brasilense* abonado) han mostrado los resultados intermedios, pero sin diferencia estadística de la mejor y peor variantes. En la fecha 22/4/2016 las variantes 2 y 3 (GIMU abonado, *Azospirillum brasilense* abonado) han mostrado los resultados estadísticamente superiores a las variantes de CONTROL e inferiores a la mejor variante.

Estos resultados nos indican que la aplicación conjunta de GIMU y *Azospirillum brasilense* provoca la mayor altura de los plantones de cornicabra mostrando el efecto sinérgico de los dos productos sobre este variable. GIMU aplicado solo y *Azospirillum brasilense* aplicados solos también pueden aumentar la altura de las plantas (22/4/2016). La ausencia de primer abonado en macetas no tuvo efectos significativos sobre la altura de las plantas ni en la variante 5. CONTROL sin abono frente a variante 1. CONTROL abonado, ni en la variante 6. GIMU sin abono frente a la variante 2. GIMU abonado.

Tab. IV.7.3. Altura y diámetro de tallo a 10 cm de altura de las plantas de *Pistacia terebinthus* cultivadas en macetas dentro de un invernadero (septiembre de 2015 – abril de 2016)

Variante	Altura de las plantas de <i>Pistacia terebinthus</i> cultivadas en macetas en invernadero, cm			Diámetro de tallo de las plantas de <i>Pistacia terebinthus</i> cultivadas en macetas en invernadero, mm		
	Altura, cm 20/9/15	Altura, cm 03/2/16	Altura, cm 22/4/16	Diámetro de tallo, mm 20/9/15	Diámetro de tallo, mm 03/2/16	Diámetro de tallo, mm 22/4/16
1. CONTROL (con abono)	20,5	24,5	39,4	2,84	3,48	4,43
2. GIMU (con abono)	20,5	26,9	45,2	2,84	3,60	4,62
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	20,5	27,1	44,1	2,84	3,53	4,53
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con ab.)	20,5	29,3	48,7	2,84	3,66	4,77
5. CONTROL (sin abono)	20,5	24,3	39,5	2,84	3,29	4,26
6. GIMU (sin abono)	20,5	28,0	45,9	2,84	3,62	4,66
Diferencia 2.Ga-1.Ca	0,0	2,4	5,8	0,00	0,12	0,19
Diferencia 3.Az.a-1Ca	0,0	2,6	4,7	0,00	0,05	0,09
Diferencia 4.G+Az.a-1.Ca	0,0	4,8	9,3	0,00	0,18	0,33
Diferencia 5.Csa-1.Ca	0,0	-0,2	0,1	0,00	-0,19	-0,17
Diferencia 6.Gsa-1.Ca	0,0	3,6	6,5	0,00	0,14	0,22
Diferencia 2.Ga/1.Ca, %	0,00	9,82	14,81	0,00	3,49	4,29
Diferencia 3.Az.a/1.Ca, %	0,00	10,77	12,02	0,00	1,34	2,07
Diferencia 4.G+Az.a/1.Ca, %	0,00	19,63	23,57	0,00	5,07	7,52
Diferencia 5.Csa/1.Ca, %	0,00	-0,68	0,30	0,00	-5,46	-3,91
Diferencia 6.Gsa/1.Ca, %	0,00	14,59	16,50	0,00	3,93	5,04
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)						
Variante						
1. CONTROL (con abono)	dce*	b	c	dce*	b	c
2. GIMU (con abono)	dce	ab	b	dce	ab	ab
3. <i>Az. brasilense</i> (con abono)	dce	ab	b	dce	ab	bc
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	dce	a	a	dce	a	a
5. CONTROL (sin abono)	dce	b	c	dce	c	d
6. GIMU (sin abono)	dce	a	ab	dce	ab	ab
Error estándar de media (Std Error Mean)						
Variante						
1. CONTROL (con abono)	0,5504	0,8671	0,87	0,032	0,1288	0,1436
2. GIMU (con abono)	0,5504	1,1215	1,06	0,032	0,1332	0,1336
3. <i>Az. brasilense</i> (con abono)	0,5504	1,0458	0,8436	0,032	0,1184	0,1389
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	0,5504	2,3045	1,9269	0,032	0,1431	0,1477
5. CONTROL (sin abono)	0,5504	1,2695	0,8331	0,032	0,1334	0,1627
6. GIMU (sin abono)	0,5504	1,2199	1,306	0,032	0,0905	0,0878
Valor P	<0,00005	0,0145	<0,00005	<0,00005	0,0015	<0,00005

*dce – datos coinciden exactamente.



* DDA – días después de la aplicación de GIMU. ** N=6.

El menor diámetro de plantas de *Pistacia terebinthus* (cornicabra) en dos fechas de mediciones (3/2/2016 y 22/4/2016) fue en la variante 5. CONTROL sin abono seguida por la variante 1. CONTROL abonado (Fig. IV.7.7) y el mayor – en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado (superando a 1. CONTROL abonado en 5 y 8%, Tab. IV.7.3).

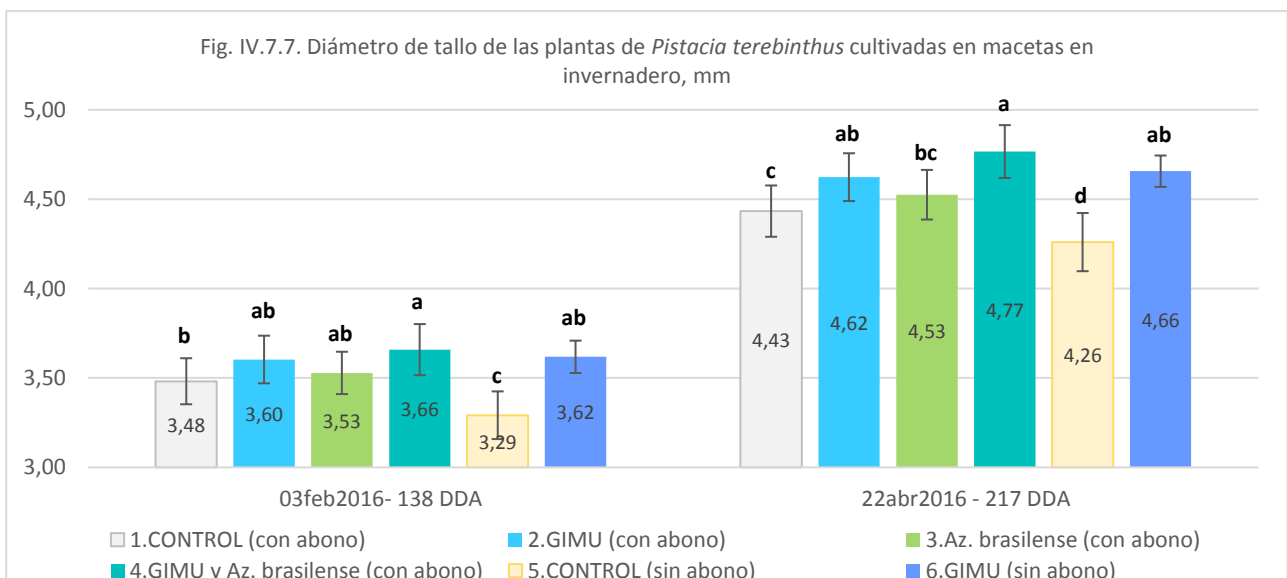
En la fecha 3/2/16 las variantes 2. GIMU abonado y 6. GIMU sin abono han mostrado valores similares entre ellas y estadísticamente no diferentes de la mejor variante (4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado). El diámetro de tallo en la variante 2. GIMU abonado no tenía diferencia significativa de la variante 1. CONTROL abonado, sin embargo, la variante 6. GIMU sin abono tenía diferencia significativa con la variante 5. CONTROL sin abono.

En la fecha 22/4/16 las variantes 2. GIMU abonado y 6. GIMU sin abono han mostrado valores similares entre ellas y estadísticamente no diferentes de la mejor variante (4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado). La variante 2. GIMU abonado tenía diferencia significativa de la variante 1. CONTROL abonado igual que la variante 6. GIMU sin abono tenía diferencia significativa con las variantes 5. CONTROL sin abono y 1. CONTROL abonado.

La variante 3. *Azospirillum brasilense* abonado en las dos fechas no tenía diferencias significativas con la variante 1. CONTROL abonado en las dos fechas de mediciones. En la fecha 22/4/16 esta variante fue inferior a la mejor variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado.

Estos datos nos demuestran que GIMU aplicado solo puede aumentar el diámetro de tallos de plántulas de *Pistacia terebinthus*, *Azospirillum brasilense* no provoca un aumento significativo, pero la aplicación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico sobre el diámetro de tallo provocando los mayores resultados (Fig. IV.7.7).

CONTROL sin primer abonado reduce el diámetro de tallo en comparación con el CONTROL abonado (Fig. IV.7.7) pero el GIMU sin primer abonado mantiene valores similares a GIMU abonado superando las dos variantes de CONTROL. Es decir, la aplicación de GIMU puede sustituir el primer abonado y aun así aumentar el diámetro de tallo mostrando un claro efecto bioestimulante sobre el vigor de los plántulas de cornicabra.



Segunda etapa del ensayo 7: cultivo de los plantones de pistachero en el campo abierto del vivero

El menor diámetro de patrón y de injerto de plantones de pistachero en las dos fechas de mediciones (15/5/17 y 1/12/17) fue en la variante 1. CONTROL abonado seguida por la variante 5. CONTROL sin abono inicial en invernadero (Fig. IV.7.8, Tab. IV.7.4) y el mayor – en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado (superando a 1. CONTROL abonado en 2,2%, 2,2% y 2,1% respectivamente, Tab. IV.7.4). La variante 3. *Azospirillum brasilense* fue inferior a la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* y superior a las variantes de CONTROL.

Las variantes 2. GIMU abonado y 6. GIMU sin abono tenían diámetros de tallo estadísticamente no diferentes de las variantes 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* y 3. *Azospirillum brasilense*. No hubo diferencias significativas entre las variantes 2 y 6 con GIMU solo.

Estos resultados demuestran que GIMU y *Azospirillum brasilense* aplicados solos pueden aumentar el diámetro de patrón y de injerto en plantones de pistachero, pero su aplicación conjunta tiene un valor sinérgico provocando los mayores valores (Fig. IV.7.8).

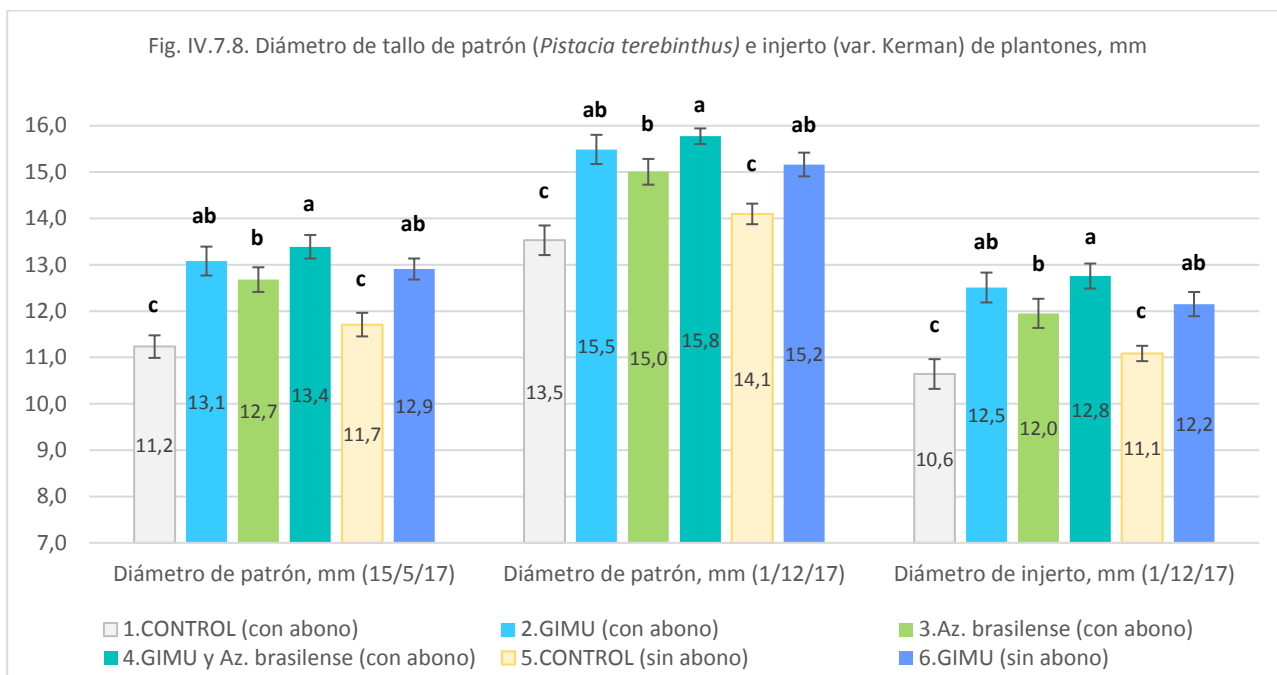
La no aplicación de primer abonado en el invernadero no tuvo repercusiones en campo sobre el diámetro de tallo ni en la variante de CONTROL ni en la variante de GIMU solo.

Tab. IV.7.4. Diámetro de patrón (*Pistacia terebinthus*) e injerto de pistachero de variedad Kerman, altura de (15 de mayo de 2017, 1 de diciembre de 2017)

Variante	Mediciones de 15 de mayo de 2017		Mediciones de 1 de diciembre de 2017		
	Diámetro de patrón, mm (15/5/17)	Altura de injerto, cm (15/5/17)	Diámetro de patrón, mm (1/12/17)	Altura de injerto, cm (1/12/17)	Diámetro de injerto, mm (1/12/17)
1. CONTROL (con abono)	11,2	8,9	13,5	78,9	10,6
2. GIMU (con abono)	13,1	14,3	15,5	100,6	12,5
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	12,7	12,1	15,0	90,9	12,0
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	13,4	14,9	15,8	101,3	12,8
5. CONTROL (sin abono)	11,7	9,7	14,1	80,4	11,1
6. GIMU (sin abono)	12,9	12,2	15,2	93,2	12,2
Diferencia 2.Ga-1.Ca	1,8	5,3	2,0	21,6	1,9
Diferencia 3.Az.a-1Ca	1,4	3,2	1,5	11,9	1,3
Diferencia 4.G+Az.a-1.Ca	2,2	6,0	2,2	22,4	2,1
Diferencia 5.Csa-1.Ca	0,5	0,8	0,6	1,5	0,4
Diferencia 6.Gsa-1.Ca	1,7	3,2	1,6	14,3	1,5
Diferencia 2.Ga/1.Ca, %	16,43	59,42	14,49	27,40	17,53
Diferencia 3.Az.a/1.Ca, %	12,87	35,62	10,92	15,13	12,30
Diferencia 4.G+Az.a/1.Ca, %	19,18	66,93	16,60	28,34	19,87
Diferencia 5.Csa/1.Ca, %	4,22	8,47	4,20	1,85	4,16
Diferencia 6.Gsa/1.Ca, %	14,90	36,26	12,08	18,10	14,17
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$			Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
Variante					
1. CONTROL (con abono)	c	d	c	c	c
2. GIMU (con abono)	ab	ab	ab	a	ab
3. <i>Az. brasilense</i> (con abono)	b	bc	b	b	b
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	a	a	a	a	a
5. CONTROL (sin abono)	c	cd	c	c	c
6. GIMU (sin abono)	ab	bc	ab	ab	ab
Error estándar de media (SE Mean)			Error estándar de media (SE Mean)		
Variante					
1. CONTROL (con abono)	0,2436	0,8341	0,3194	3,5498	0,3206
2. GIMU (con abono)	0,3121	1,5778	0,3153	3,3385	0,3226
3. <i>Az. brasilense</i> (con abono)	0,2662	0,8879	0,278	4,8988	0,3145
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	0,2542	1,1612	0,1684	3,4387	0,2699
5. CONTROL (sin abono)	0,2548	0,5568	0,2221	2,649	0,1655
6. GIMU (sin abono)	0,227	0,8705	0,2564	3,4595	0,2608
Valor P	<0,00005	0,0001	<0,00005	<0,00005	<0,00005

La altura de injertos de pistachero de variedad Kerman en patrón *Pistacia terebinthus* (cornicabra) en el campo el día 15 de mayo de 2017 fue la menor en la variante 1. CONTROL abonado seguida por la variante 5. CONTROL sin abono (Fig. IV.7.9). La mayor altura fue en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado seguida por la variante 2. GIMU abonado. Las variantes 3. *Azospirillum brasilense* abonado y 6. GIMU sin abono tenían valores intermedios.

Fig. IV.7.8. Diámetro de tallo de patrón (*Pistacia terebinthus*) e injerto (var. Kerman) de plántones, mm



En la fecha 1/12/2017 (final de ensayo) las variantes 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono tenían la menor altura (Fig. IV.7.10), seguidas por las variantes 3. *Azospirillum brasilense* abonado, 6. GIMU sin abono y con la mayor altura en las variantes 2. GIMU abonado y 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado.

Los datos de altura de injertos indican que tanto GIMU como *Azospirillum brasilense* aplicados solos pueden aumentar la altura de los injertos de pistachero (Fig. IV.7.9, 7.10), donde GIMU es más efectivo en esta tarea que *Azospirillum brasilense*. Su acción conjunta (variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* abonado) ha provocado la mayor altura de injertos, pero sin diferencia significativa del tratamiento con GIMU solo (variante 2). La no aplicación de primer abonado en las macetas en invernadero estadísticamente no tuvo un efecto negativo sobre la altura de injertos ni en caso de la variante 5. CONTROL sin abono, ni en la variante 6. GIMU abonado.

Fig. IV.7.9. Altura de injerto (var. Kerman) (15/5/17), mm

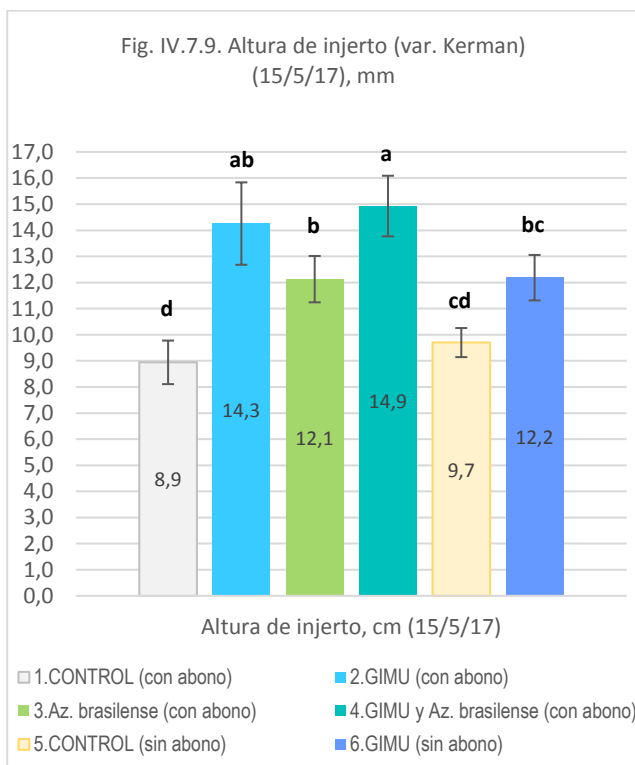
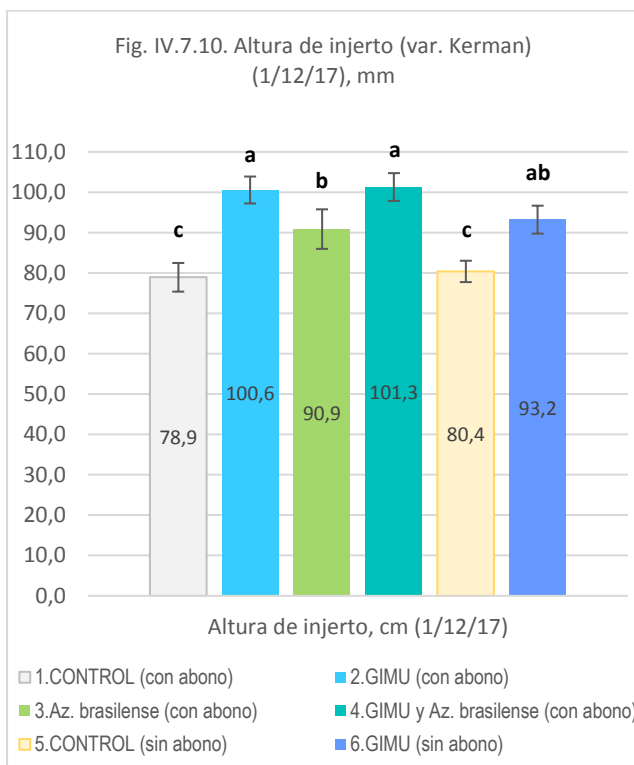


Fig. IV.7.10. Altura de injerto (var. Kerman) (1/12/17), mm



Etapas de invernadero y campo

En invernadero en la fecha 22/6/2016 el mayor grado de micorrización tenía la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* seguida por las variantes 6. GIMU sin abono y 2. GIMU abonado (Tab. IV.7.5, Fig. IV.7.12). Las variantes 3. *Azospirillum brasilense* abonado, 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono tenían la menor micorrización o su

ausencia (variante 5). Las estructuras típicas de micorrizas arbusculares dentro de una raíz han sido observadas (Fig. IV.7.11).

En el campo los análisis de la micorrización no han dado diferencia significativa para ninguna variante en ambas fechas de mediciones, aunque las variantes con GIMU tenían los mayores valores de esta variable (Fig. IV.7.12). Esta situación es podría ser resultado de la variabilidad de terreno y de la escasez de muestras (N=3).

En general observamos que las aplicaciones de GIMU aumentan el nivel de la micorrización de las raíces de los plantones de pistachero.

Tab. IV.7.5. Grado de micorrización de plantones de pistachero (patrón *Pistacia terebinthus*, injerto de var. Kerman), en macetas (invernadero) y en campo, % de volumen de córtex

Variante	Grado de micorrización, % de volumen de córtex		
	Macetas (22/4/2016)	Campo (15/5/2017)	Campo (1/12/2017)
1. CONTROL (con abono)	0,0	28,6	29,0
2. GIMU (con abono)	14,6	49,9	37,2
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	0,0	43,3	13,5
4. GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	26,3	48,6	53,4
5. CONTROL (sin abono)	0,0	26,4	33,2
6. GIMU (sin abono)	17,4	58,1	44,5
Diferencia 2.Ga-1.Ca	14,6	21,3	8,2
Diferencia 3.Az.a-1Ca	0,0	14,7	-15,5
Diferencia 4.G+Az.a-1.Ca	26,3	20,0	24,5
Diferencia 5.Csa-1.Ca	0,0	-2,2	4,3
Diferencia 6.Gsa-1.Ca	17,4	29,5	15,5
Diferencia 2.Ga/1.Ca, %	-	74,59	28,31
Diferencia 3.Az.a/1.Ca, %	-	51,52	-53,39
Diferencia 4.G+Az.a/1.Ca, %	-	69,93	84,46
Diferencia 5.Csa/1.Ca, %	-	-7,69	14,73
Diferencia 6.Gsa/1.Ca, %	-	103,03	53,51
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)			
Variante			
1. CONTROL (con abono)	b	a	a
2. GIMU (con abono)	ab	a	a
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	b	a	a
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	a	a	a
5. CONTROL (sin abono)	b	a	a
6. GIMU (sin abono)	ab	a	a
Error estándar de media (Std Error Mean)			
Variante			
1. CONTROL (con abono)	0	11,007	17,835
2. GIMU (con abono)	7,8052	17,996	10,605
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	0	17,257	6,4034
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	11,129	15,437	25,879
5. CONTROL (sin abono)	0	13,947	2,8061
6. GIMU (sin abono)	2,5716	17,213	20,218
Valor P	0,0797	0,4	0,7009

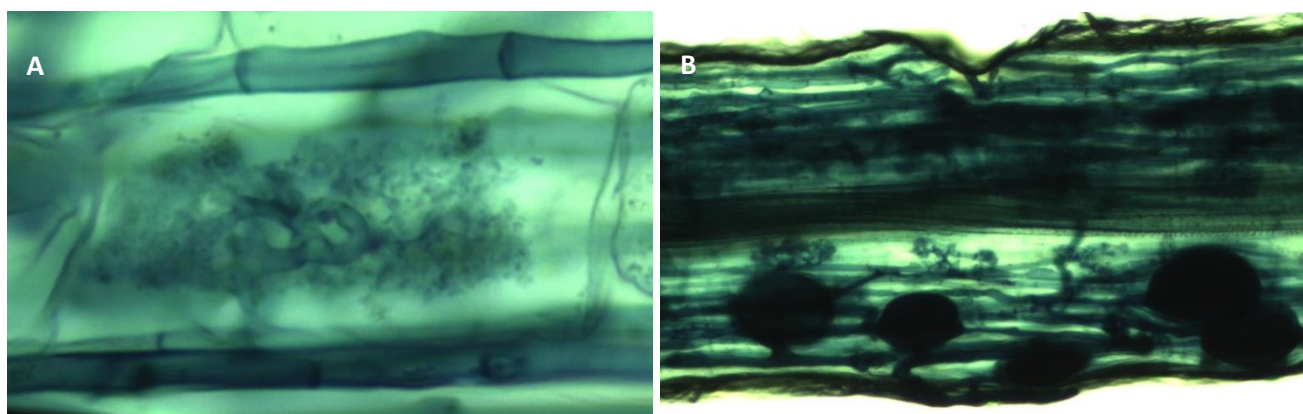
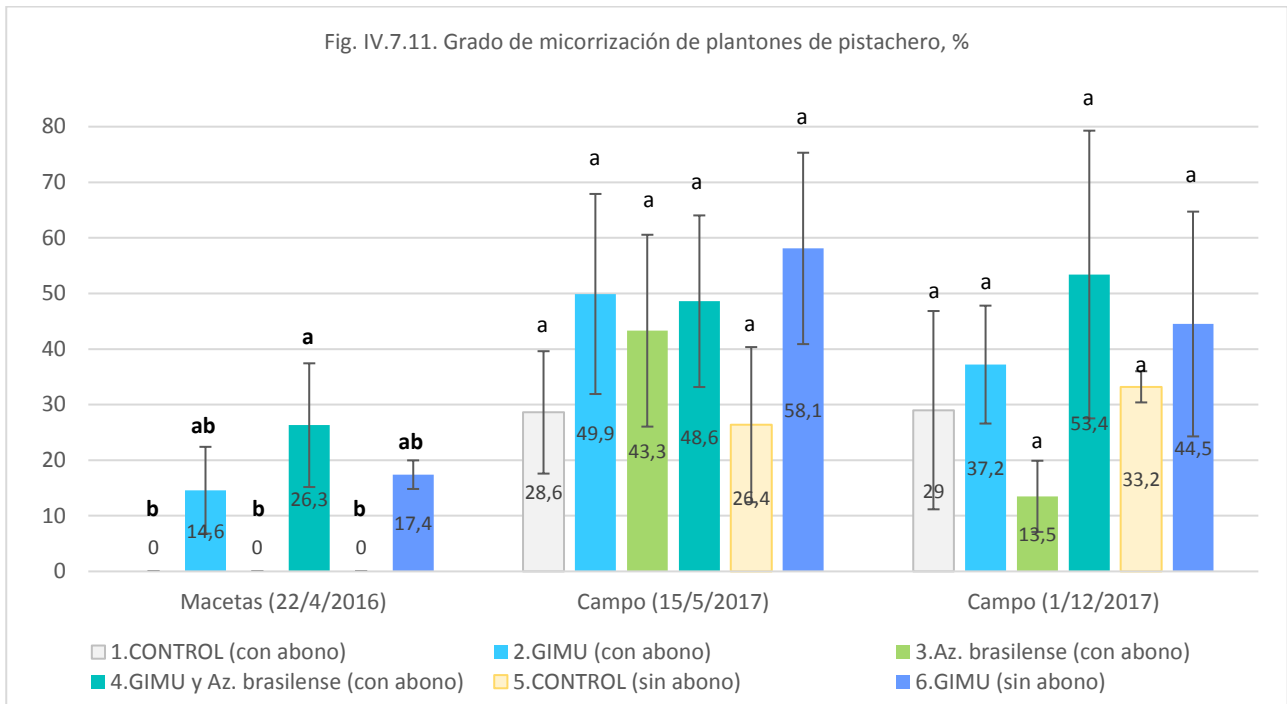


Fig. IV.7.11. Aspecto de un arbusculo (A, 400X) y de las hifas, arbusculos, vesículas y esporas (B, 100X) dentro de una raíz de un plantón de pistachero tratado con GIMU y *Azospirillum brasilense* en invernadero, fecha de muestreo 22/04/2016.

Fig. IV.7.11. Grado de micorrización de plantones de pistachero, %



Segunda etapa: cultivo de los plantones de pistachero en el campo abierto del vivero

Al final de ensayo (1/12/2017) hemos obtenido el menor porcentaje (Tab. IV.7.6, Fig. IV.7.13) y la cantidad de plantones con injerto exitoso en 1 ha (Fig. IV.7.14) en las variantes 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono. Las otras variantes tenían el porcentaje y la cantidad de plantones con injerto exitoso en 1ha mayores que en las variantes de CONTROL siendo la variante 2. GIMU abonado la que ha dado los mayores valores superando a la variante 1. CONTROL abonado en 3.933 plantones/ha o en 29% (Tab. IV.7.6).

La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tuvo un efecto significativo ni en la variante de CONTROL no en la variante de GIMU.

Estos resultados demuestran que la aplicación de GIMU y *Azospirillum brasilense* tanto solos como juntos puede aumentar el éxito de injerto y por lo tanto la productividad de plantones siendo la aplicación de GIMU solo la mejor opción. El no aumento de la eficacia de producción de plantones de pistachero con la aplicación conjunta de GIMU y *Azospirillum brasilense* intuitivamente se presenta raro ya que en los ensayos con almendros y en los parámetros de vigor hemos podido observar este efecto sinérgico. Quizás la cantidad de plantas utilizadas en este ensayo o la variabilidad de las condiciones del terreno no han sido apropiadas para observar el efecto sinérgico de GIMU y *A. brasilense* sobre la producción de plantones de pistachero. Futuros ensayos son necesarios para aclarar estas dudas.

Fig. IV.7.13. Plantones con injerto exitoso, %

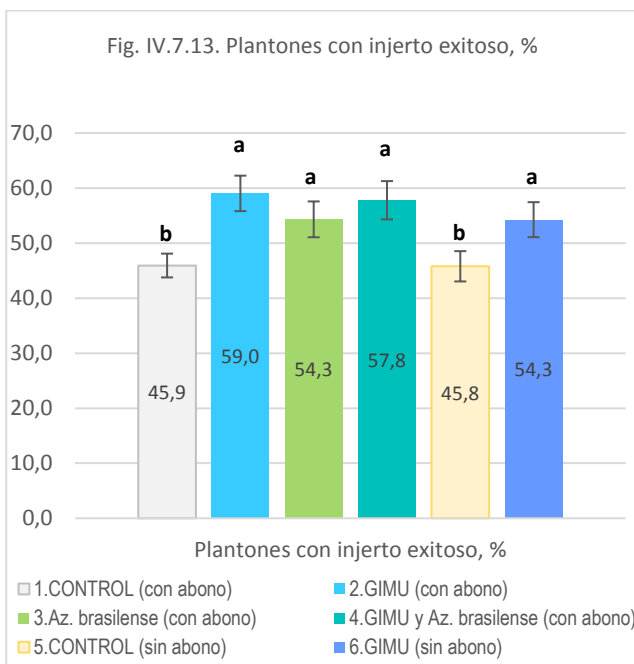
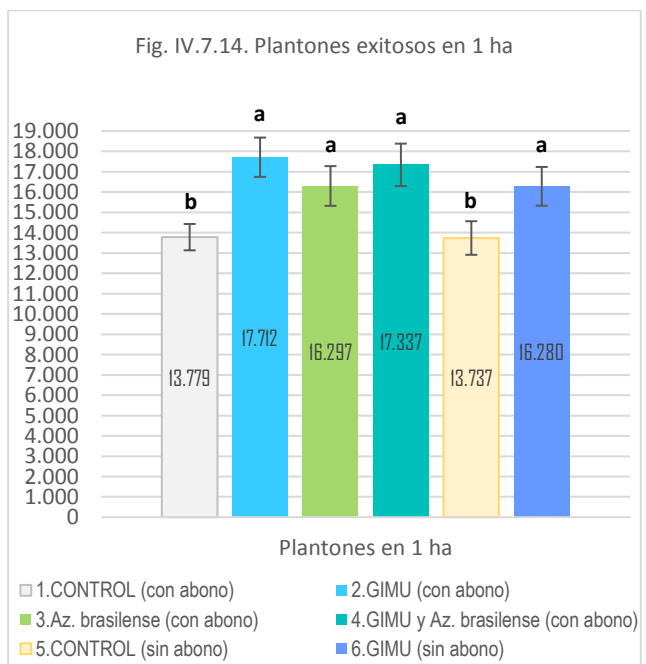


Fig. IV.7.14. Plantones exitosos en 1 ha



Tab. IV.7.6. Productividad de plantones con injerto exitoso (1/12/2017) y parámetros económicos de producción

Variante	Plantones con injerto exitoso, %	Plantones exitosos en 1 ha	Valor de plantones, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1. CONTROL (con abono)	45,9	13.779	165.351	90.000	75.351	83,7
2. GIMU (con abono)	59,0	17.712	212.538	92.700	119.838	129,3
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	54,3	16.297	195.558	90.600	104.958	115,8
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	57,8	17.337	208.042	93.300	114.742	123,0
5. CONTROL (sin abono)	45,8	13.737	164.843	89.950	74.893	83,3
6. GIMU (sin abono)	54,3	16.280	195.355	92.650	102.705	110,9
Diferencia 2.Ga-1.Ca	13,1	3.933	47.187	2.700	44.487	45,6
Diferencia 3.Az.a-1.Ca	8,4	2.518	30.207	600	29.608	32,1
Diferencia 4.G+Az.a-1.Ca	11,9	3.558	42.691	3.300	39.391	39,3
Diferencia 5.Csa-1.Ca	-0,1	-42	-508	-50	-458	-0,5
Diferencia 6.Gsa-1.Ca	8,3	2.501	30.004	2.650	27.354	27,1
Diferencia 2.Ga/1.Ca, %	28,54	28,54	28,54	3,00	59,04	54,41
Diferencia 3.Az.a/1.Ca, %	18,27	18,27	18,27	0,67	39,29	38,37
Diferencia 4.G+Az.a/1.Ca, %	25,82	25,82	25,82	3,67	52,28	46,89
Diferencia 5.Csa/1.Ca, %	-0,31	-0,30	-0,31	-0,06	-0,61	-0,55
Diferencia 6.Gsa/1.Ca, %	18,15	18,15	18,15	2,94	36,30	32,40
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)						
Variante						
1. CONTROL (con abono)	b	b	b	N/A	bc	b
2. GIMU (con abono)	a	a	a	N/A	a	a
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	a	a	a	N/A	a	a
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	a	a	a	N/A	a	a
5. CONTROL (sin abono)	b	b	b	N/A	c	b
6. GIMU (sin abono)	a	a	a	N/A	ab	ab
Error estándar de media (Std Error Mean)						
Variante						
1. CONTROL (con abono)	2,1603	648	7776,4	N/A	7776,4	8,6404
2. GIMU (con abono)	3,2242	967,1	11607	N/A	11607	12,521
3. <i>Azospirillum brasilense</i> (con abono)	3,2559	976,8	11721	N/A	11721	12,937
4. GIMU y <i>Az.br.</i> (con abono)	3,4787	1043,8	12525	N/A	12525	13,424
5. CONTROL (sin abono)	2,7534	826,05	9912,3	N/A	9912,3	11,019
6. GIMU (sin abono)	3,1796	953,8	11446	N/A	11446	12,353
Valor P	0,0027	0,0027	0,0027	N/A	0,0057	0,0111

* N/A – no aplicable. ** N=7.

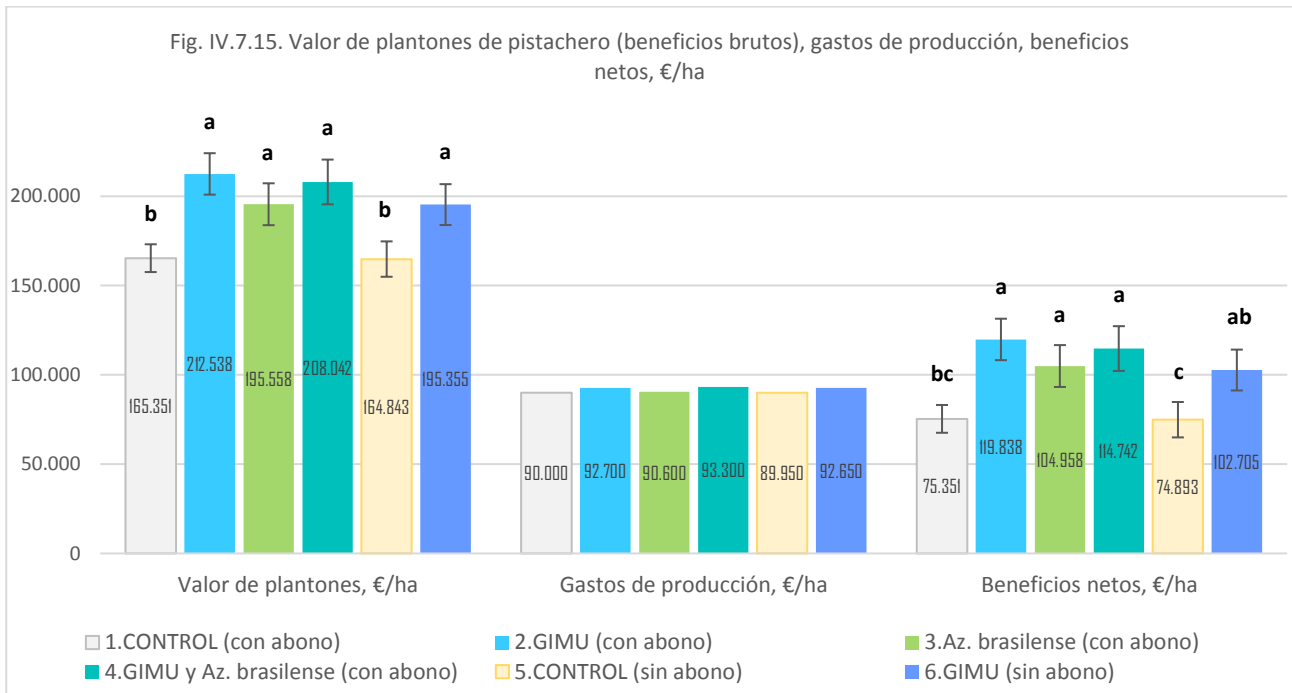
Al final de ensayo (1/12/2017) hemos obtenido el menor valor de los plantones (beneficios brutos) de pistachero en las variantes 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono (Fig. IV.7.15). Las otras variantes tenían el valor de plantones mayores que en las variantes de CONTROL siendo la variante 2. GIMU abonado la que ha dado el mayor número superando a la variante 1. CONTROL abonado en 47.187 €/ha o en 29% (Tab. IV.7.6).

La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tuvo un efecto significativo sobre beneficios brutos ni en la variante de CONTROL ni en la variante de GIMU. Con la aplicación de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* los gastos de producción han aumentado hasta 2.700€/ha más (3% más, Tab. IV.7.6). Pero estos gastos han sido compensados con creces con los beneficios obtenidos tanto brutos, como netos.

Hemos obtenido el menor beneficio neto en el cultivo de los plantones de pistachero en las variantes 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono (Fig. IV.7.15). Las otras variantes tenían los beneficios netos mayores que en las variantes de CONTROL siendo la variante 2. GIMU abonado la que ha dado el mayor valor superando a la variante 1. CONTROL abonado en 44.487 €/ha o en 59% (Tab. IV.7.6).

La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tuvo un efecto significativo sobre beneficios netos ni en la variante de CONTROL ni en la variante de GIMU.

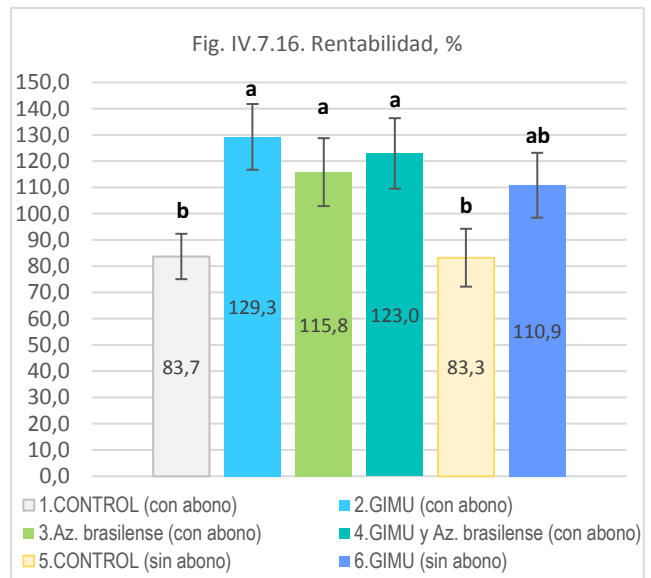
Estos resultados demuestran que la aplicación de GIMU y *Azospirillum brasilense* tanto solos como juntos puede aumentar los beneficios brutos y netos de la producción de los plantones de pistachero siendo la aplicación de GIMU solo la mejor opción. El no aumento de los beneficios brutos y netos en la producción de plantones de pistachero con la aplicación conjunta de GIMU y *Azospirillum brasilense* intuitivamente se presenta raro ya que en los ensayos con almendros hemos podido observar este efecto sinérgico. Quizás la cantidad de plantas utilizadas en este ensayo o la variabilidad de las condiciones del terreno no han sido apropiadas para observar el efecto sinérgico de GIMU y *Azospirillum brasilense* sobre estas variables. Futuros ensayos son necesarios para aclarar estas dudas.



Al final de ensayo (1/12/2017) hemos obtenido la menor rentabilidad para la producción de los plantones de pistachero en las variantes 1. CONTROL abonado y 5. CONTROL sin abono (Fig. IV.7.16). Las otras variantes tenían las rentabilidades mayores que en las variantes de CONTROL siendo la variante 2. GIMU abonado con la mayor rentabilidad (+45,6 puntos o + 54%) (Tab. IV.7.6).

La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tuvo un efecto significativo sobre la rentabilidad ni en la variante de CONTROL ni en la variante de GIMU.

Estos resultados demuestran que la aplicación de GIMU y *Azospirillum brasilense* tanto solos como juntos puede aumentar la rentabilidad de la producción de los plantones de pistachero siendo la aplicación de GIMU solo la mejor opción.



Ensayos 8. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en plantones de pistachero recién injertados (patrón UCB1, injerto var. Kerman), producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU Y *Azospirillum brasilense* sobre el éxito de agarre de injerto a patrón de pistachero y sobre el vigor de patrón y de injerto (patrón UCB1, injerto Kerman) en condiciones de campo de injerto de un vivero.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio Caniles, provincia de Granada, España en un campo abierto de un vivero de producción de los plantones de pistacheros. Los patrones (portainjertos) UCB1 (*P. atlantica* x *P. integerrima*, americano) fueron trasplantados al campo de vivero desde las macetas a finales de junio de 2015, dos meses después, el día 20 de agosto de 2015 fueron injertados con las yemas de la variedad Kerman. La fecha del inicio de ensayo es 31/8/2015. El día 21/03/2016 se realizó la poda de los plantones eliminando cualquier rama de patrón y dejando solo el brote del injerto. La fecha del final de ensayo fue 4/11/2016, cuando se realizó la última medición en los plantones de pistachero en parada vegetativa listos para ser arrancados y trasplantados al campo de producción agrícola de los pistachos.

La densidad de plantación en el campo del vivero fue 80x25 cm (o 30.000 plantones/ha según los datos del vivero). El terreno de la parcela de ensayo es llano, sin pendiente, con un suelo franco-arcilloso de color pardo tipo cambisol (pH 7,9, N – 1242 mg/kg, P – 21,8 mg/kg, K – 271 mg/kg) situado sobre una terraza a lado de un la valle de un río. La parcela de ensayo en campo tenía el riego por goteo diario en la época de verano, 20 min/día con adición de abonos al agua de riego, recortándose la duración y frecuencia de riegos en la época de invierno. Los primeros 14 días después del inicio de ensayo el riego fue sin abonos fosforados ni fungicidas.

Los inoculos evaluados en el ensayo fueron GIMU (0,2 cc/plantón, 6 L/ha), una aplicación – 31/8/15, y *Azospirillum brasilense* (0,2 cc/plantón, 6 L/ha), tres aplicaciones (31/8/15, 5/10/15 y 25/4/16). La superficie de la parcela de ensayo es 1920 m², dividida en 6 bloques (repeticiones) con 4 variantes en cada bloque.

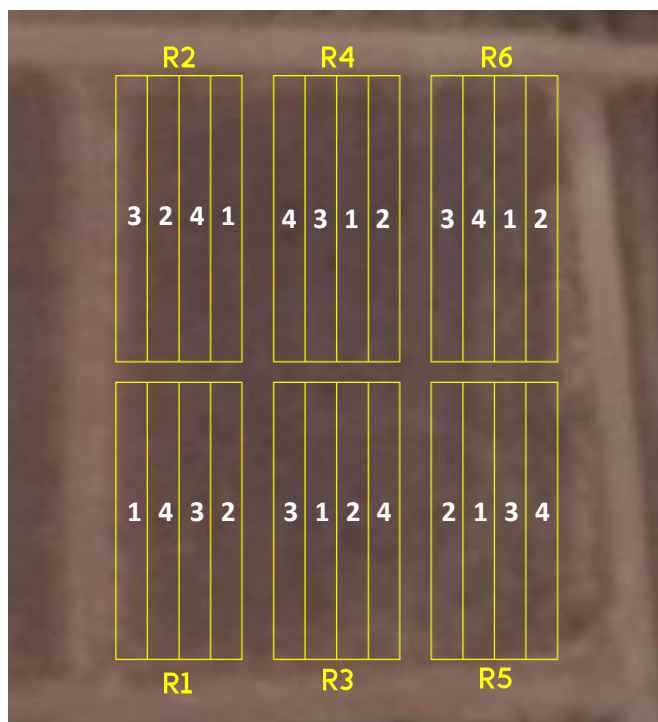


Fig. IV.8.1. Esquema del ensayo organizado en 6 bloques al azar. Los números blancos indican las variantes.

Tabla IV.8.1. Dosis, fechas y modo de aplicación de los productos en el ensayo 8.

Variante	Fechas de aplicaciones	Dosis	Modo de empleo
1. CONTROL	-----	-----	Manejo típico del cultivo de plantones de pistachero.
2. GIMU	1 aplicación (31/8/15)	0,2 cc/plantón, 6 L/ha	Manejo igual a CONTROL más GIMU diluido en agua (20 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/plantón de la solución encima de los goteros de riego. Enseguida se realizó el riego por goteo.
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	3 aplicaciones (31/8/15, 5/10/15 y 25/4/16)	0,2 cc/plantón, 6/L/ha	Manejo igual a CONTROL más <i>Azospirillum brasilense</i> diluido en agua (20 cc/L de agua) y aplicado con mochila a 10 cc/plantón de la solución encima de los goteros de riego. Enseguida se realizó el riego por goteo.
4. GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i>	1 apl. de GIMU más 3 apl. de <i>Azospirillum brasilense</i>	GIMU: 0,2 cc/plantón, 6/L/ha Az. <i>brasilense</i> : 0,2 cc/plantón, 6/L/ha	Manejo igual a CONTROL más GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i> . Cada uno de los productos se diluye en agua (20 cc/L de agua) y se aplica con mochila a 10 cc/plantón de la solución encima de los goteros de riego. Enseguida se realizó el riego por goteo.

En las variantes con GIMU en los primeros 14 días después del inicio de ensayo se realizaron los riegos sin abonos fosforados ni fungicidas. Se realizaron 3 observaciones a lo largo del ensayo: al inicio (3 de septiembre de 2015), en la primavera antes de podar los patrones (18 de marzo de 2016) y un año después del inicio en otoño antes de arrancar los plantones para la venta (4 de noviembre de 2016).

Cada unidad experimental era una fila de plantones con 100 plantones tratados. Entre estas 100 plantas han sido elegidas 5 plantas con la misma altura (54 cm) y diámetro de tallo (6,1 mm) en las cuales se realizaron las mediciones de altura, diámetro de patrón e injerto y cantidad de ramos en el patrón obteniendo los datos medios por una planta por la repetición. Los resultados de 6 repeticiones han sido tratados estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos en el ensayo 8 fueron los siguientes: Altura inicial de patrón (3-sep-2015), cm; Altura de patrón (18-mar-2016), cm; Altura de patrón (4-nov-2016), cm; Altura de injerto (4-nov-2016), cm; Diámetro inicial de patrón a 10 cm del suelo (3-sep-2015), mm; Diámetro de patrón a 10 cm del suelo (18-mar-2016, 4-nov-2016), mm; Diámetro de injerto a 10 cm de la base (4-nov-2016), mm; Cantidad de ramos en patrón, ramos/plantón; Grado de micorrización (4-nov-2016), %; Proporción de plantones con injerto exitoso, %; Plantones con injerto exitoso, plantas/ha; Valor de plantones injertados (precio 12€/plantón), €/ha; Gastos de producción, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad de producción de los plantones de pistachero, €/ha



Fig. IV.8.2. Aspecto de la parcela de ensayo el día 3 de septiembre de 2015.

Resultados del ensayo 8

Este ensayo ha demostrado que el mayor crecimiento de altura de patrones (medidos el día 18/3/2016) fue en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, seguida por la variante 3. *Azospirillum brasilense*, luego variante 2. GIMU, y la menor altura de patrones tuvo la variante 1. CONTROL (Tab. IV.8.2, Fig. IV.8.4).

Vemos el efecto positivo sobre la altura de patrones de GIMU y *Azospirillum brasilense* aplicados por separado junto con efecto sinérgico de la aplicación conjunta de estos dos productos.

En el final de ensayo la altura de patrones fue similar en todas variantes – los obreros suelen poner injertos a alturas similares del tronco de patrón (Fig. IV.8.4). La mayor altura de injerto a final del ensayo fue en la variante 2. GIMU, seguida por la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* y variante 3. *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.8.4, IV.8.6). La menor altura tuvo la variante 1. CONTROL. Aquí vemos la influencia fuerte de GIMU sobre la altura de injertos, y algo menor influencia de *Azospirillum brasilense*. No se ve la sinergia entre estos dos productos sobre la altura de injertos.

El mayor diámetro de patrones (medidos el día 18/3/2016) fue en las variantes 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, 3. *Azospirillum brasilense* y 2. GIMU, y el menor diámetro de patrones tuvo la variante 1. CONTROL (Tab. IV.8.2, Fig. IV.8.7). Vemos el efecto positivo sobre la altura de patrones de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* aplicados por separado o juntos.

En el final de ensayo el mayor diámetro de patrones fue en la variante 2. GIMU seguida por las variantes 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* y luego por la variante 3. *Azospirillum brasilense*. El menor diámetro de patrones tuvo la variante 1. CONTROL (Fig. IV.8.7). Vemos la influencia positiva de GIMU sobre el diámetro de patrones, y algo menor influencia de *Azospirillum brasilense*. No se ve la sinergia entre estos dos productos sobre el diámetro de patrones a final de ensayo. El mayor diámetro de injerto a final del ensayo fue en las variantes 2. GIMU y 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.8.7). El menor diámetro de injertos hubo las variantes 1. CONTROL y 3. *Azospirillum brasilense*. Aquí vemos la influencia fuerte de GIMU sobre el diámetro de injertos, y no influencia de *Azospirillum brasilense*. No se ve la sinergia entre estos dos productos sobre el diámetro de injertos.

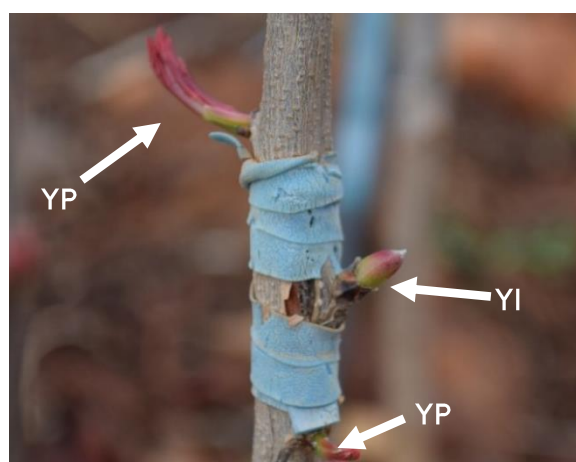
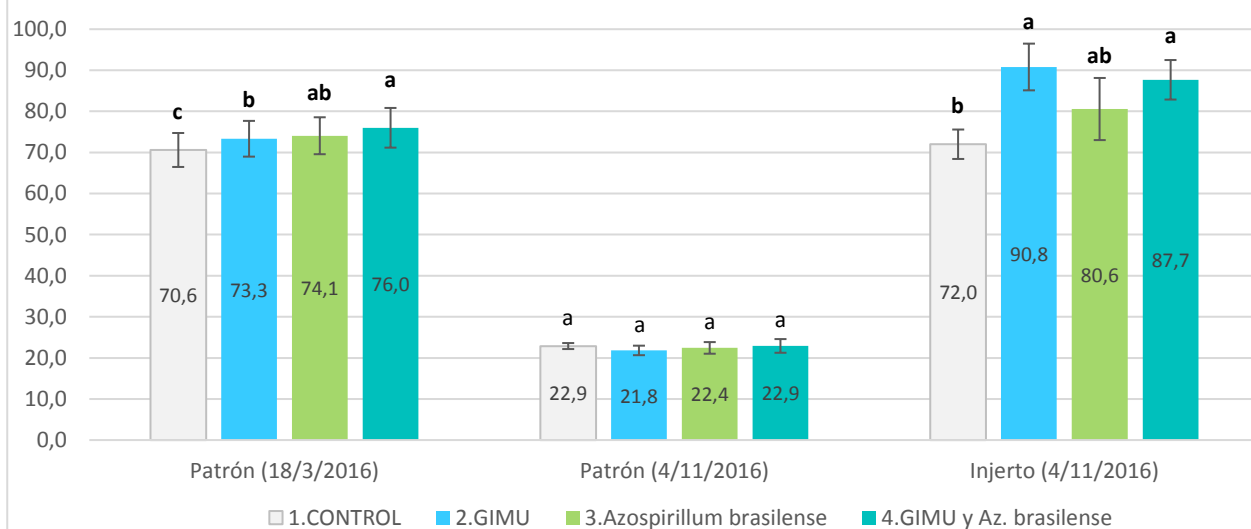


Fig. IV.8.3. Aspecto del plantón de pistachero (patrón UCB1, injerto de var. Kerman) el día 20 de abril de 2016 después de la poda. Se observa una yema de injerto (YI) bien agarrada al portainjerto en un estado vigoroso justo antes de brotar – injerto exitoso. También se ven dos yemas del patrón (YP) en estado de brotación

Tab. IV.8.2. Altura y diámetro de patrones e injertos, grado de micorrización de los plántones de pistachero

Variante	Altura de patrón (18/3/2016), cm	Altura de patrón (4/11/2016), cm	Altura de injerto (4/11/2016), cm	Diámetro de patrón a 10 cm (18/3/2016), mm	Diámetro de patrón a 10 cm (4/11/2016), mm	Diámetro de injerto a 10 cm (4/11/2016), mm	Grado de micorrización (4/11/2016), %
1. CONTROL	70,6	22,9	72,0	8,4	11,9	9,2	8,1
2. GIMU	73,3	21,8	90,8	9,0	13,5	10,8	23,2
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	74,1	22,4	80,6	9,0	12,8	9,8	10,3
4. GIMU y <i>Az.br.</i>	76,0	22,9	87,7	9,2	12,9	10,7	29,2
Diferencia 2.G-1.C	2,7	-1,1	18,8	0,6	1,6	1,6	15,1
Diferencia 3.A-1C	3,5	-0,5	8,6	0,6	0,9	0,6	2,1
Diferencia 4.G+A-1.C	5,4	0,0	15,7	0,8	1,0	1,5	21,1
Diferencia 2.G/1.C, %	3,87	-4,66	26,11	6,95	13,36	17,24	185,85
Diferencia 3.A/1.C, %	4,91	-1,97	11,90	6,75	7,39	6,46	26,15
Diferencia 4.G+A/1.C, %	7,65	0,15	21,78	9,81	8,18	16,26	259,69
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)							
Variante							
1. CONTROL	c	a	b	b	b	b	b
2. GIMU	b	a	a	a	a	a	ab
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	ab	a	ab	a	ab	b	b
4. GIMU y <i>Az.br.</i>	a	a	a	a	ab	a	a
Error estándar de media (Std Error Mean)							
Variante							
1. CONTROL	4,1322	0,7319	3,581	0,3926	0,4687	0,2396	6,234
2. GIMU	4,3496	1,1586	5,6813	0,3627	0,3857	0,3925	9,6716
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	4,495	1,4162	7,5597	0,4574	0,2206	0,2172	2,7825
4. GIMU y <i>Az.br.</i>	4,8304	1,6629	4,8101	0,3991	0,3792	0,5437	5,0871
Valor P	0,001	0,8316	0,0377	0,0003	0,0624	0,0049	0,0371

Fig. IV.8.4. Altura de patrón (UCB1) e injerto (var. Kerman) de plántones de pistachero, cm



El mayor grado de micorrización de los plántones de pistachero (medido el día 4/ 11/2016) fue en la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, seguida por la variante 2. GIMU (Fig. IV.8.5). El menor grado de micorrización tuvo la variante 1. CONTROL y la variante 3. *Azospirillum brasilense*. Hemos observado presencias de arbusculos, esporas e hifas en las raíces de plántones de pistachero (ejemplo – la variante con GIMU, Fig. IV.8.8). Vemos el efecto positivo de GIMU sobre la micorrización de raíces y efecto sinérgico entre GIMU y *Azospirillum brasilense* sobre esta variable.

Fig. IV.8.5. Grado de micorrización (4/11/2016), %

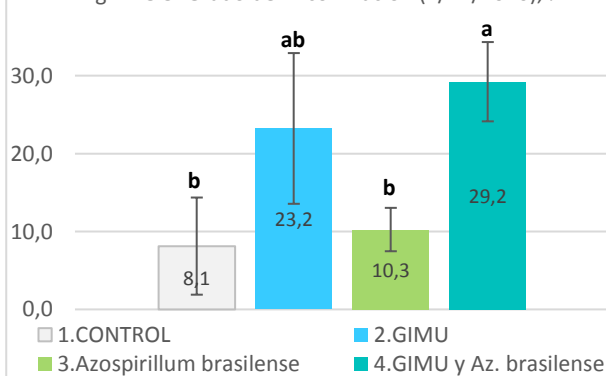




Fig. IV.8.6. Aspecto de los plantones de pistachero el día 4 de noviembre de 2016 (14 meses después de injerto). Variantes: 1 – CONTROL, 2 – GIMU, 3 – *Azospirillum brasilense*, 4 – GIMU y *Azospirillum brasilense*. Se observó mayor altura de injertos en las variantes tratadas con GIMU y/o *Azospirillum brasilense*.

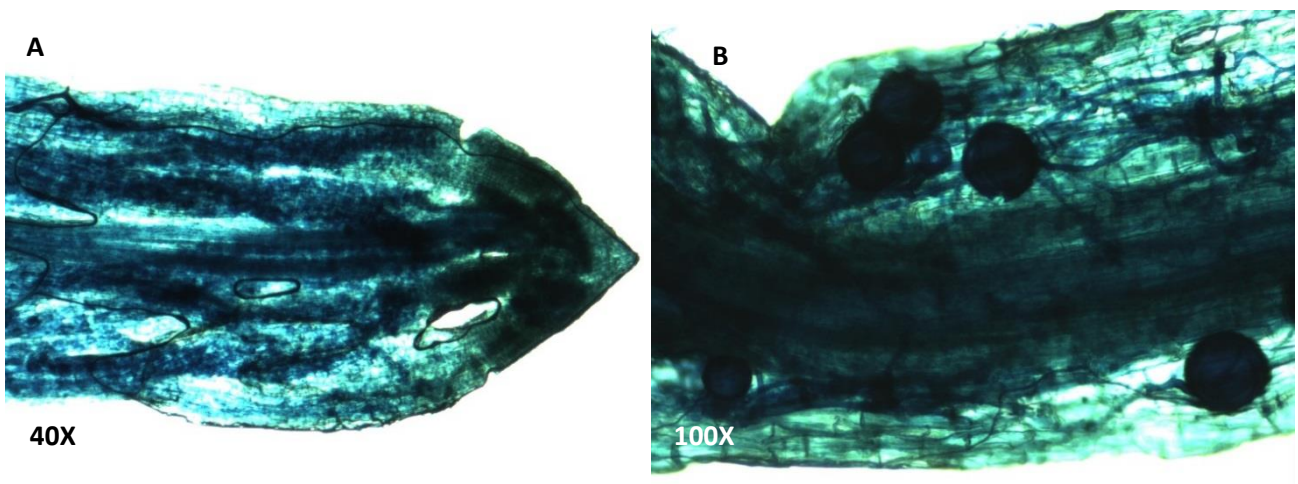
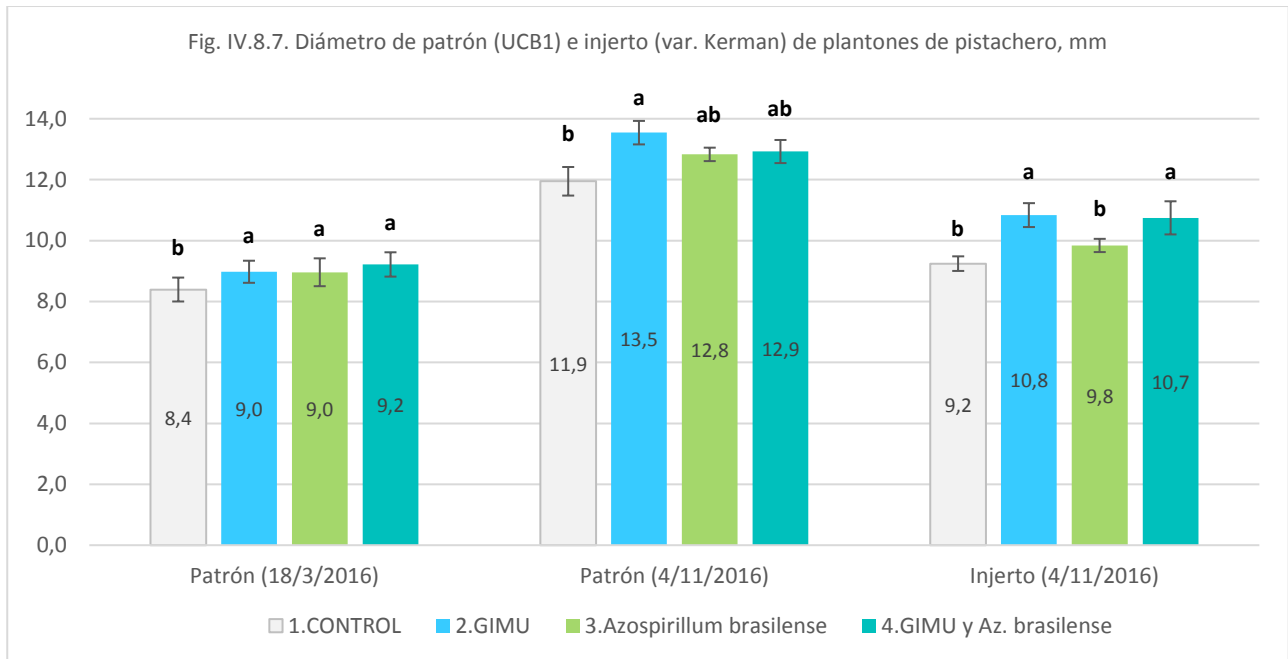


Fig. IV.8.8. Aspecto de raíces de la variante 2. GIMU (4/11/2016): A – 40 aumentos, una raíz con alto grado de micorrización (muchos arbusculos cerca de la punta de raíz); B – 100 aumentos, una raíz con hifas y esporas de micorriza arbuscular.

La mayor proporción de plántones con injerto exitoso fue el la variante 2.GIMU, seguida por la variante 3: *Azospirillum brasilense*, luego por la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, terminando con la variante 1. CONTROL que tuvo 5,9% menos plántones con injerto exitoso que la variante 2.GIMU (Tab. IV.8.3, Fig. IV.8.9).

La mayor cantidad en 1ha de plántones con injerto exitoso fue el la variante 2. GIMU, seguida por la variante 3: *Azospirillum brasilense*, luego por la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, terminando con la variante 1. CONTROL que tuvo 5,9% menos plántones con injerto exitoso que la variante 2.GIMU (Fig. IV.8.10).

Estos datos de muestran que GIMU aplicado solo y *Azospirillum brasilense* aplicado solo pueden aumentar la proporción de plántones con injerto exitoso. La interacción entre GIMU y *A. brasilense* no tiene efecto sinérgico por las causas desconocidas. Probablemente este resultado es debido al tamaño de la muestra (100 plantas por unidad experimental con 6 repeticiones). Futuros ensayos en parcelas de mayor tamaño son necesarios para aclarar esta duda.

Tab. IV.8.3. Productividad de plántones de pistacheros, su valor, gastos de producción, beneficios y rentabilidad

Variante	Proporción de plántones con injerto exitoso, %	Plántones exitosos en 1 ha	Valor de plántones, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1. CONTROL	82,3	24.700	296.400	90.000	206.400	229,3
2. GIMU	87,2	26.150	313.800	91.080	222.720	244,5
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	84,8	25.450	305.400	90.720	214.680	236,6
4. GIMU y <i>Az. brasilense</i>	83,8	25.150	301.800	91.800	210.000	228,8
Diferencia 2.G-1.C	4,8	1.450	17.400	1.080	16.320	15,2
Diferencia 3.A-1C	2,5	750	9.000	720	8.280	7,3
Diferencia 4.G+A-1.C	1,5	450	5.400	1.800	3.600	-0,6
Diferencia 2.G/1.C, %	5,87	5,87	5,87	1,20	7,91	6,63
Diferencia 3.A/1.C, %	3,04	3,04	3,04	0,80	4,01	3,19
Diferencia 4.G+A/1.C, %	1,82	1,82	1,82	2,00	1,74	-0,25

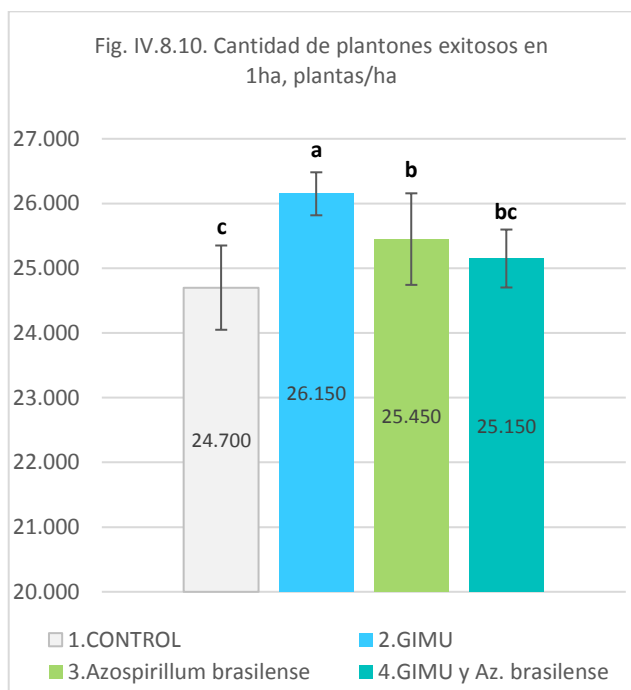
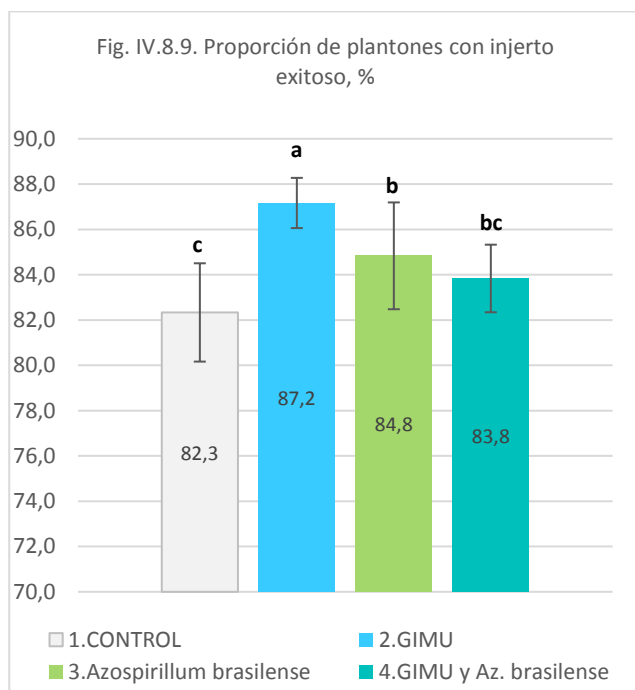
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)

Variante						
1. CONTROL	c	c	c	N/A*	c	b
2. GIMU	a	a	a	N/A	a	a
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	b	b	b	N/A	b	ab
4. GIMU y <i>Az.br.</i>	bc	bc	bc	N/A	bc	b

Error estándar de media (Std Error Mean)

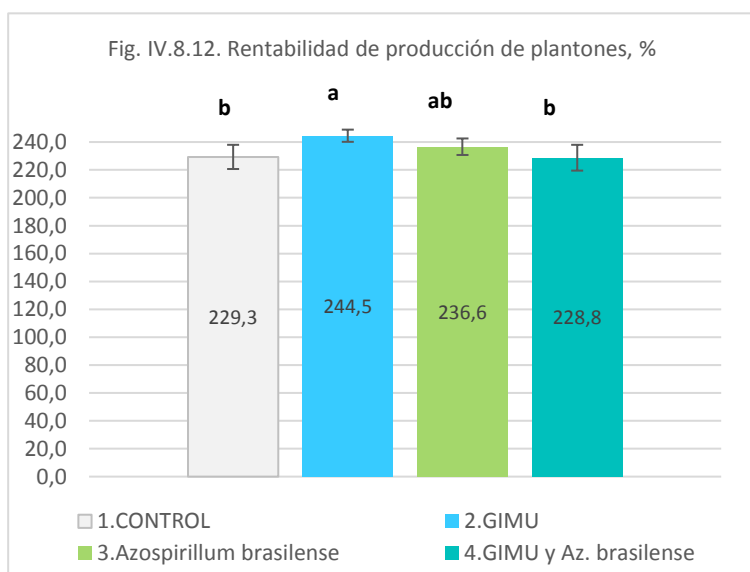
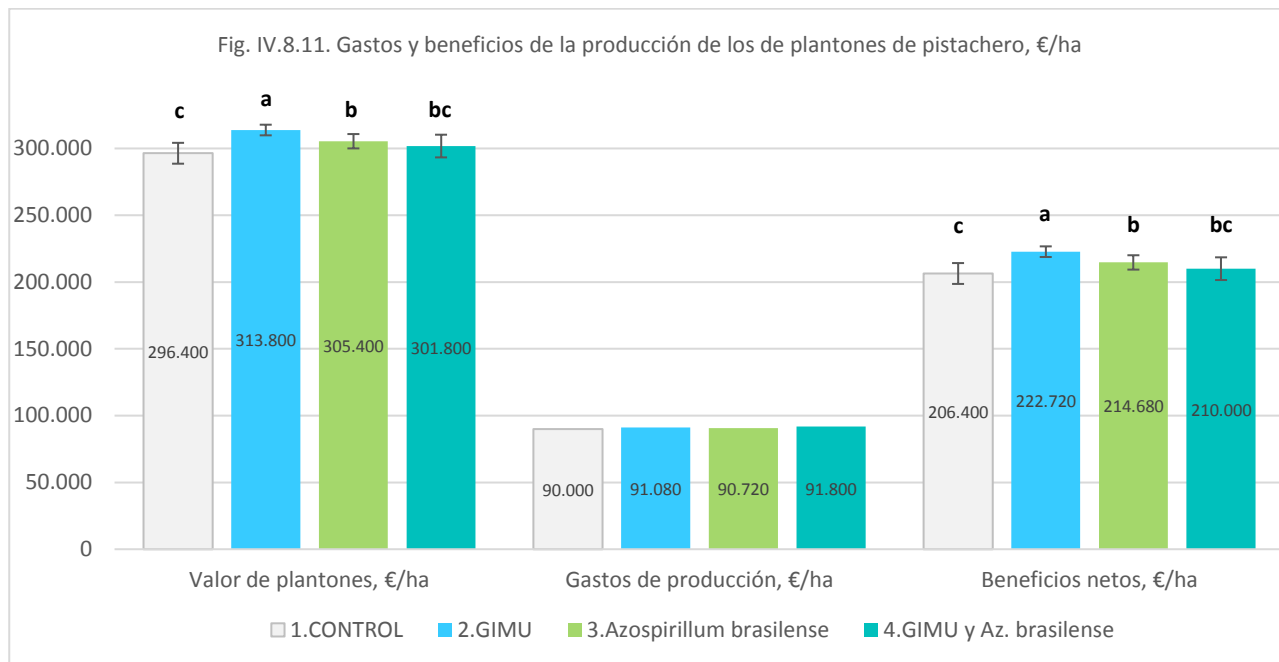
Variante						
1. CONTROL	2,1705	651,15	7813,8	N/A	7813,8	8,682
2. GIMU	1,1081	332,42	3989	N/A	3989	4,3766
3. <i>Azospirillum brasilense</i>	2,3582	707,46	5373,3	N/A	5373,3	5,923
4. GIMU y <i>Az.br.</i>	1,4926	447,77	8489,5	N/A	8489,5	9,2479
Valor P	0,0026	0,0026	0,0026	N/A	0,0036	0,0051

*N/A – no aplicable



Los mayores beneficios brutos y netos de la producción de plantones de pistachero fueron en la variante 2. GIMU, seguida por la variante 3: *Azospirillum brasilense*, luego por la variante 4. GIMU y *Azospirillum brasilense*, terminando con la variante 1. CONTROL que tuvo 5,9% y 7,9% menos de beneficios brutos y netos en comparación con la variante 2. GIMU (Tab. IV.8.3, Fig. IV.8.11).

Estos datos de muestran que GIMU aplicado solo y *Azospirillum brasilense* aplicado solo pueden aumentar los beneficios brutos y netos (a pesar de aumento de gastos). La interacción entre GIMU y *Azospirillum brasilense* no tiene efecto sinérgico por las causas desconocidas.



La mayor rentabilidad de la producción de plantones de pistachero fue en la variante 2. GIMU, seguida por la variante 3: *Azospirillum brasilense*. Las variantes 4. GIMU y *Azospirillum brasilense* y 1. CONTROL que tuvieron los menores niveles de rentabilidad (Fig. IV.8.12).

Estos datos de muestran que GIMU aplicado solo puede aumentar la rentabilidad de la producción de plantones de pistacheros. *Azospirillum brasilense* aplicado solo tiene indicios de poder aumentar la rentabilidad. La interacción entre GIMU y *Azospirillum brasilense* no aumentó la rentabilidad debido a aumento de gastos y a alguna otra causa desconocida.

IV.I.III. ALMENDRO

Ensayo 9. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en almendros de var. Lauranne de 6 y 7 años en regadío de producción convencional (2016, 2017)

Objetivo del ensayo

Está demostrado que los microorganismos como hongos micorrícicos arbusculares (HMAs) y rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas (RPCP) pueden mejorar el crecimiento vegetativo de las plantas y su productividad. También se conoce el efecto sinérgico entre PGPR y micorrizas arbusculares. Este ensayo pretende averiguar si la aplicación de dos inóculos microbianos, GIMU que contiene HMA *Rhizophagus irregularis* y RPCP *Azospirillum brasilense*, puede tener influencia positiva sobre la productividad de almendros de var. Lauranne en condiciones industriales de campo en regadío. Interesa ver la interacción de estos dos productos sobre la productividad de almendros.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio de Aznalcázar, provincia de Sevilla en los años 2016 y 2017 en el cultivo de almendro de var. Lauranne con el riego por goteo (2 gomas por ambos lados de las lomas en las que se situaban las filas de los árboles) y un suelo franco con pH 7,8, concentraciones de N – 1284 mg/kg, P – 25,1 mg/kg, K – 267 mg/kg. El marco de plantación es 7x6 m (238 árboles/ha). La superficie de la parcela experimental fue de 10,7ha.

El ensayo constó de cuatro variantes donde se probaron los productos GIMU y *Azospirillum brasilense* solos y combinados uno con otro frente a una variante de CONTROL (Tab. IV.9.1).

Tabla IV.9.1. Variantes del ensayo 9: GIMU y *Azospirillum brasilense* en almendros de var. Lauranne de 6 y 7 años en regadío

Variante	Descripción
CONTROL (C)	Manejo habitual de cultivo de almendro convencional con riego por goteo.
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	Igual que CONTROL más <i>Azospirillum brasilense</i> , 1L/ha, 2 aplicaciones por aspersión sobre los líneas de goteros a dos lados del árbol, con el riego posterior. Gasto de caldo aprox. 0,75 L/árbol. Fechas de aplicación: en 2016 – 23/02/2016 y 07/06/2016, en 2017 – 06/03/2017 y 15/05/2017.
GIMU (G)	Igual que CONTROL más GIMU, 1 L/ha, antes de la brotación, por inyección a dos lados de árbol junto al gotero, con el riego posterior. Fechas de aplicación: en 2016 - 28/01/2016, en 2017 – 06/03/2017
GIMU más <i>A. brasilense</i> (X)	Combinación de las variantes GIMU (G) y <i>Azospirillum brasilense</i> (A)

La aplicación de GIMU se realizó por inyección (Fig. IV.9.3) a dos lados de árboles cerca de los goteros. Aplicación de *Azospirillum brasilense* se realizó por aspersión sobre dos lados de la loma encima de las gomas de riego por goteo. Los dos productos pueden ser aplicados vía riego por goteo.

La unidad experimental consistía en dos filas de árboles de 186 m de largo (62 árboles en total o 2604 m²) (Fig. IV.9.1, Fig. IV.9.2). En el año 2016 cada variante tuvo 5 bloques (repeticiones) tratados, en los cuales 4 árboles fueron elegidos al azar para el muestreo de productividad (Fig. IV.9.1). En el año 2017 cada variante tuvo 8 bloques, en los cuales 3 o 2 árboles fueron elegidos al azar para el muestreo (Fig. IV.9.2). Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos fueron los siguientes: Productividad de hueso seco, kg/ha; Peso total de granos de 1^{ra} categoría, kg/ha; Cantidad de huesos por árbol, unidades; Cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol, unidades; Peso de un grano de 1^{ra} categoría, g; Micorrización de raíces, %; Gastos totales por año, €/ha; Valor de granos 1^{ra} categoría (precio 5,10€/kg en 2016 y 4,50€/kg en 2017), €/ha; Beneficios netos de cultivo de almendro, €/ha; Rentabilidad de cultivo (relación entre beneficios netos y gastos), %; Gastos y beneficios adicionales con los tratamientos de *Azospirillum brasilense* y/o GIMU, €/ha.

Para analizar la productividad de hueso con grano en cada unidad experimental han sido recolectados 2 o 3 árboles con ayuda de un vibro y las mallas colocadas en el suelo. La masa recolectada estaba formada de almendras frescas con capotes, hojas, trozos de ramas etc. El peso fresco de esta recolección estuvo entre 48 y 94 kg/árbol. Se recolectó una muestra aleatoria de unos 3-4kg y se pesó en fresco (Fig. IV.9.4), se separaron huesos y destrío y después se secó y se volvió a pesar. A partir de estos datos se determinaron las productividades de huesos por árbol y por 1ha. También se contabilizó la cantidad de huesos en la muestra para determinar la cantidad de huesos por un árbol.

El peso medio de un grano está calculado basándose en que de cada muestra de almendras fue sacada una submuestra de 200 almendras. Estas almendras se partieron para extraer el grano del hueso. Los granos de 1^{ra}, 2^{da} categoría y de destrío se contabilizaron. El ratio de salida de granos de 1^{ra} categoría se determinó entre 36,1 y 37,3%, para calcular la productividad de los granos en 1ha. Luego el peso total de granos de 1^{ra} categoría se dividió por la cantidad de granos de 1ra categoría obteniendo así el peso medio de un grano de 1^{ra} categoría.

El calibre de huesos y de granos se determinó cogiendo en cada submuestra 125 almendras y midiendo su tamaño por largo, ancho y grosor tanto de huesos como de granos. En total, teniendo en cuenta que había 8 repeticiones y 125 almendras por repetición, se midieron 1000 almendras.

El grado de micorrización se midió cogiendo 4 muestras por variante de raíces en diferentes repeticiones (1,3, 6, 8) de la parcela de ensayo. Estas raíces han sido tratadas químicamente para decolorarlas de polifenoles y luego teñirlas con azul tripan. El grado de micorrización fue determinado. Las fotos de estructuras típicas de micorrizas arbusculares dentro de las raíces han sido tomadas a 100 aumentos (Fig. 15) y a 400 aumentos (Fig. 16).

Los gastos anuales habituales de cultivo de almendro en riego han sido obtenidos a partir de la información publicada por el Centro de Transferencia Agroalimentaria de Aragón, Zaragoza.

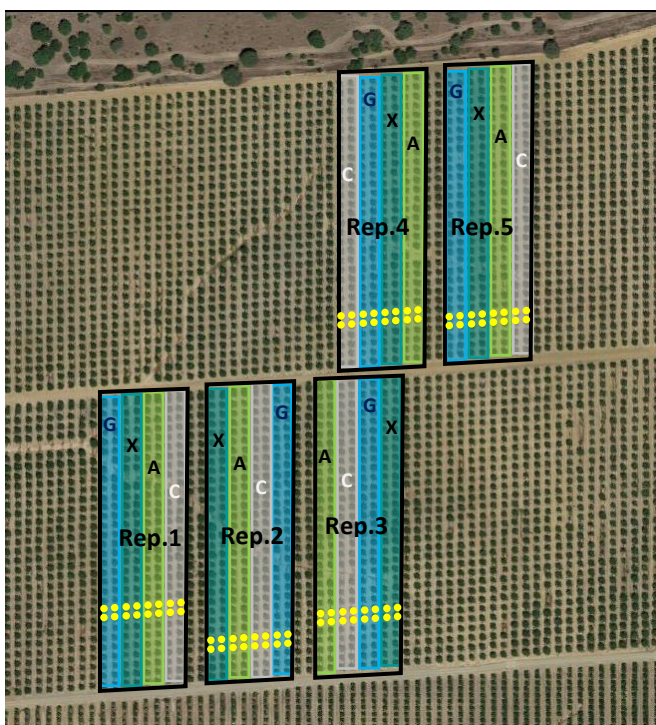


Fig. IV.9.1. Esquema de la parcela de ensayo en 2016 donde con diferentes colores y letras están marcados diferentes variantes de tratamientos: G – GIMU; X – GIMU más *Azospirillum brasilense*; A – *Azospirillum brasilense*; C – CONTROL. Con marcos negros están demostrados 5 bloques de ensayo con diseño estadístico completamente al azar. Los puntos amarillos representan los árboles de muestreo.

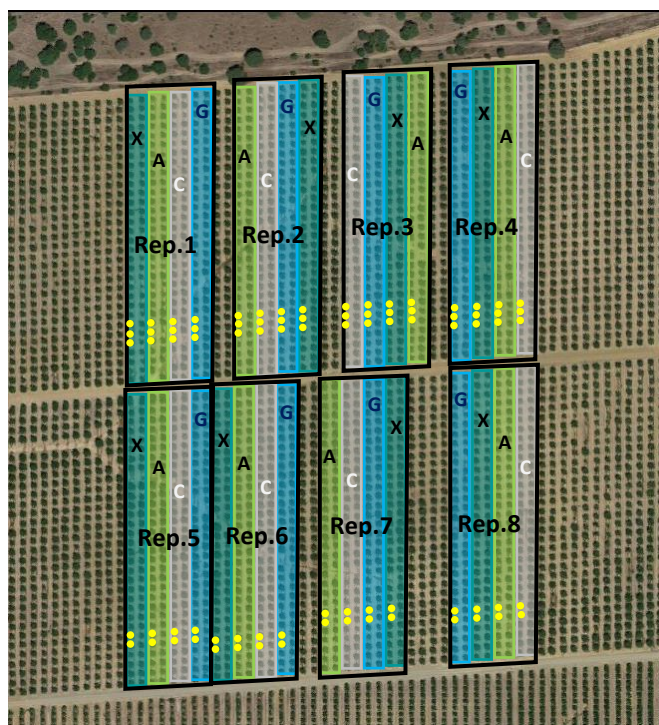


Fig. IV.9.2. Esquema de la parcela de ensayo en 2017 donde con diferentes colores y letras están marcados diferentes variantes de tratamientos: G – GIMU; X – GIMU más *Azospirillum brasilense*; A – *Azospirillum brasilense*; C – CONTROL. Con marcos negros están demostrados 8 bloques de ensayo con diseño estadístico completamente al azar. Los puntos amarillos representan los árboles de muestreo.



Fig. IV.9.3. Aplicación de GIMU por inyección a dos lados de árboles cerca de los goteros (imagen izquierda). Aplicación de *Azospirillum brasilense* por aspersión sobre dos lados de la loma encima de las gomas de riego por goteo (imagen derecha). Los dos productos pueden ser aplicados vía riego por goteo.



Fig. IV.9.4. Aspecto de los puntos de muestreo. Pesando la recolección en fresco.

Resultados del ensayo 9

Este ensayo demostró que en 2016 la menor productividad de hueso seco fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.5), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 22,9%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios.

En 2017 la menor productividad de hueso seco fue en la variante CONTROL (Fig. IV.9.5), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 16,6%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios.

En dos años de ensayos vemos que *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo son capaces de aumentar la productividad de huesos secos de almendro, pero la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando la mayor productividad de huesos entre todas variantes.

En 2016 la menor productividad de granos de 1ª categoría fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.6), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 25,2%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios.

Tab. IV.9.2. Parámetros relacionados con la productividad de almendros de variedad Lauranne

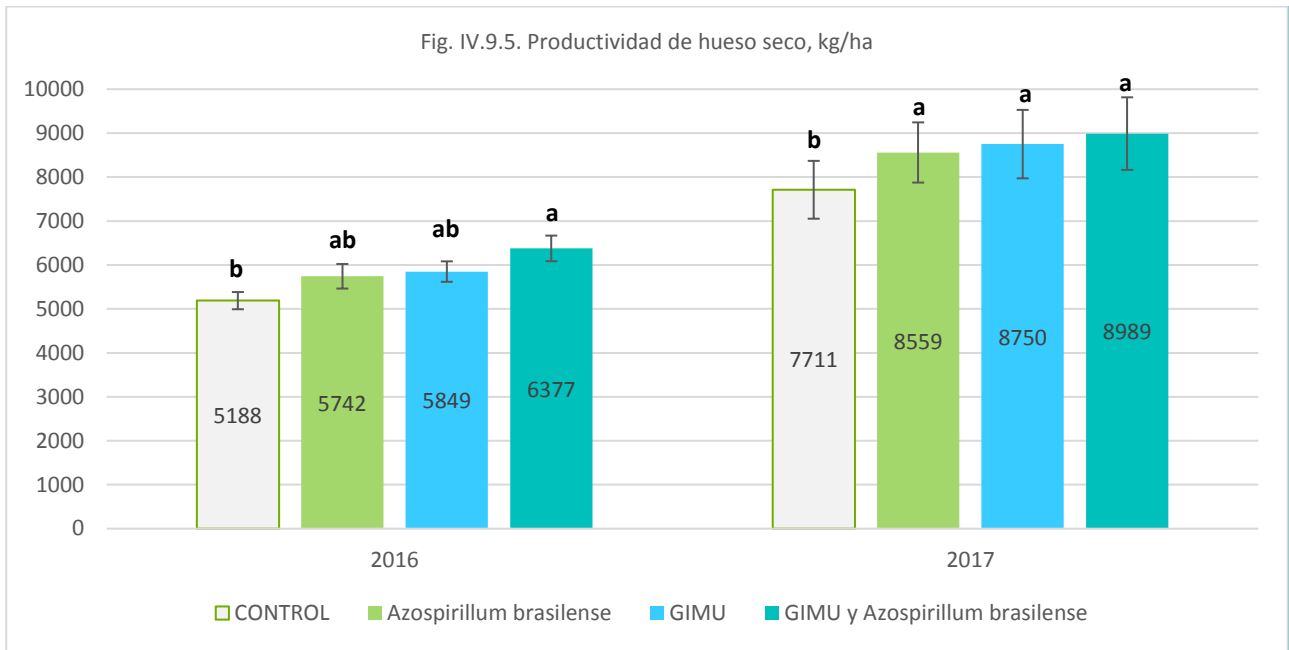
Variante	Productividad de hueso seco, kg/ha		Peso total de granos de 1ª categoría, kg/ha		Cantidad de huesos por árbol, unidades		Cantidad de granos de 1ª categoría por árbol, unidades	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
CONTROL	5.188	7.711	1.748	2.839	6.301	11.057	5.991	10.403
<i>Azospirillum brasilense</i>	5.742	8.559	1.929	3.100	6.863	11.663	6.482	11.044
GIMU	5.849	8.750	1.961	3.207	6.932	12.210	6.665	11.605
GIMU más <i>Az.brasilense</i>	6.377	8.989	2.189	3.363	7.820	12.178	7.552	11.667
Diferencia A-C	554	849	181	261	562	606	491	641
Diferencia G-C	661	1.039	213	368	631	1.153	674	1.202
Diferencia X-C	1.189	1.278	441	524	1.519	1.121	1.560	1.265
Diferencia A/C, %	10,68	11,01	10,37	9,20	8,92	5,48	8,19	6,16
Diferencia G/C, %	12,75	13,48	12,20	12,97	10,01	10,43	11,25	11,56
Diferencia X/C, %	22,92	16,57	25,21	18,46	24,10	10,14	26,04	12,16

Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)

Variante	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
CONTROL (C)	b	b	b	c	b	b	b	b
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	ab	a	b	b	b	ab	b	ab
GIMU (G)	ab	a	ab	ab	b	a	b	a
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	a	a	a	a	a	a	a	a

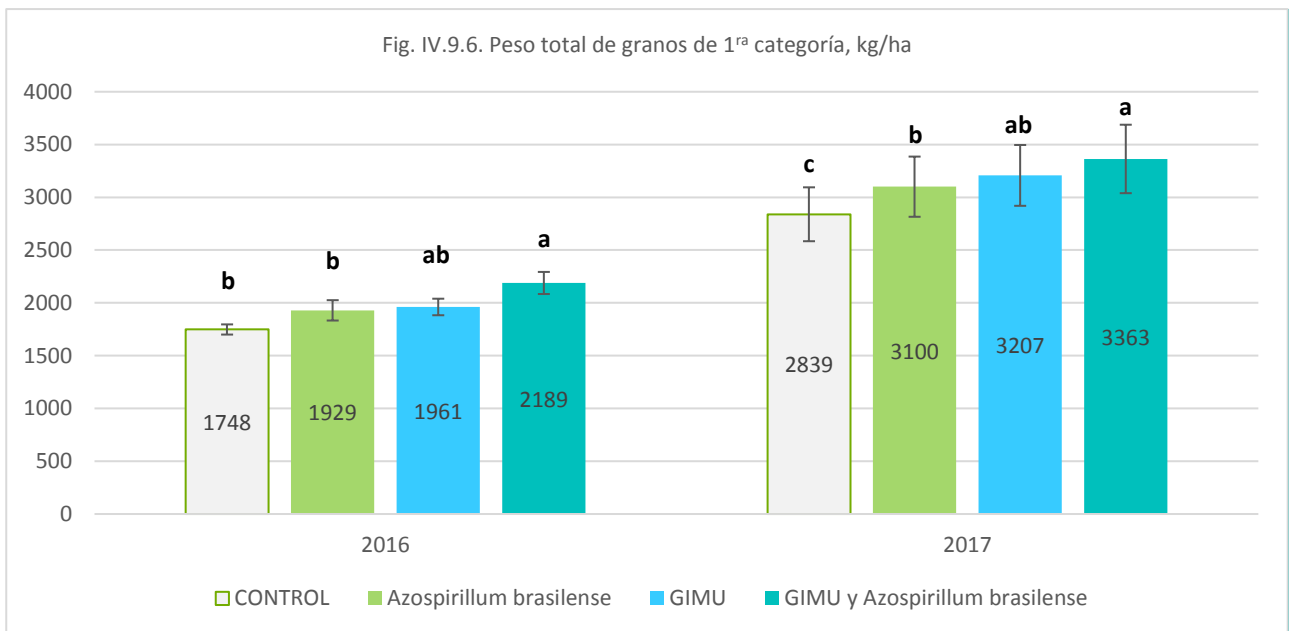
Error estándar de media (Std Error Mean)

Variante	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
CONTROL (C)	195,41	658,15	48,095	255,24	129,81	970,42	96,298	882,38
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	279,2	684,75	96,407	285,08	359,19	1077,7	355,05	1036,6
GIMU (G)	233,02	778,61	78,305	288,02	319,99	1126,2	302,7	1030,9
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	291,66	825,95	104,66	324,24	448,96	1247,4	409,93	1163,8
Valor P	0,0217	0,0007	0,0154	0,0002	0,0061	0,0263	0,0049	0,0151



En 2017 la menor productividad de granos de 1^{ra} categoría fue en la variante CONTROL (Fig. IV.9.6), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 18,5%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios.

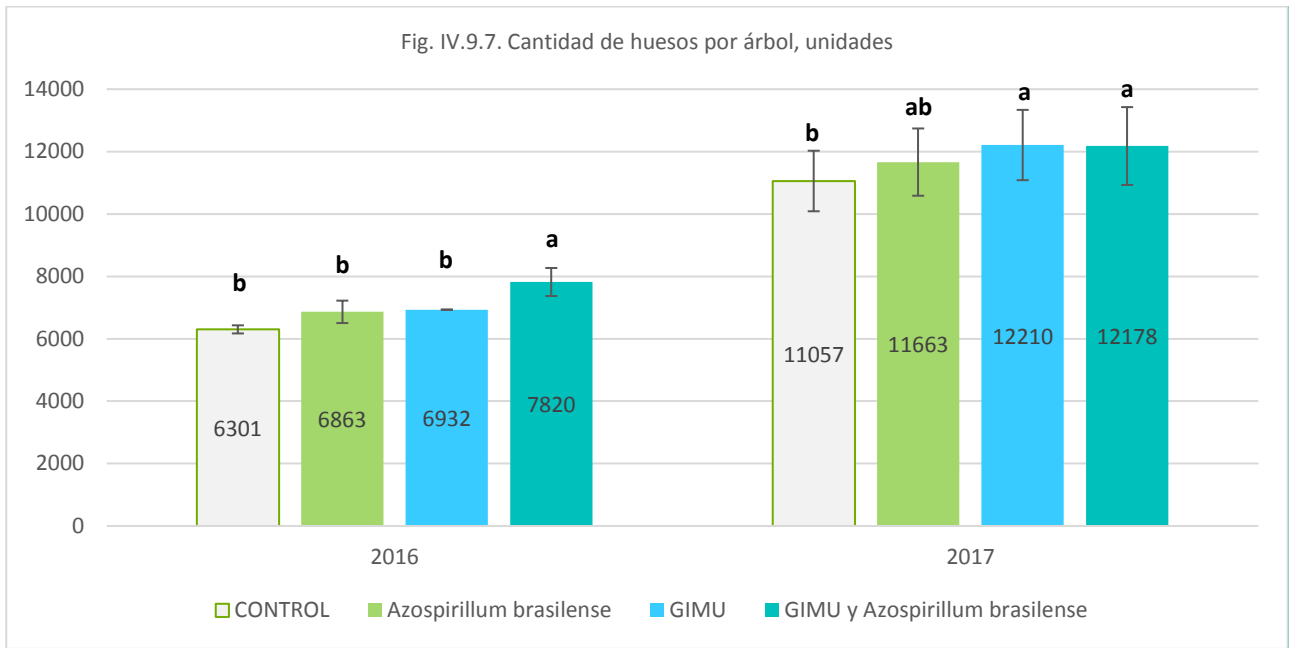
En dos años de ensayos vemos que *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo son capaces de aumentar la productividad de granos de 1^{ra} categoría de almendro, pero la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando la mayor productividad de granos entre todas variantes.



En 2016 la menor cantidad de huesos por árbol fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.7), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 24,1%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU no mostraron diferencia significativa con CONTROL.

En 2017 la menor cantidad de huesos por árbol fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.7), la mayor – en la variante de GIMU solo (+10,4% frente a CONTROL) seguido muy de cerca por la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 10,1%). La variante de *Azospirillum brasilense* tenía la cantidad de huesos entre valores de CONTROL y GIMU.

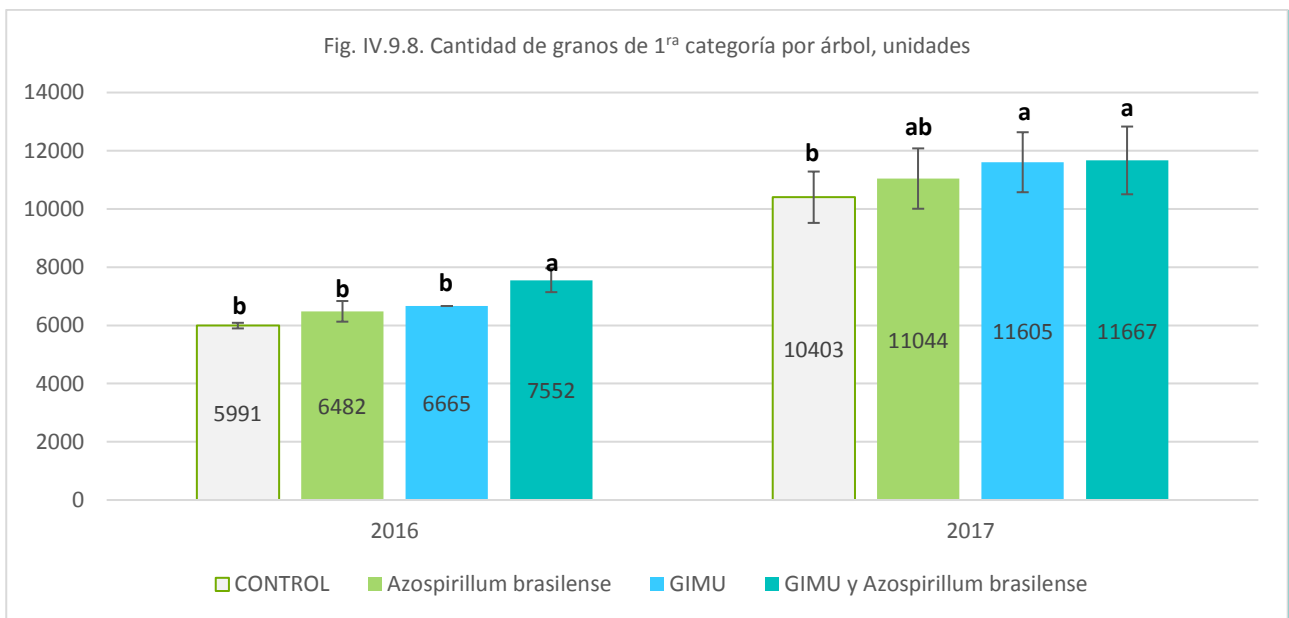
En dos años de ensayos vemos que GIMU solo es capaz de aumentar la cantidad de huesos por árbol de almendro (en 2017), pero la combinación de este producto con *Azospirillum brasilense* tiene un efecto sinérgico causando la mayor cantidad de huesos por árbol entre todas variantes (en 2016) y manteniendo el valor a nivel de más altos en 2017.



En 2016 la menor cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.8), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 26,0%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU no mostraron diferencia significativa con CONTROL.

En 2017 la menor cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.2, Fig. IV.9.8), la mayor – en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* (+12,2% frente a CONTROL) seguido de cerca por la variante de GIMU solo (que superaba a CONTROL en 11,6%). La variante de *Azospirillum brasilense* tenía la cantidad de granos de 1^{ra} categoría entre valores de CONTROL y GIMU.

En dos años de ensayos vemos que GIMU solo es capaz de aumentar la cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol de almendro (en 2017), pero la combinación de este producto con *Azospirillum brasilense* tiene un efecto sinérgico causando la mayor cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol entre todas variantes (en 2016 y 2017).



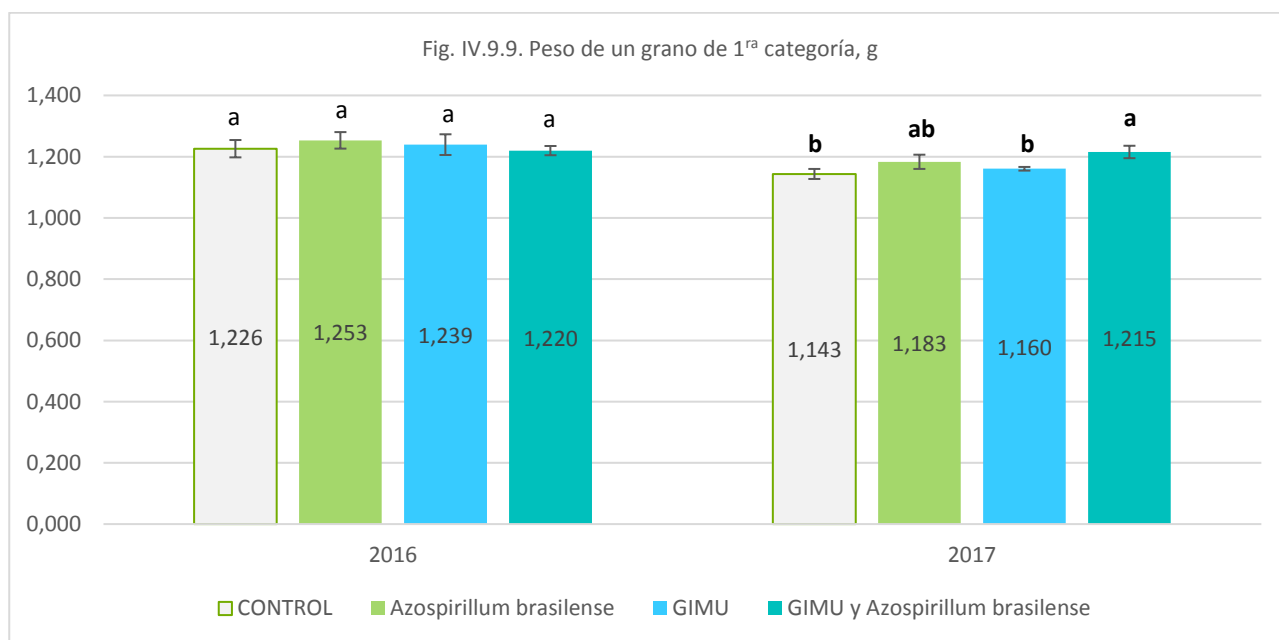
En 2016 no hubo diferencias significativas entre variantes en el peso de un grano (Tab. IV.9.3, Fig. IV.9.9).

En 2017 el menor peso de un grano fue en la variante CONTROL (Fig. IV.9.9), seguida por la variante GIMU, luego por *Azospirillum brasilense*. El mayor peso de un grano de 1^{ra} categoría fue en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* (+6,3% frente a CONTROL). Este aspecto de granos puede ser observado en la Fig. IV.9.10.

Este ensayo demuestra que en algunos años la combinación de aplicaciones de GIMU más *Azospirillum brasilense* puede provocar el aumento del peso medio de un grano de almendro. Este valor está relacionado tanto con vigor de cultivo como con la calidad de almendras.

Tab. IV.9.3. Peso de un grano y micorrización de raíces de almendros de variedad Lauranne

Variante	Peso de un grano de 1ª categoría, g		Micorrización de raíces, % de volumen de córtex	
	2016	2017	2016	2017
CONTROL	1,226	1,143	62,8	11,8
<i>Azospirillum brasilense</i>	1,253	1,183	69,8	25,8
GIMU	1,239	1,160	70,5	42,1
GIMU más <i>Az.brasilense</i>	1,220	1,215	80,1	57,2
Diferencia A-C	0,027	0,040	7,0	14,0
Diferencia G-C	0,013	0,017	7,8	30,3
Diferencia X-C	-0,006	0,072	17,3	45,4
Diferencia A/C, %	2,22	3,47	11,21	118,98
Diferencia G/C, %	1,08	1,48	12,37	257,79
Diferencia X/C, %	-0,51	6,28	27,56	386,12
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)				
CONTROL (C)	a	b	b	c
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	a	ab	b	bc
GIMU (G)	a	b	ab	ab
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	a	a	a	a
Error estándar de media (Std Error Mean)				
CONTROL (C)	0,0283	0,0164	4,3241	2,5706
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	0,027	0,0232	3,7323	3,9329
GIMU (G)	0,0338	0,005976	3,1524	3,7099
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	0,0151	0,0203	2,2821	4,3822
Valor P	0,2469	0,0132	0,0263	0,0007



En dos años de estudios la tendencia general relativa a la micorrización fue la siguiente: el menor grado de la micorrización fue observado en CONTROL, seguido por *Azospirillum brasilense*, luego por GIMU y por último la mayor micorrización fue observada en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* aplicados juntos (Tab. IV.9.3, Fig. IV.9.11). El aspecto de micorrizas se puede ver en las Figuras IV.9.12-IV.9.15.

Por alguna razón los niveles de micorrización del año 2016 fueron mayores a los niveles de micorrización del año 2017. Quizás la causa de esta diferencia está en que los muestreos fueron efectuados en diferentes sitios del campo de ensayo y en diferentes meses del año: inicio de julio de 2016 y mitad de agosto de 2017.

Este ensayo nos da indicios que la adición de *Azospirillum brasilense* al suelo permite estimular el mayor desarrollo de micorrizas arbusculares dentro de las raíces. Las bacterias de *A. brasilense* probablemente tienen cierto efecto beneficioso sobre hongos micorrícicos arbusculares, tanto nativos como el HMA *Rhizophagus irregularis* de GIMU.

La adición de GIMU solo aumenta los niveles de micorrización de las raíces de almendros (por encima de *Azospirillum brasilense* solo). La combinación entre GIMU más *Azospirillum brasilense* tiene un efecto sinérgico sobre los niveles de micorrización provocando la mayor colonización de raíces entre todas variantes.

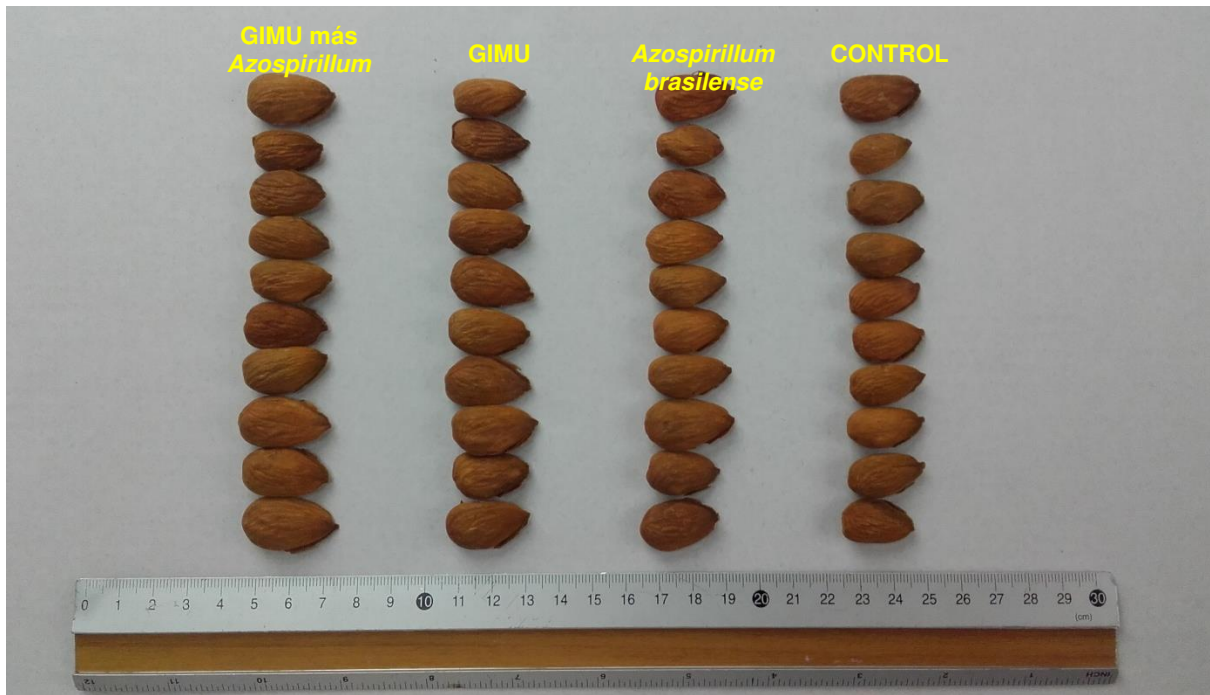


Fig. IV.9.10. Aspecto de los granos de almendras de var. Lauranne recolectadas en 2017.

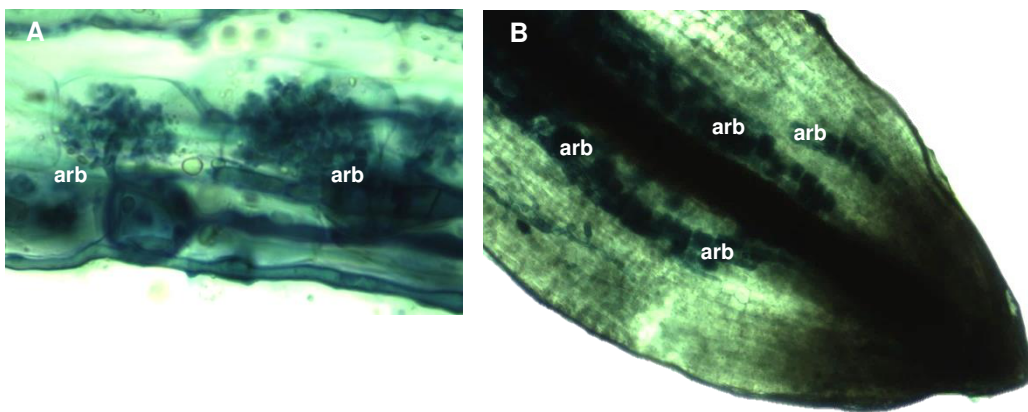
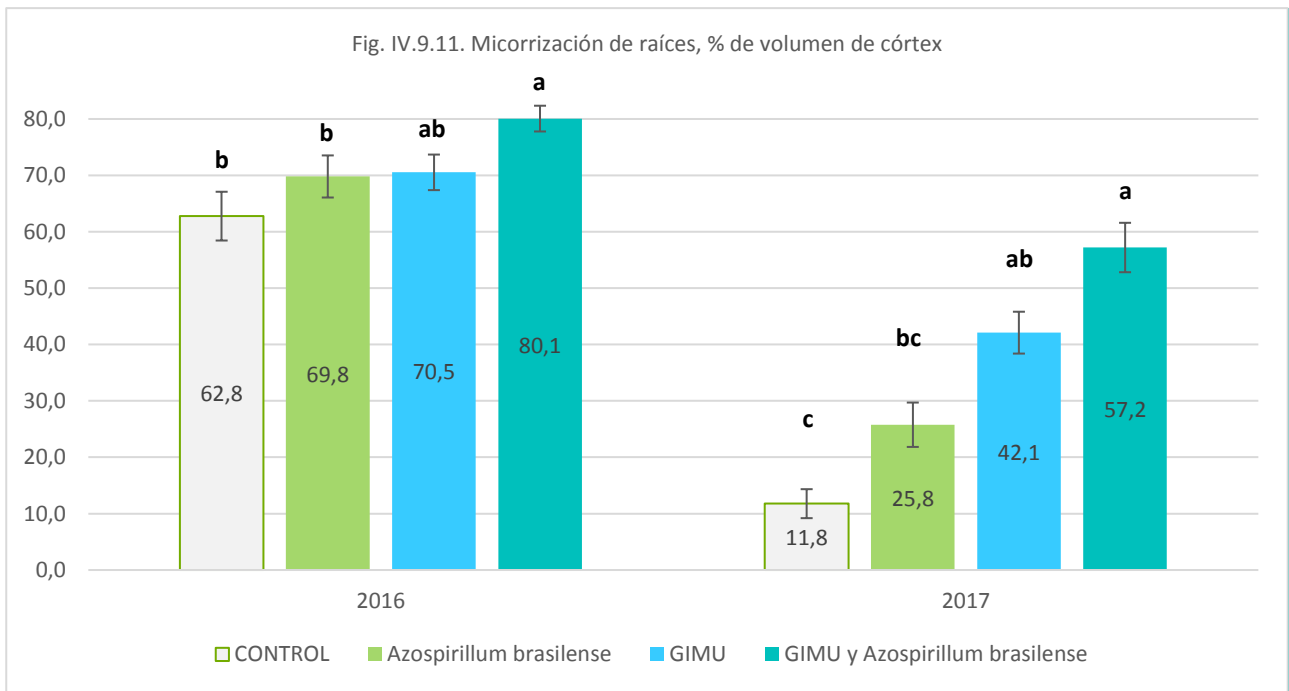


Fig. IV.9.12. 2016: Fotos de raíces micorrizadas con hifas (h), arbuscúlos (arb) y una espóra (esp) de micorriza arbuscúlar bien instalada (tratado con GIMU) (A - 400X y B - 40X)

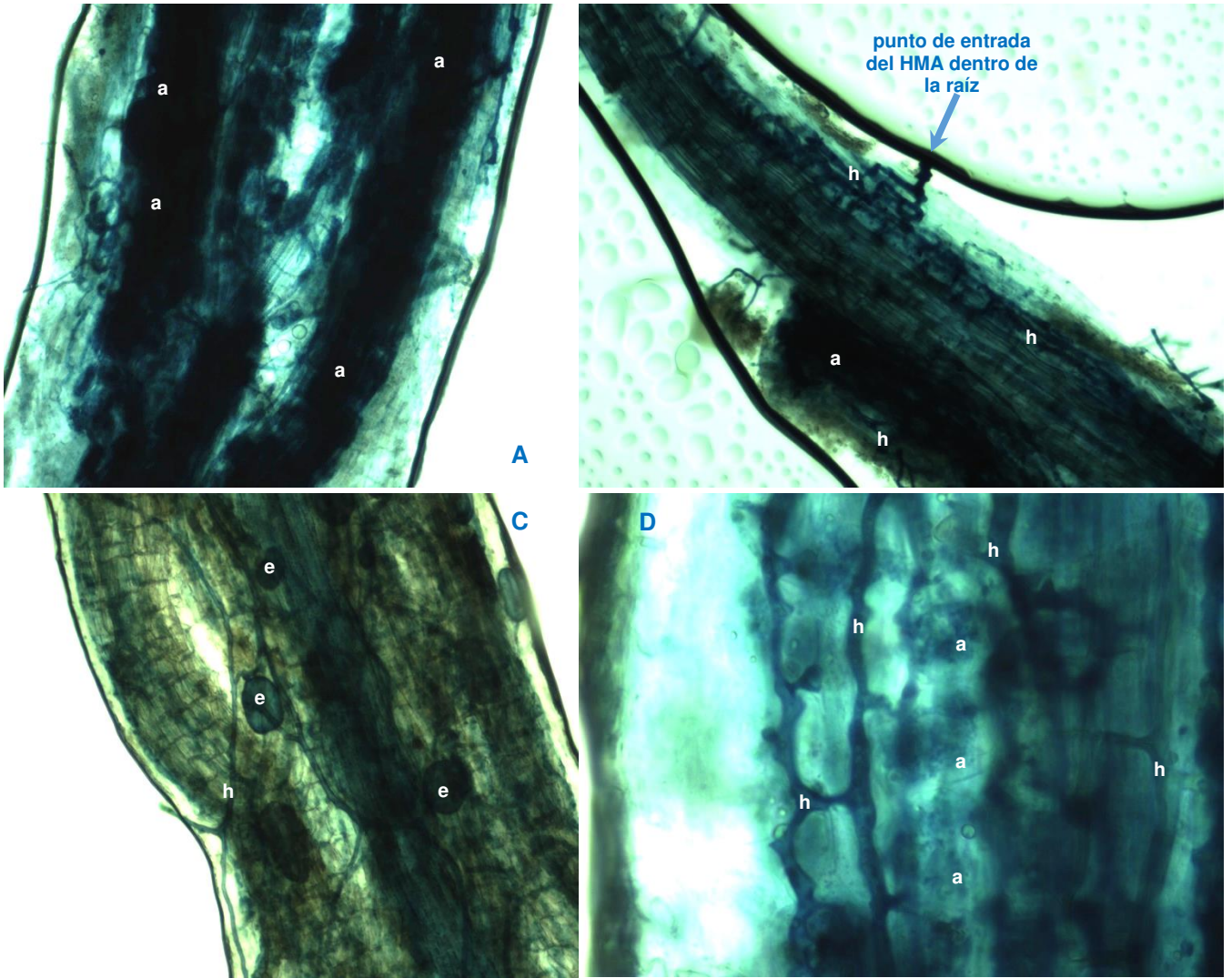


Fig. IV.9.13. Fotos de raíces micorrizadas de almendras var. Lauranne tratadas con GIMU (6 de julio de 2016) con hifas (h), arbusculos (a) y esporas (e) micorrícicas. Las esporas de micorriza arbuscular están dentro de una raíz vieja.

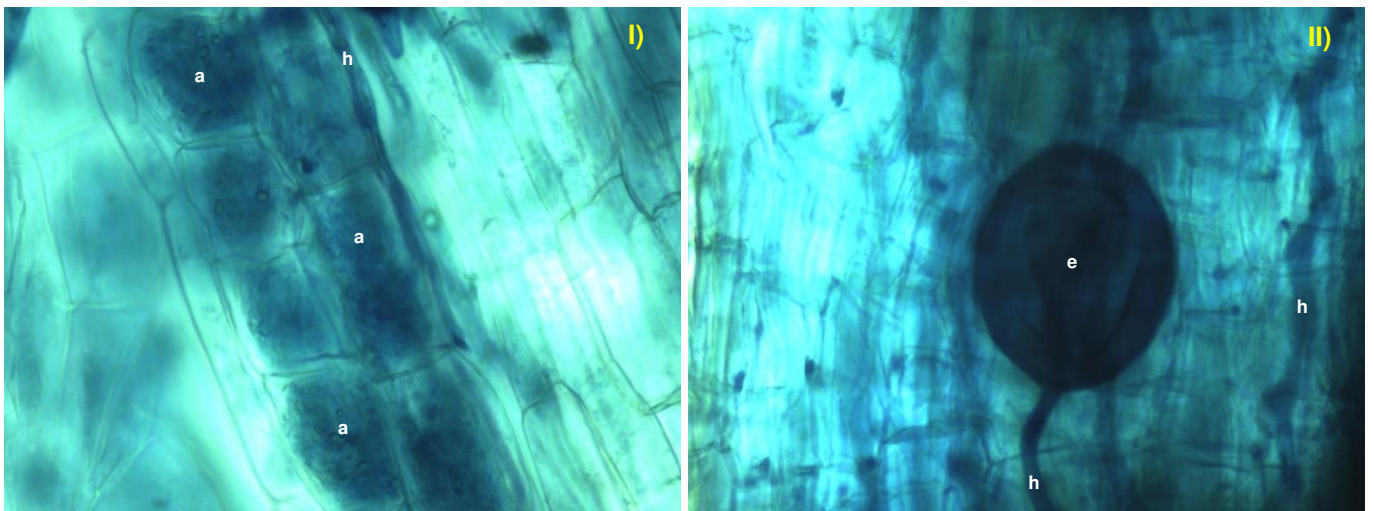


Fig. IV.9.14. Fotos de raíces micorrizadas de almendras var. Lauranne (15 de agosto de 2017) a 400 aumentos: I) – GIMU más *Azospirillum brasilense*; II) – GIMU. Es posible observar hifas (h), arbusculos (a) y espora (e).

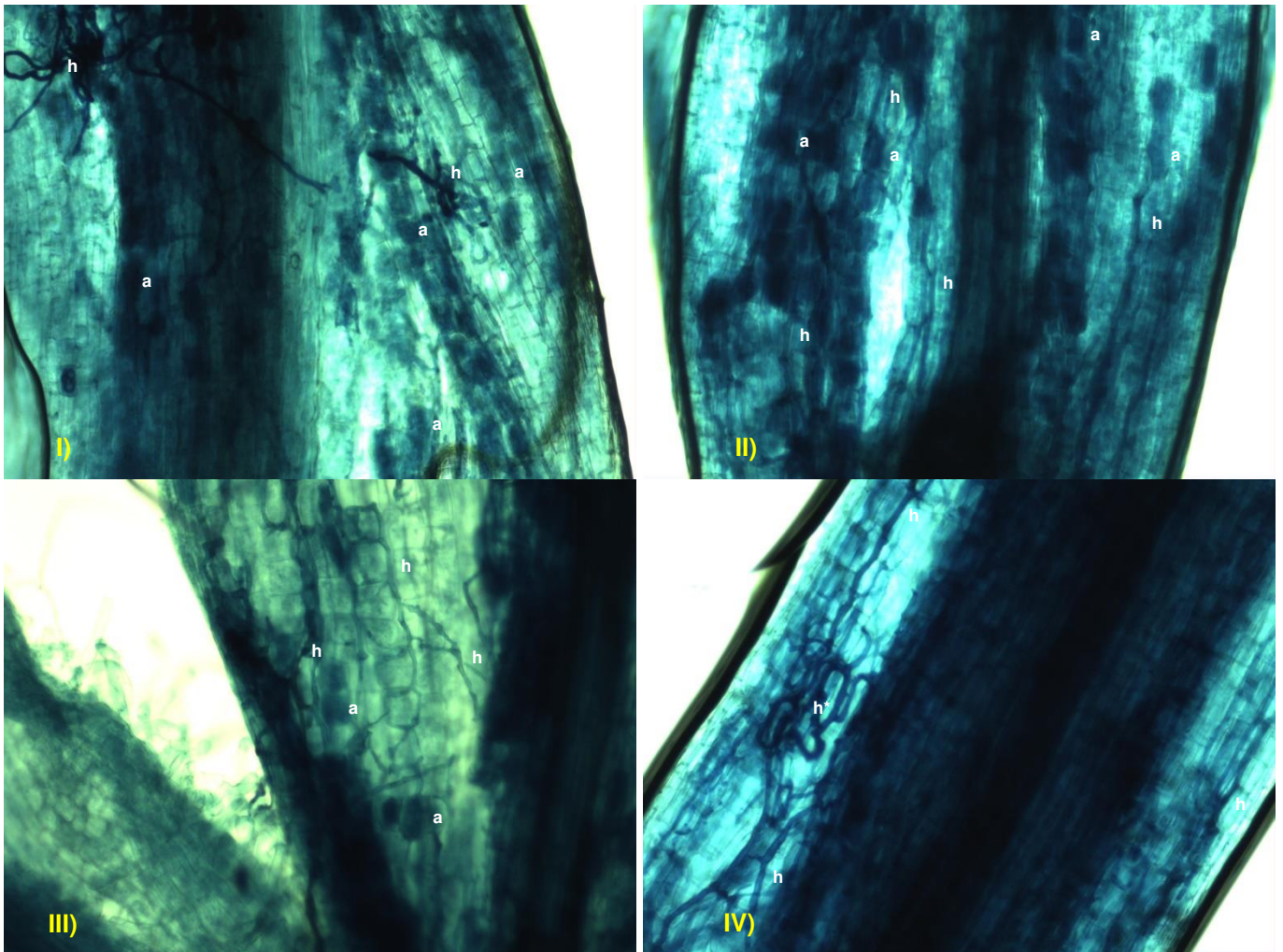
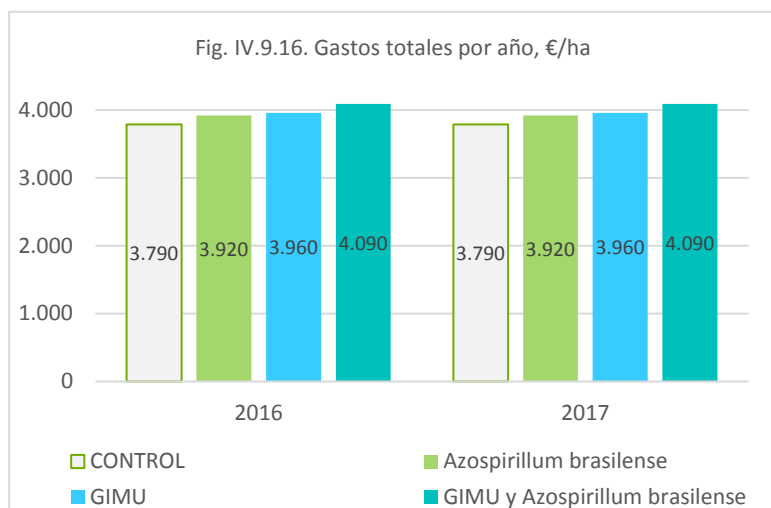


Fig. IV.9.15. Fotos de raíces micorrizadas de almendras var. Lauranne (15 de agosto de 2017) a 100 aumentos: I) – GIMU más *Azospirillum brasilense*; II) – GIMU; III) *Azospirillum brasilense*; IV) CONTROL. Es posible observar hifas (h) y arbuscúlos (a). Las hifas que forman una especie de ovillos (*) son típicas para los sitios de entrada del hongo micorrícico arbuscular dentro de la raíz – el inicio de la colonización.

Tab. IV.9.4. Parámetros económicos del cultivo de almendros de variedad Lauranne

Variante	Gastos totales por año, €/ha		Valor de granos de 1ª cat. (precio 5,10€/kg en 2016 y 4,50€/kg en 2017), €/ha		Beneficios netos de cultivo de almendro, €/ha		Rentabilidad de cultivo (relación entre beneficios netos y gastos), %	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
CONTROL	3.790	3.790	8.914	12.777	5.124	8.987	135,2	237,1
<i>Azospirillum brasilense</i>	3.920	3.870	9.839	13.952	5.919	10.032	151,0	255,9
GIMU	3.960	3.960	10.002	14.434	6.042	10.474	152,6	264,5
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	4.090	4.040	11.161	15.135	7.071	11.045	172,9	270,1
Diferencia A-C	130	80	925	1.175	795	1.045	15,8	18,8
Diferencia G-C	170	170	1.088	1.657	918	1.487	17,4	27,4
Diferencia X-C	300	250	2.247	2.359	1.947	2.059	37,7	32,9
Diferencia A/C, %	3,43	2,11	10,37	9,20	15,51	11,63	11,68	7,93
Diferencia G/C, %	4,49	4,49	12,20	12,97	17,91	16,54	12,85	11,54
Diferencia X/C, %	7,92	6,60	25,21	18,46	38,00	22,91	27,87	13,89
Fisher LSD All-Pairwise Comparisons (with Alpha=0,05)								
CONTROL (C)	-	-	b	c	b	c	b	b
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	-	-	b	b	ab	b	ab	ab
GIMU (G)	-	-	ab	ab	ab	ab	ab	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i> (X)	-	-	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (Std Error Mean)								
CONTROL (C)	-	-	235,59	1148,6	235,59	1148,6	6,2162	30,306
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	-	-	491,55	1282,8	491,55	1282,8	12,539	32,725
GIMU (G)	-	-	399,36	1296,2	399,36	1296,2	10,087	32,733
GIMU más <i>Az. brasilense</i> (X)	-	-	533,38	1459,3	533,38	1459,3	13,043	35,679
Valor P	-	-	0,0130	0,0002	0,0314	0,0010	0,1115	0,0285



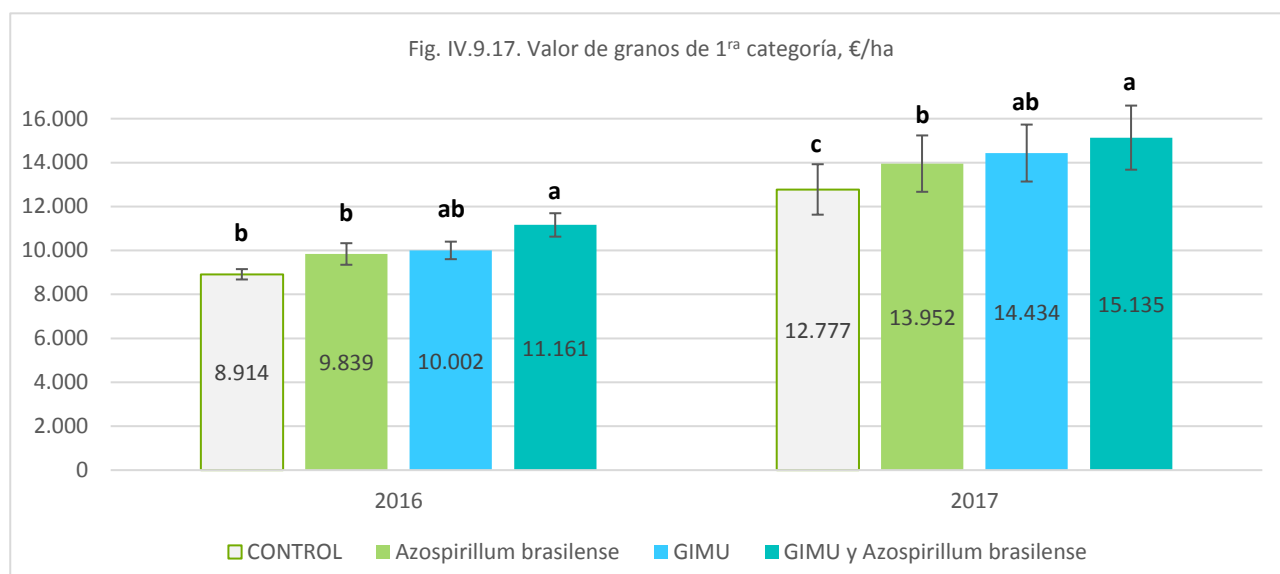
Los gastos anuales habituales de cultivo de almendro en riego han sido obtenidos a partir de la información publicada por el Centro de Transferencia Agroalimentaria de Aragón, Zaragoza. En comparación con CONTROL los gastos en *Azospirillum brasilense* han sido 130€/ha superiores en ambos años, en GIMU +170€/ha; en la combinación de los dos productos los gastos han sido 300€/ha superiores a CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.16).

En 2016 el menor valor de granos de 1ª categoría fue en la variante CONTROL (Tab.

IV.9.4, Fig. IV.9.17), el mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 25,2%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios.

En 2017 el menor valor de granos de 1ª categoría fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.17), el mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 18,5%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios siendo superiores a CONTROL. *Azospirillum brasilense* solo tuvo el valor de grano por debajo de la variante de dos productos juntos, mientras que GIMU no tuvo diferencia estadísticamente significativa (según Fisher LSD) de la mejor variante.

En dos años de ensayos vemos que *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo son capaces de aumentar el valor de granos de 1ª categoría de almendro, pero la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando el mayor valor de granos entre todas variantes.

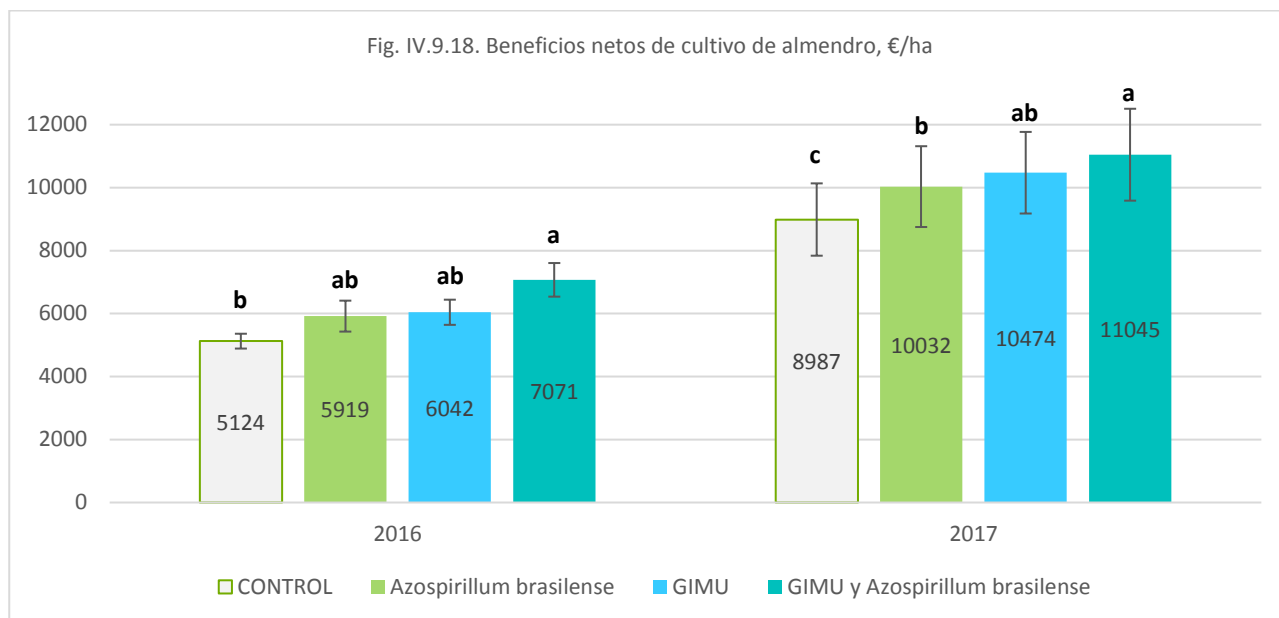


En 2016 el menor beneficio neto del cultivo fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.18), el mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba al CONTROL en 38,0%, o en 1.947€/ha). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios (superando a CONTROL en 15,5 y 17,9% respectivamente).

En 2017 el menor beneficio neto fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.18), el mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 22,9%, o en 2.059 €/ha). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios siendo superiores a CONTROL. *Azospirillum brasilense* solo tuvo el valor de grano por debajo de la variante de dos productos juntos (11,6% más que en CONTROL), mientras que GIMU no tuvo diferencia estadísticamente significativa (según Fisher LSD) de la mejor variante (16,5% más que en CONTROL).

En dos años de ensayos vemos que *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo son capaces de aumentar los beneficios netos del cultivo de almendro, pero la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando los mayores beneficios netos entre todas variantes.

Fig. IV.9.18. Beneficios netos de cultivo de almendro, €/ha

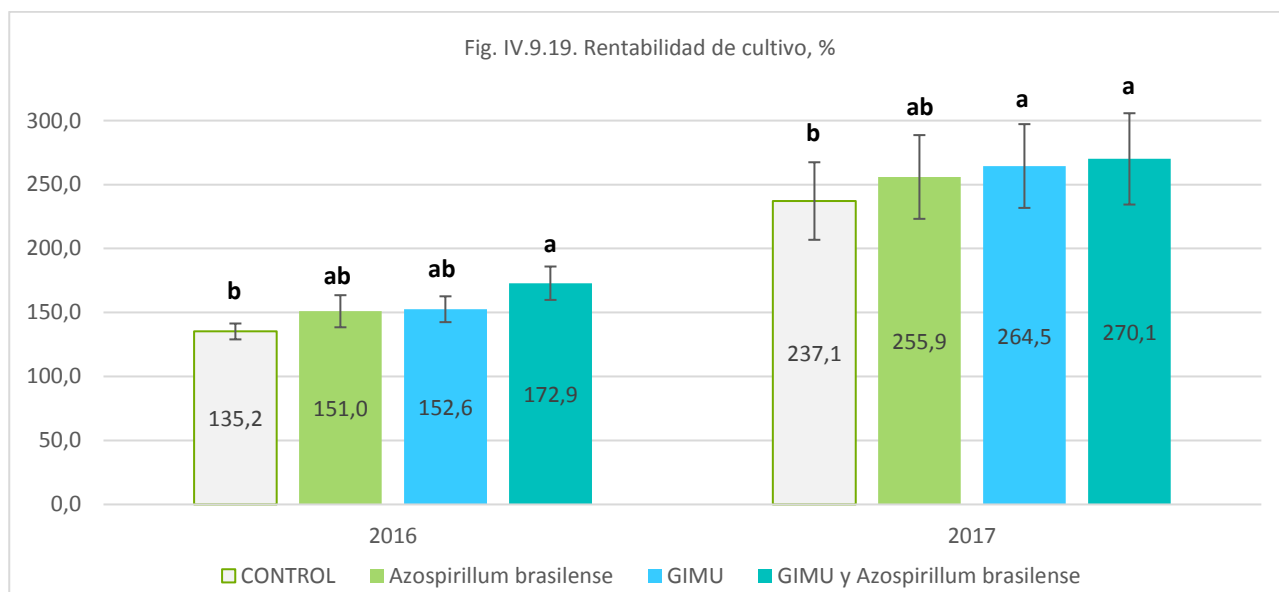


En 2016 la menor rentabilidad de cultivo de almendro fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.19), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 27,9%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios (11,7 y 12,9% por encima de CONTROL).

En 2017 la menor rentabilidad de cultivo fue en la variante CONTROL (Tab. IV.9.4, Fig. IV.9.19), la mayor – en la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* (que superaba a CONTROL en 13,9%). Las variantes de *Azospirillum brasilense* y de GIMU mostraron resultados intermedios (superando a CONTROL en 7,9% y en 11,5%) siendo estadísticamente no diferente de la variante GIMU más *Azospirillum brasilense*. La variante de *Azospirillum brasilense* tampoco tenía diferencia estadísticamente comprobable de CONTROL.

En dos años de ensayos vemos que *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo son capaces de aumentar la rentabilidad de cultivo de almendro, pero la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando la mayor rentabilidad de cultivo entre todas variantes.

Fig. IV.9.19. Rentabilidad de cultivo, %

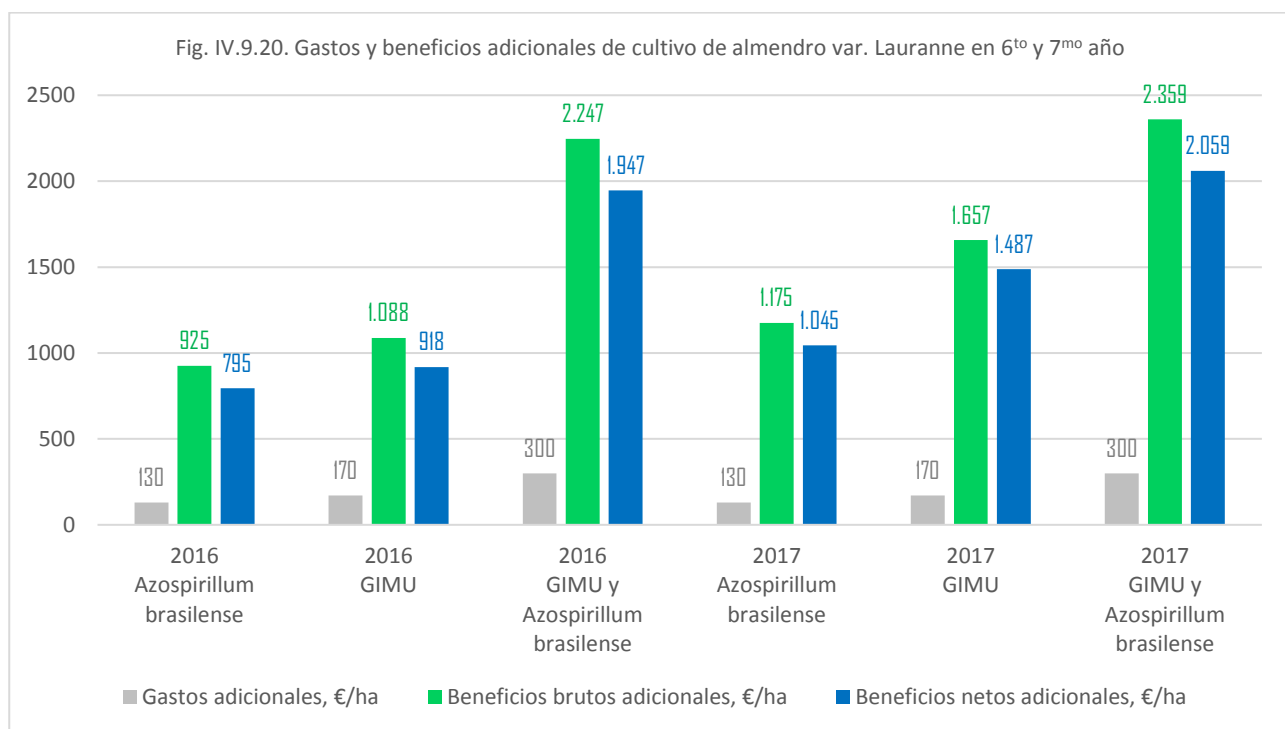


A pesar de tener **gastos adicionales** en las aplicaciones de productos GIMU y/o *Azospirillum brasilense* los **beneficios brutos adicionales** (en comparación con CONTROL) fueron mucho mayores variando desde 925 hasta 2359€/ha (Tab. IV.9.5, Fig. IV.9.20). Esto permitió obtener altos **beneficios netos adicionales** (desde 795 hasta 2059€/ha adicionalmente). En las dos variedades las tendencias fueron similares – los menores beneficios brutos y netos adicionales fueron en la variante de *Azospirillum brasilense* solo seguido por GIMU solo y con mayores valores en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*. El año 2017 fue algo más rentable que el año 2016 en todas variantes con productos GIMU y/o *Azospirillum brasilense*.

Estos datos demuestran que para mayores beneficios habrá que aplicar los dos productos (GIMU más *Azospirillum brasilense*) en el cultivo de almendro ecológico. Las aplicaciones de GIMU solo o *Azospirillum brasilense* también pueden ser rentables.

Tab. IV.9.5. Gastos y beneficios adicionales en el cultivo de almendro, var. Lauranne, en 6^{to} y 7^{mo} año de crecimiento (2016, 2017).

VARIANTE	Año	Gastos adicionales, €/ha	Beneficios brutos adicionales, €/ha	Beneficios netos adicionales, €/ha
<i>Azospirillum brasilense</i>	2016	130	925	795
GIMU	2016	170	1088	918
GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i>	2016	300	2247	1947
<i>Azospirillum brasilense</i>	2017	130	1175	1045
GIMU	2017	170	1657	1487
GIMU y <i>Azospirillum brasilense</i>	2017	300	2359	2059



Ensayo 10. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en almendros ecológicos de variedades Constantí y Marinada cultivados desde la plantación hasta la edad de 4 años (2015-2018).

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia de dos inóculos (basados en GIMU con HMA *Rhizophagus irregularis* y en RPCP *Azospirillum* sp.) sobre el crecimiento vegetativo y la productividad de almendros ecológicos de dos variedades: Constantí y Marinada.

Está demostrado que los microorganismos como hongos micorrícicos arbusculares (HMA) y rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas (RPCP) pueden mejorar el crecimiento vegetativo de las plantas y su productividad. También se conoce el efecto sinérgico entre RPCP y micorrizas arbusculares. Este ensayo pretende averiguar si la aplicación de dos inóculos microbianos que contienen HMA *Rhizophagus irregularis* (GIMU) y RPCP *Azospirillum brasilense* puede tener influencia positiva sobre la productividad de almendros ecológicos de var. Constantí y Marinada en condiciones industriales de campo en regadío durante 3 años de cultivo desde la plantación. Interesa ver la interacción de estos dos productos sobre la productividad de almendros.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en el municipio Cúllar, provincia de Granada, España durante los años 2015-2018, en un suelo tipo cambisol, muy pedregoso, textura franco-arcillosa, pH 8,0, N – 1138 mg/kg, P – 16,8 mg/kg, K – 226 mg/kg. La fecha de plantación era 15 de diciembre 2014, el marco de plantación – 7x6m (238 árboles/ha). La parcela de ensayo tiene riego por goteo con goteros separados a 1m y caudal de 4L/h, las líneas de las gomas de riego están situadas a 30cm de profundidad y 80 cm apartadas de los troncos de los almendros.

Las variedades ensayadas de almendros son Constantí y Marinada (Fig. IV.10.6, Fig. IV.10.21, Fig. IV.10.22), en cultivo ecológico, alternando una a otra cada dos filas para mejorar la polinización. La superficie total de la parcela de ensayo es 4ha. Los inóculos evaluados en el ensayo 10 fueron GIMU y *Azospirillum brasilense* aplicados solo y juntos, también hubo la variante de CONTROL (Tab. IV.10.1).

Tab. IV.10.1. Descripción de tratamientos en las variantes del ensayo 10

Nombre de variante	Modo de empleo	Dosis	Fechas y formas de aplicación			
			2015	2016	2017	2018
CONTROL (C)	Realizar manejo ecológico habitual del cultivo.	-----	-----	-----	-----	-----
GIMU (G)	Manejo igual que CONTROL más GIMU	1 L/ha	17/04/2015 (inyección)	-----	-----	10/05/2018 (inyección)
GIMU más Az. <i>brasilense</i> (X)	Manejo igual que CONTROL más GIMU y NITR.AZ+	1L/ha (G), 1L/ha (A)	17/4/15 (M & N - inyección); 18/8/15 (N - riego)	27/7/2016 (N - riego)	30/3/2017 y 30/5/2017 (N - riego)	10/5/18 (M - inyección); 10/5/18 y 18/6/19 (N - riego)
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	Manejo igual que CONTROL más NAZ+	1L/ha	17/4/15 (inyección); 18/8/15 (riego)	27/7/2016 (riego)	30/3/2017 y 30/5/2017 (riego)	10/05/2018 y 18/06/2018 (riego)

Los productos fueron aplicados por inyección cerca del tronco del árbol (Fig. IV.10.6, Tab. IV.10.1) o a través del riego por goteo (Fig. IV.10.3). Cada variante tenía superficie aproximadamente 1 ha (0,5ha para var. Constantí y 0,5 ha para var. Marinada). En cada variante de manera aleatoria han sido elegidos 6 árboles de mismo tamaño inicial (80 cm de altura y 10 mm de diámetro de tronco a 20 cm del suelo) para realizar las mediciones posteriores (se han tratado estadísticamente como 6 repeticiones).

En diciembre-enero de cada año de crecimiento agricultor realizó poda en todos árboles para formar una copa adaptada a las condiciones de cultivo industrial de almendros ecológicos en riego y recolección mecanizada.

La primera recolección de cosecha en el año 2017 se realizó manualmente (Fig. IV.10.4), en 2018 la recolección de almendras se realizó con un vibro tipo paraguas acoplado a un tractor (Fig. IV.10.5).

Los parámetros medidos en el ensayo 10 fueron los siguientes para las dos variedades (Constantí y Marinada): Diámetro de tronco a 20cm sobre el suelo, mm (a 8, 19, 27 y 45 meses después de plantación); Altura de árboles (27/8/2015, 27/7/2016, 27/3/2017, 28/9/2018), cm; Longitud de ramos antes de poda (3/1/2016), cm; Volumen de copa (27/7/2016, 27/3/2017 y 28/9/2018), m³; Grado de micorrización de raíces de almendros, % (18/8/2015, 23/5/2017 y 28/9/2018); Cantidad de flores por árbol, unidades: Proporción de flores que han dado frutos buenos en

2017, %; Cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol en 2017 y 2018, unidades (uds); Cantidad de granos dobles por árbol en 2017 y 2018, uds; Cantidad de granos malos por árbol en 2017 y 2018, uds; Cantidad total de granos por árbol en 2017 y 2018, uds; Proporción de granos de 1^{ra} categoría por peso frente al peso de huesos en 2017 y 2018, %; Proporción de granos dobles por peso frente al peso de huesos en 2017 y 2018, %; Proporción de granos malos por cantidad en 2017 y 2018, %; Proporción de granos dobles por cantidad entre todos granos en 2017 y 2018, %; Proporción por peso de granos dobles entre todos granos comestibles en 2017 y 2018, %; Peso medio de un grano de 1^{ra} categoría en 2017 y 2018, g; Peso medio de un grano doble en 2017 y 2018, g; Productividad de huesos por 1 ha (238 árb.) en 2017 y 2018, kg/ha; Productividad de granos de 1^{ra} categoría por 1ha en 2017 y 2018, kg/ha; Productividad de granos dobles por 1ha en 2017 y 2018, kg/ha; Valor de granos de 1ra categoría por 1ha (precio 6,50€/kg) en 2017 y 2018, €/ha; Valor de granos dobles (precio 3,30€/kg) en 2017 y 2018, €/ha; Valor total de granos en 2017 y 2018, €/ha.

El grado de micorrización se midió cogiendo 3 muestras por variante de raíces en repeticiones por pares (1 y 2, 3 y 4, 5 y 6) de la parcela de ensayo. Estas raíces han sido tratadas químicamente para decolorarlas de polifenoles y luego teñirlas con azul tripan. La metodología de medición del grado de micorrización está descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

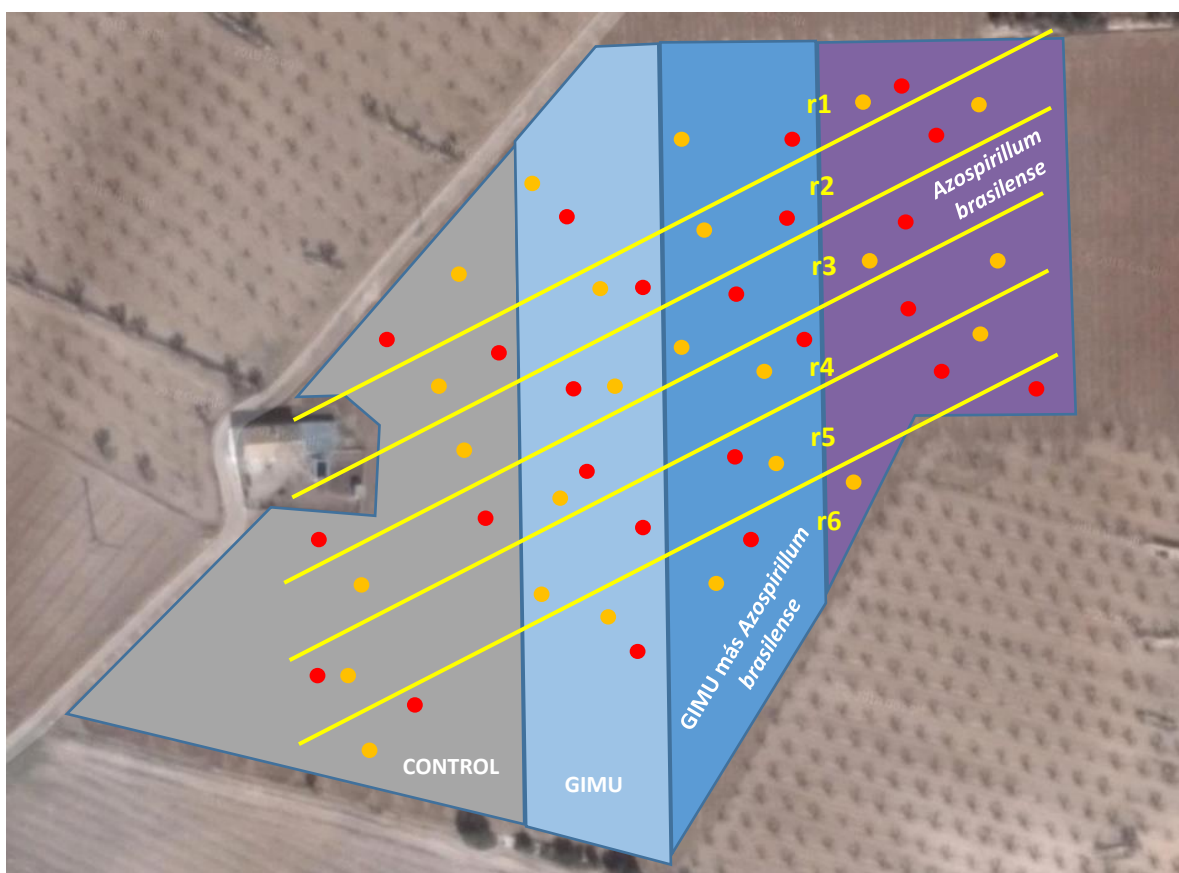


Fig. IV.10.1. Esquema del ensayo con 4 variantes y 6 repeticiones. Los puntos naranjos representan árboles de muestra de la variedad Constantí, los rojos – de la variedad Marinada.



Fig. IV.10.2. Aplicación de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* por inyección al inicio del ensayo (17/04/2015).



Fig. IV.10.3. Aplicación de *Azospirillum brasilense* por riego a goteo subterráneo utilizando la abonadora a presión. GIMU también puede ser aplicado de la misma manera, aunque en este ensayo no se aplicó así debido a las limitaciones del sistema de riego e imposibilidad de diferenciar las variantes con GIMU según los sectores de riego.



Fig. IV.10.4. Recolección manual de almendras en 2017 (14 de septiembre) y aspecto de almendras de var. Constantí.



Fig. IV.10.5. Recolección mecanizada de almendras con un vibro tipo paraguas en octubre de 2018.



Fig. IV.10.6. Aspecto de los árboles: 2/6/2015 (var. Marinada), 4/2/2016 (var. Marinada), 27/7/2016 (var. Constantí).

Resultado del ensayo 10

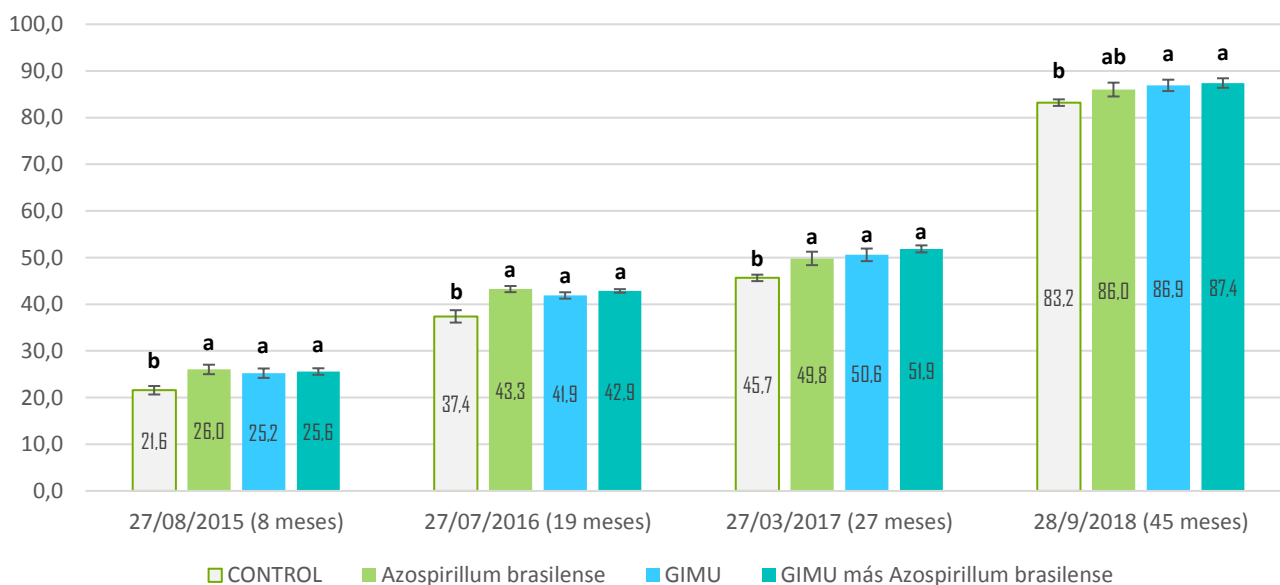
Este ensayo demostró que el diámetro de tronco de almendro de la variedad Constantí en las cuatro fechas de mediciones en las variantes con GIMU y *Azospirillum brasilense* siempre fue por encima de CONTROL (Tab. IV.10.2, Fig. IV.10.7). No hubo diferencias significativas entre GIMU, *Azospirillum brasilense* y la combinación de dos productos.

Tab. IV.10.2. Diámetro de tronco a 20 cm sobre el suelo, variedades Constantí y Marinada, mm

Variantes	Variedad Constantí				Variedad Marinada			
	27/8/2015 (8 meses)	27/7/2016 (19 meses)	27/3/2017 (27 meses)	28/9/2018 (45 meses)	27/8/2015 (8 meses)	27/7/2016 (19 meses)	27/3/2017 (27 meses)	28/9/2018 (45 meses)
CONTROL	21,6	37,4	45,7	83,2	22,3	39,8	50,8	89,1
<i>Azospirillum brasilense</i>	26,0	43,3	49,8	86,0	24,2	41,8	50,7	89,9
GIMU	25,2	41,9	50,6	86,9	24,0	42,1	52,5	92,7
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	25,6	42,9	51,9	87,4	24,9	42,3	51,9	92,0
Diferencia A-C	4,4	5,9	4,2	2,7	1,9	2,1	-0,2	0,8
Diferencia G-C	3,6	4,5	4,9	3,7	1,7	2,4	1,6	3,6
Diferencia X-C	4,0	5,5	6,2	4,2	2,6	2,5	1,1	2,8
Diferencia A/C, %	17,13	15,64	9,13	3,30	8,53	5,20	-0,30	0,86
Diferencia G/C, %	11,02	11,99	10,81	4,41	7,70	5,91	3,21	4,04
Diferencia X/C, %	13,02	14,57	13,62	5,05	11,59	6,29	2,07	3,18
Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	b	b	b	b	b	a	a	c
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	a	a	ab	ab	a	a	bc
GIMU	a	a	a	a	ab	a	a	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a	a	a	a	ab
Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	0,9095	1,3279	0,6913	0,6695	1,031	1,1916	1,1288	1,1792
<i>Azospirillum brasilense</i>	1,02	0,6597	1,4442	1,4841	0,6544	0,952	0,6761	0,5704
GIMU	1,0059	0,6819	1,3514	1,2197	1,472	1,3493	1,5935	1,0917
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	0,704	0,3871	0,7522	1,0183	0,3201	1,0049	1,4454	0,6721
Valor P	0,0171	0,0072	0,0151	0,0962	0,1710	0,4511	0,7219	0,0483

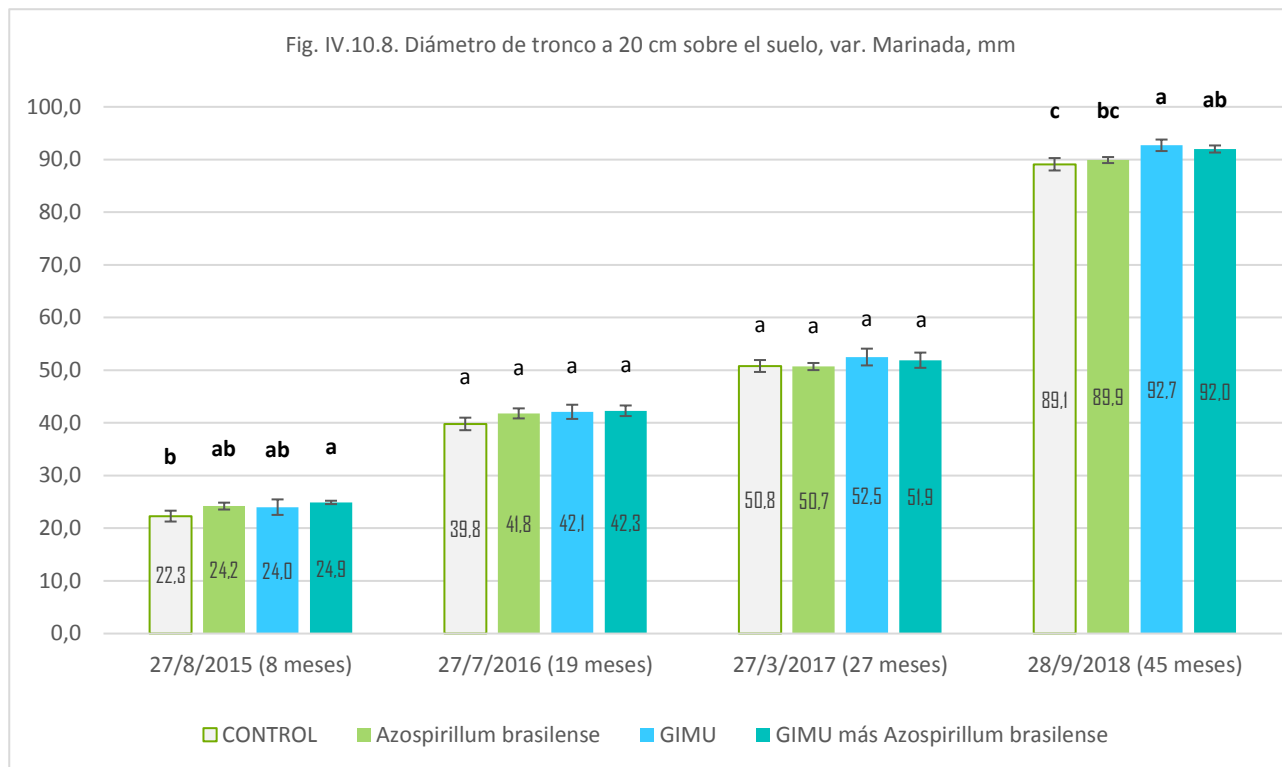
*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo. N=6.

Fig. IV.10.7. Diámetro de tronco a 20 cm sobre el suelo, var. Constantí, mm



El diámetro de tronco de almendro de la variedad Marinada fue el mayor para la variante de GIMU y NITOCODE AZ+ a 8 meses desde la plantación y el menor en la variante de CONTROL (Fig. IV.10.8, Tab. IV.10.2). Las variantes de GIMU solo y *Azospirillum brasilense* solo tenían valores intermedios, pero sin diferenciarse estadísticamente de CONTROL y de GIMU más *Azospirillum brasilense* (Fisher LSD, $\alpha=0,05$). En las fechas 27/7/2016 y 27/3/2017 (19 y 27 meses desde la plantación) no hubo diferencias significativas entre variantes. A 45 meses desde la plantación el mayor diámetro de tronco tuvo la variante con GIMU solo, seguida por GIMU más *Azospirillum brasilense*, luego por *Azospirillum brasilense* y con menor diámetro en la variante de CONTROL.

En las dos variedades (Constantí y Marinada) observamos que las aplicaciones de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* son capaces de provocar mayor crecimiento de troncos de los árboles (Tab. IV.10.2). Las aplicaciones conjuntas de GIMU y *Azospirillum brasilense* no eran estadísticamente diferentes de las aplicaciones separadas de los dos productos. Solo en la variedad Marinada a 45 meses después de la plantación se observó la diferencia significativa entre las variantes de GIMU solo y *Azospirillum brasilense* solo por lo que podríamos concluir que GIMU tiene un efecto estimulante sobre el diámetro de tronco de almendros ligeramente superior a *Azospirillum brasilense*. El comportamiento de este parámetro no es estadísticamente regular durante el desarrollo de los árboles de almendro.



Tab. IV.10.3. Altura de almendros de var. Constantí y Marinada, cm

Variantes	Variedad Constantí				Variedad Marinada			
	27/8/2015	27/7/2016	27/3/2017	28/9/2018	27/8/2015	27/7/2016	27/3/2017	28/9/2018
CONTROL	178,0	202,0	212,0	319,2	158,8	200,5	214,2	300,8
<i>Azospirillum brasilense</i>	198,7	222,8	221,7	337,3	175,0	212,2	211,8	318,2
GIMU	191,0	217,3	226,0	339,5	175,5	220,2	226,2	331,0
GIMU más <i>Az.br.</i>	196,7	225,0	225,8	334,7	183,2	219,7	221,3	328,7
Diferencia A-C	20,7	20,8	9,7	18,2	16,2	11,7	-2,3	17,3
Diferencia G-C	13,0	15,3	14,0	20,3	16,7	19,7	12,0	30,2
Diferencia X-C	18,7	23,0	13,8	15,5	24,4	19,2	7,2	27,8
Diferencia A/C, %	11,61	10,31	4,56	5,69	10,18	5,82	-1,09	5,76
Diferencia G/C, %	7,30	7,59	6,60	6,37	10,49	9,81	5,60	10,03
Diferencia X/C, %	10,49	11,39	6,53	4,86	15,32	9,56	3,35	9,25
Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	b	a	b	a	b	b	a	b
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	a	ab	a	a	ab	a	ab
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a	a	a	a	a
Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	5,9442	8,3785	7,9246	7,8248	5,3004	6,8787	6,4829	6,9061
<i>Azospirillum brasilense</i>	2,6791	8,6811	5,4447	8,8267	2,1756	3,9616	3,5909	8,5026
GIMU	2,6583	5,4691	3,2146	3,7126	6,4485	4,0118	7,213	6,0553
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	4,0716	5,3417	5,9184	9,0505	3,9784	1,8915	6,4222	6,3281
Valor P	0,0149	0,2108	0,1081	0,2758	0,0078	0,0555	0,3119	0,0249

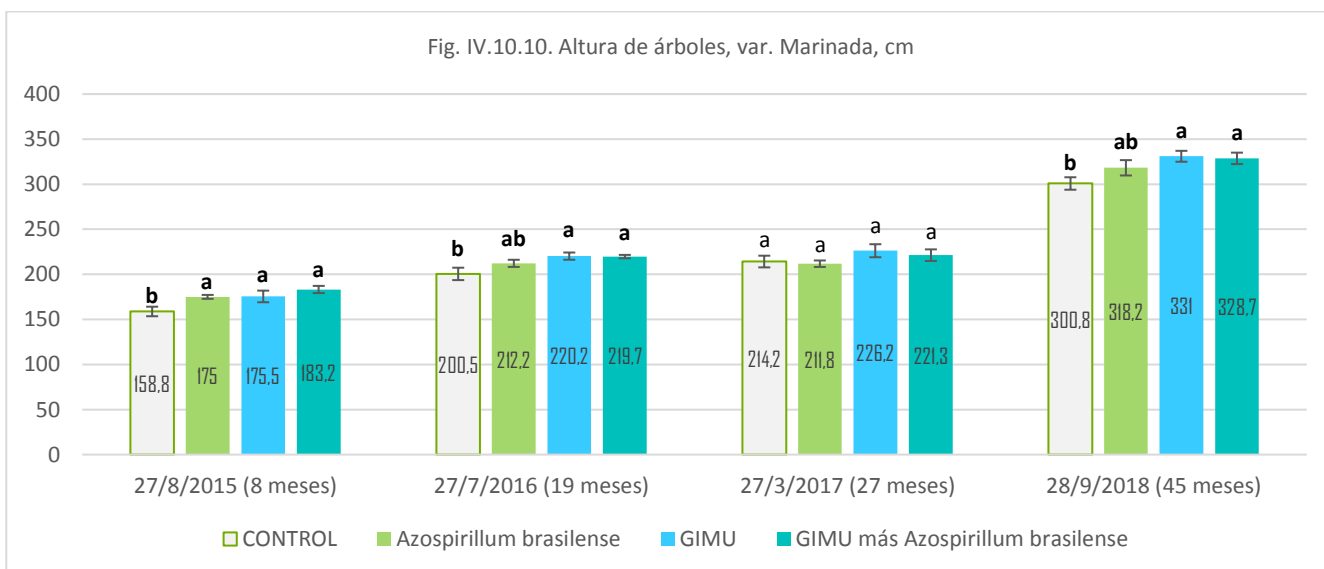
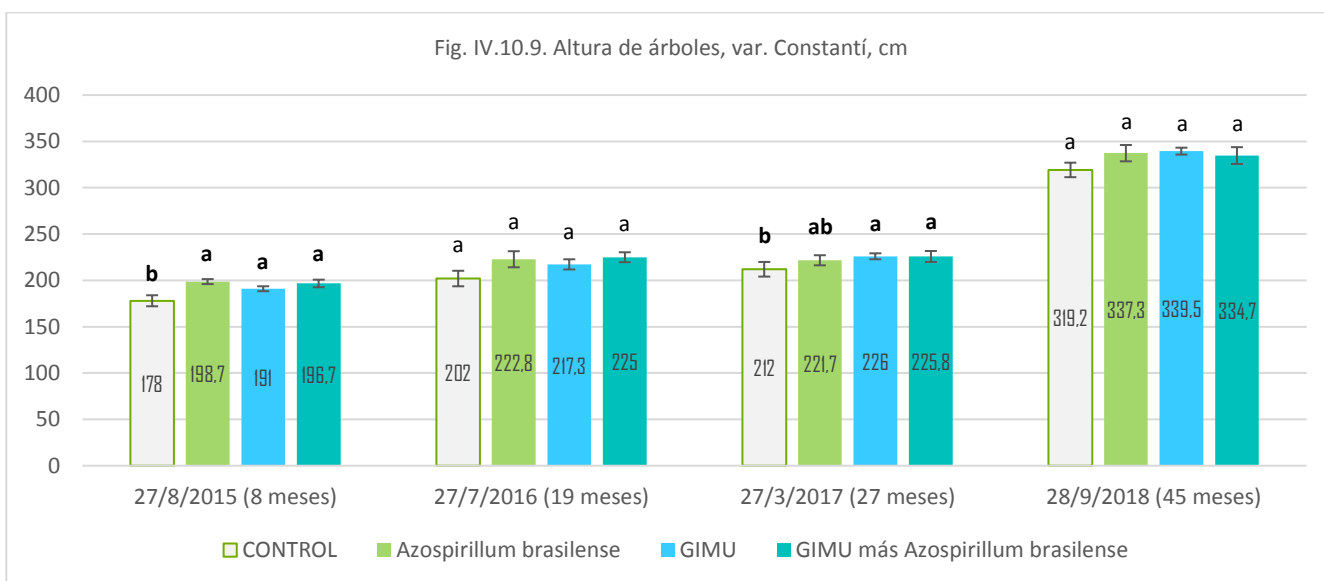
*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo. N=6

En la variedad Constantí la altura de árboles en la fecha de 27/8/2015 (8 meses desde la plantación) fue mayor en las tres variantes con GIMU y/o *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.3, Fig. IV.10.9). A 27 meses después de la plantación en las variantes de GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense* los árboles eran más altos que CONTROL

y la variante de *Azospirillum brasilense* solo no demostraba diferencias significativas ni con CONTROL ni con otras dos variantes. A 19 y 45 meses desde la plantación no hubo diferencias significativas entre ninguna de las variantes.

En la variedad Marinada la altura de los árboles a 8 meses desde la plantación fue mayor en las tres variantes con GIMU y/o *Azospirillum brasilense* que en CONTROL (Fig. IV.10.10, Tab. IV.10.3). A 19 y 45 meses después de la plantación en las variantes de GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense* los árboles eran más altos que CONTROL y la variante de *Azospirillum brasilense* solo no demostraba diferencias significativas ni con CONTROL ni con otras dos variantes. A 27 meses después de la plantación no hubo diferencias significativas entre ninguna de las variantes debido a la poda realizada por el agricultor.

En las dos variedades (Constantí y Marinada) observamos que las aplicaciones de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* son capaces de provocar mayor crecimiento de los árboles en la altura. Las aplicaciones conjuntas de GIMU y *Azospirillum brasilense* no eran estadísticamente diferentes de las aplicaciones separadas de los dos productos. El comportamiento de este parámetro no es estadísticamente regular durante el desarrollo de los árboles de almendro probablemente debido a las podas de invierno realizadas por el agricultor.



La longitud total de ramos en almendros de var. Constantí en la fecha 3/1/2016 fue la mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*, mientras que en CONTROL fue la menor (Tab. IV.10.4, Fig. IV.10.11). Las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo tuvieron valores intermedios sin diferencia significativa con la mayor y la menor variantes. En la variedad Marinada las medias de valores tuvieron un comportamiento similar al de la variedad Constantí pero sin diferencias significativas entre todas variantes.

Tab. IV.10.4. Longitud de ramos y volumen de copa de almendros de var. Constantí y Marinada

Variantes	Variedad Constantí				Variedad Marinada			
	Longitud de ramos antes de poda (3/1/2016), cm	Volumen de copa (27/7/2016), m ³	Volumen de copa (27/3/2017), m ³	Volumen de copa (28/9/2018), m ³	Longitud de ramos antes de poda (3/1/2016), cm	Volumen de copa (27/7/2016), m ³	Volumen de copa (27/3/2017), m ³	Volumen de copa (28/9/2018), m ³
CONTROL	689	2,704	2,647	20,153	714	1,925	2,530	14,417
<i>Azospirillum brasilense</i>	755	4,160	2,947	22,434	727	2,673	2,226	18,061
GIMU	776	3,862	3,585	24,840	826	2,749	2,878	19,590
GIMU más <i>Az.br.</i>	834	4,161	3,612	25,118	847	2,798	2,549	20,716
Diferencia A-C	66	1,455	0,300	2,280	13	0,748	-0,304	3,644
Diferencia G-C	86	1,158	0,938	4,687	112	0,824	0,347	5,173
Diferencia X-C	145	1,457	0,965	4,965	133	0,873	0,018	6,299
Diferencia A/C, %	9,57	53,81	11,32	11,31	1,84	38,88	-12,02	25,27
Diferencia G/C, %	12,52	42,81	35,42	23,26	15,71	42,81	13,72	35,88
Diferencia X/C, %	21,01	53,88	36,44	24,64	18,68	45,36	0,72	43,69

Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	b	b	b	c
<i>Azospirillum brasilense</i>	ab	a	ab	bc
GIMU	ab	a	a	ab
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a

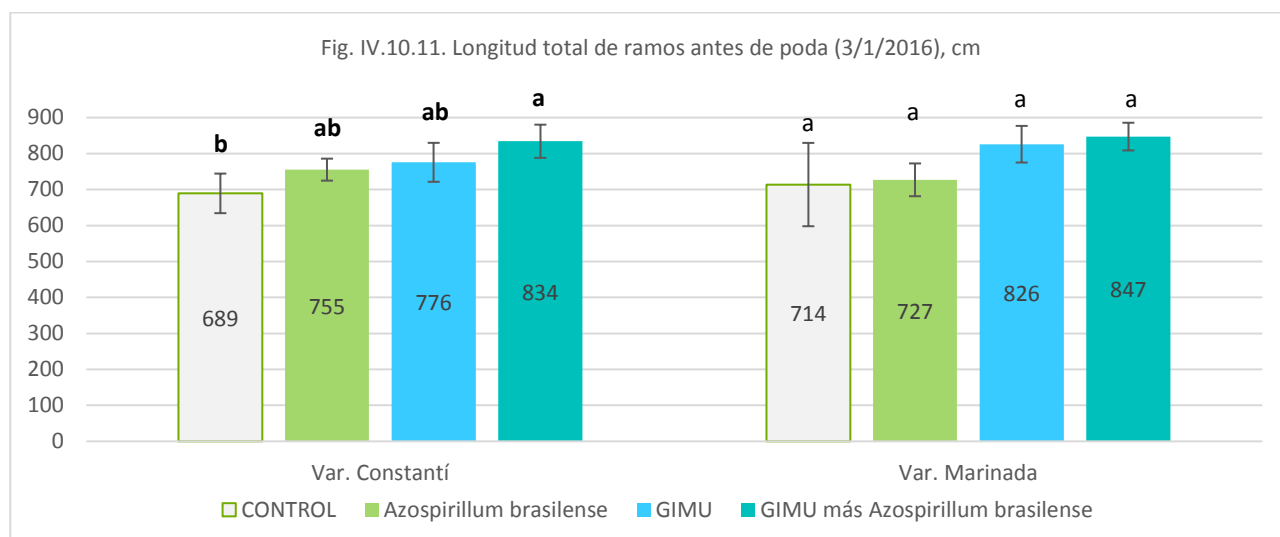
Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	55,011	0,2724	0,224	1,4594
<i>Azospirillum brasilense</i>	30,57	0,2156	0,2609	1,2667
GIMU	54,156	0,4608	0,2637	0,7576
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	46,128	0,2706	0,1408	0,8161

Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	a	b	ab	b
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	a	b	ab
GIMU	a	a	a	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	ab	a

Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	115,84	0,1145	0,1731	1,0675
<i>Azospirillum brasilense</i>	45,565	0,1433	0,1586	1,5669
GIMU	50,893	0,2333	0,2037	0,8041
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	38,46	0,3734	0,2888	1,0878

Valor P	0,1760	0,0151	0,0216	0,0041
	0,4446	0,0783	0,1519	0,0155

*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo. N=6

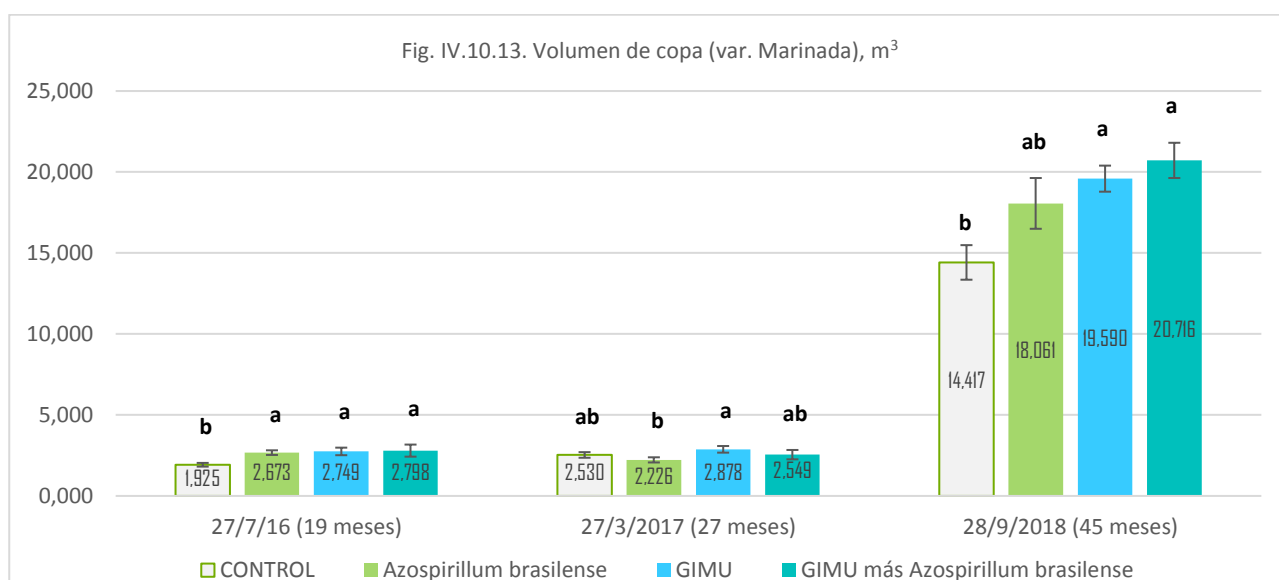
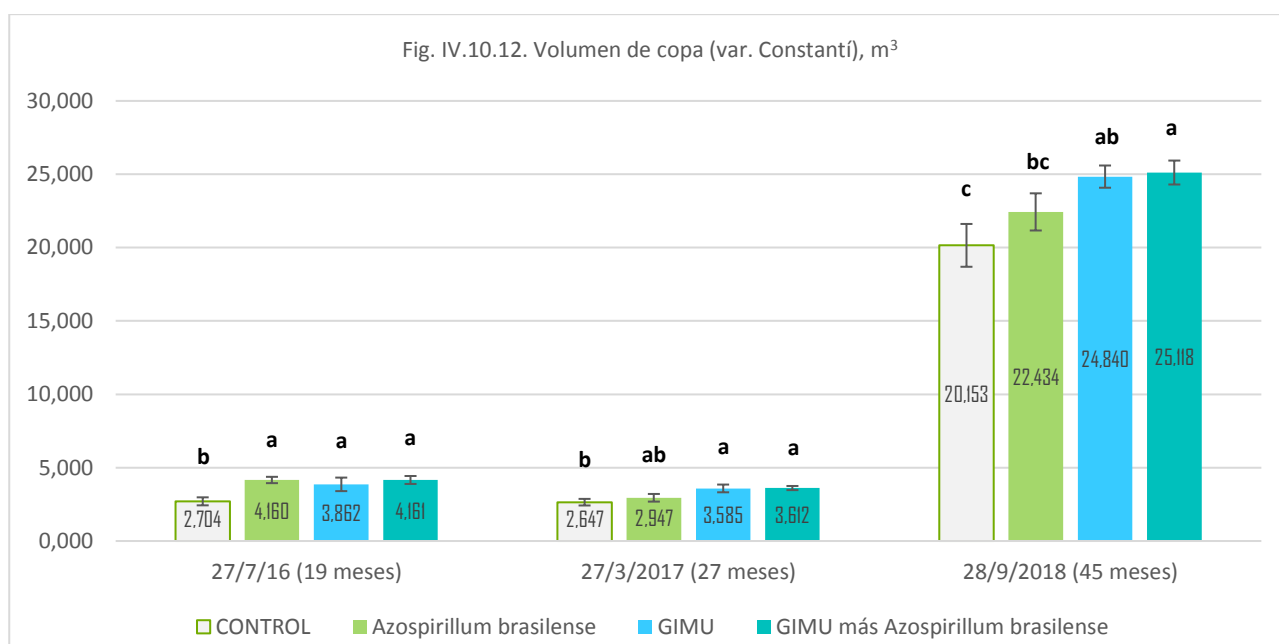


El volumen de copa de la variedad Constantí (Fig. IV.10.12) fue el menor en la variante de CONTROL frente a otras tres variantes en las tres fechas de mediciones (27/7/2016, 27/3/2017 y 28/9/2018), excepto *A. brasilense* en la segunda fecha (que tampoco tuvo diferencia significativa con las variantes de valores superiores) y *A. brasilense* en la tercera fecha (estadísticamente sin diferencia con CONTROL y GIMU, pero por debajo de GIMU más *A. brasilense*). La reducción de volumen de copa en la segunda fecha es debido a la poda realizada en invierno de 2016-2017.

En la variedad Marinada en la fecha 27/7/2016 el menor volumen de copa tenía la variante de CONTROL (Fig. IV.10.13). Las otras tres variantes no tenían diferencias significativas entre ellas. En la fecha 27/3/2017 el menor volumen de copa tenía la variante de *Azospirillum brasilense* y la mayor – GIMU. Las variantes de CONTROL y GIMU más *Azospirillum brasilense* no tenían diferencias significativas entre ellas ni con otras dos variantes. Este comportamiento intuitivamente algo atípico se podría achacar a la poda realizada por el agricultor.

En la fecha 28/9/2018 en las variantes de GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense* los árboles tenían mayor volumen de copa que CONTROL. La variante de *Azospirillum brasilense* solo no demostraba diferencias significativas ni con CONTROL ni con otras dos variantes.

Con esto podemos concluir que GIMU y/o *Azospirillum brasilense* provocan aumento de volumen de copa de los árboles de almendro siendo la combinación de los dos productos la más efectiva para aumentar este parámetro de vigor de las plantas.



El mayor **grado de micorrización** en la fecha 18/8/2015 tuvo la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* seguida por la de GIMU (sin diferencias significativas entre ellas, Fig. IV.10.14). La variante de CONTROL tuvo la menor micorrización, seguido por *Azospirillum brasilense* (sin diferencias significativas entre estas dos variantes). Para esta fecha se ha visto que la aplicación de GIMU permite aumentar la micorrización en las dos variedades de almendro.

En la fecha 23/5/2017 (dos años después de aplicar GIMU en abril de 2015) se detectó la ausencia de diferencia significativa entre todas variantes en las dos variedades. Aunque las medias de los tratamientos con GIMU superaban las variantes de CONTROL y *Azospirillum brasilense* solo, pero las desviaciones de las medias han sido demasiado grandes para obtener unas diferencias estadísticas según los cálculos de Fisher LSD, $\alpha=0,05$.

En la fecha 28/9/2018 en la variedad Constantí el grado de micorrización en las variantes de GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense* fue mayor que en la variante de *Azospirillum brasilense* solo, pero sin diferencia significativa con la variante de CONTROL. En esta misma fecha en la variedad Marinada no hubo diferencias significativas entre las variantes.

Estos datos demuestran que la aplicación de GIMU (solo o junto con *Azospirillum brasilense*) puede aumentar el grado de micorrización de raíces de almendros en algunas fechas. En otras – no tiene una influencia estadísticamente significativa en comparación con CONTROL, aunque las medias de valores con GIMU siempre estuvieron por encima de CONTROL. Haría falta un muestreo más detallado para obtener datos más precisos.

Tab. IV.10.5. Grado de micorrización de raíces de almendros de var. Constantí y Marinada, %

Variantes	Variedad Constantí			Variedad Marinada		
	18/8/2015	23/5/2017	28/9/2018	18/8/2015	23/5/2017	28/9/2018
CONTROL	0,6	40,2	43,5	1,6	41,1	31,2
<i>Azospirillum brasilense</i>	2,5	26,2	33,2	4,6	42,5	35,1
GIMU	7,8	41,3	59,3	7,1	50,2	46,8
GIMU más <i>Az.br.</i>	9,9	51,6	56,1	8,3	50,0	52,7
Diferencia A-C	1,9	-14,0	-10,3	3,0	1,4	3,9
Diferencia G-C	7,2	1,1	15,7	5,4	9,1	15,6
Diferencia X-C	9,3	11,4	12,6	6,7	8,9	21,5
Diferencia A/C, %	294,74	-34,83	-23,74	181,63	3,49	12,58
Diferencia G/C, %	1131,58	2,65	36,14	332,65	22,06	50,11
Diferencia X/C, %	1468,42	28,28	28,87	408,16	21,74	68,93
Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	b	a	ab	b	a	a
<i>Azospirillum brasilense</i>	b	a	b	ab	a	a
GIMU	a	a	a	a	a	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a	a	a
Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	0,6333	4,3466	15,957	0,9528	11,278	11,424
<i>Azospirillum brasilense</i>	1,3051	6,5207	7,8233	0,9292	18,139	3,1565
GIMU	0,5568	6,3797	15,742	1,5603	16,666	13,367
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	1,9548	15,446	8,5114	1,3229	7,5351	13,138
Valor P	0,0004	0,4569	0,0604	0,0192	0,8304	0,5626

*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo. N = 3

Fig. IV.10.14. Grado de micorrización de raíces, %

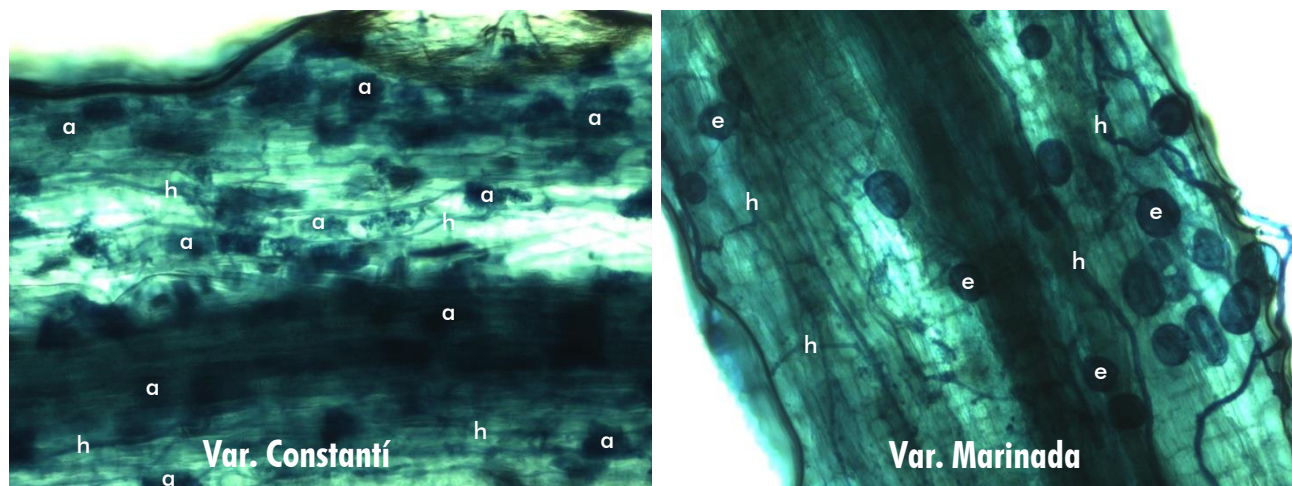
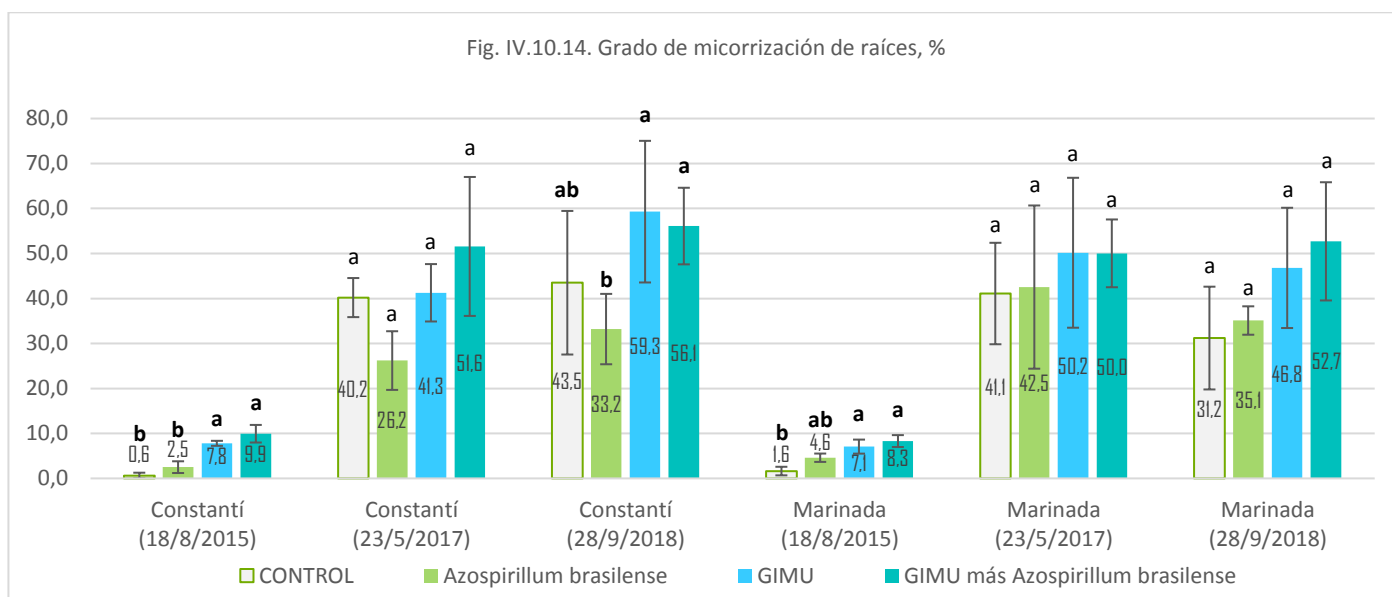


Fig. IV.10.15. Aspecto de las raíces de almendro tratados con GIMU (100 aumentos). Se observan las estructuras micorrícicas: arbusculos (a), esporas (e), hifas (h).

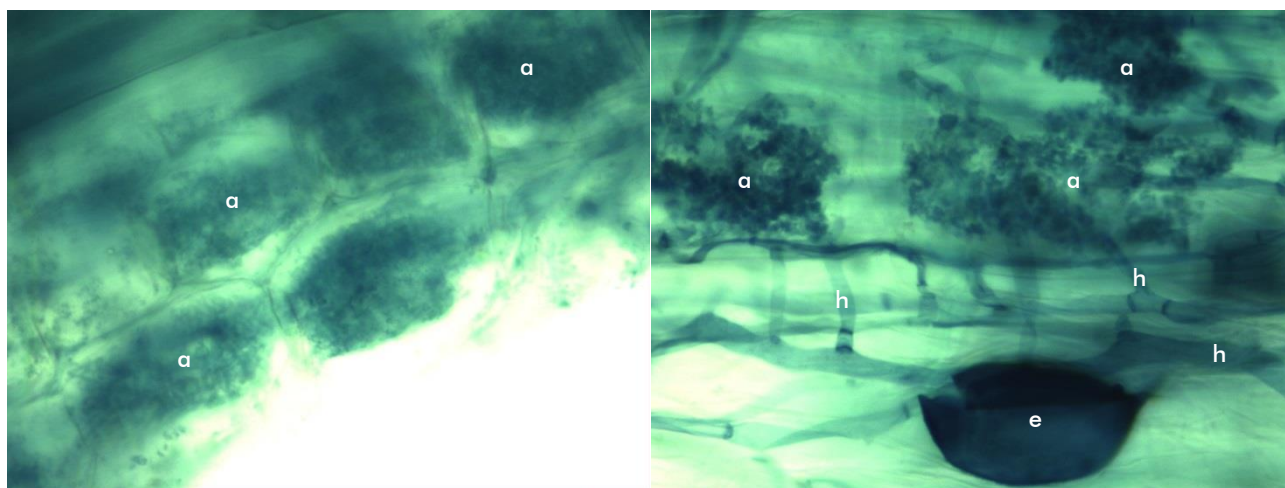


Fig. IV.10.16. Aspecto de las raíces de almendro tratados con GIMU (400 aumentos). Se observan las estructuras micorrícicas: arbusculos (a), espora (e), hifas (h).

Tab. IV.10.6. Cantidad de flores (27/03/2017), flores que han dado frutos (2017), cantidad total de granos por árbol (2017, 2018)

Parámetro	Cantidad de flores por árbol (27/3/17), uds		Proporción de flores que han dado frutos en 2017, %		Cantidad total de granos por árbol, uds			
	Variedad		Variedad		Constantí		Marinada	
	Constantí	Marinada	Constantí	Marinada	Constantí		Marinada	
Variante Año	2017	2017	2017	2017	2017	2018	2017	2018
CONTROL	568	583	19,1	29,2	107,7	1821,4	170,3	1176,6
<i>Azospirillum brasilense</i>	1.158	583	22,2	39,9	254,3	2524,9	230,7	1833,1
GIMU	1.067	658	23,6	36,6	264,8	2692,9	235,2	1876,6
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	1.167	808	26,1	38,8	301,8	3075,5	308,3	2099,6
Diferencia A-C	590	0	3,1	10,7	146,7	703,4	60,3	656,6
Diferencia G-C	499	75	4,51	7,4	157,2	871,5	64,8	700,1
Diferencia X-C	599	225	6,96	9,6	194,2	1254,1	138	923,1
Diferencia A/C, %	103,81	0	16,05	36,62	136,22	38,62	35,42	55,8
Diferencia G/C, %	87,68	12,86	23,6	25,32	145,98	47,84	38,06	59,5
Diferencia X/C, %	105,28	38,57	36,4	32,8	180,34	68,85	81,02	78,45
Variante	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL	b	a	b	b	b	c	b	c
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	a	ab	a	a	b	ab	b
GIMU	a	a	ab	ab	a	b	ab	b
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL	149,68	84,327	2,1848	3,6415	28,925	93,043	28,702	114,57
<i>Azospirillum brasilense</i>	66,353	45,947	2,4349	3,4813	25,589	146,09	27,711	114,18
GIMU	151,47	102,81	2,5733	3,9066	49,104	144,9	49,637	81,025
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	55,777	73,504	0,9859	3,8649	8,7727	124,56	36,505	120,8
Valor P	0,0039	0,2253	0,0566	0,0663	0,0010	<0,00005	0,0527	<0,00005

*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo. N=6

La cantidad de flores por árbol en la fecha 27 de marzo de 2017 fue la menor en la variante de CONTROL frente a otras tres variantes en la variedad Constantí (Tab. IV.10.6, Fig. IV.10.17, Fig. IV.10.18). Las variantes con *Azospirillum brasilense* y/o GIMU no tenían diferencias significativas entre ellas.

En la variedad Marinada, la media de la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* tuvo la mayor cantidad de flores, sin embargo, no hubo diferencias estadísticamente significativas con ninguna variante (Tab. IV.10.6, Fig. IV.10.17), aunque visualmente las variantes con GIMU y *Azospirillum brasilense* eran diferentes de CONTROL (Fig. IV.10.19).

La proporción de flores que han dado frutos ha sido la mayor en la variante de GIMU y *Azospirillum brasilense* para la variedad de Constantí y la menor en la variante CONTROL (Tab. IV.10.6, Fig. IV.10.20). En la variedad Marinada la mayor proporción de flores con frutos buenos ha sido en la variante de *Azospirillum brasilense* solo seguida por la variante GIMU y *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.10.20). La menor proporción fue en la variante de CONTROL. En las dos variedades las variantes con GIMU y/o *Azospirillum brasilense* no tenían diferencias significativas entre ellas.

De manera general la variedad Marinada, aunque ha producido menor cantidad de flores, pero la proporción de flores con frutos buenos fue mayor que en la variedad Constantí.

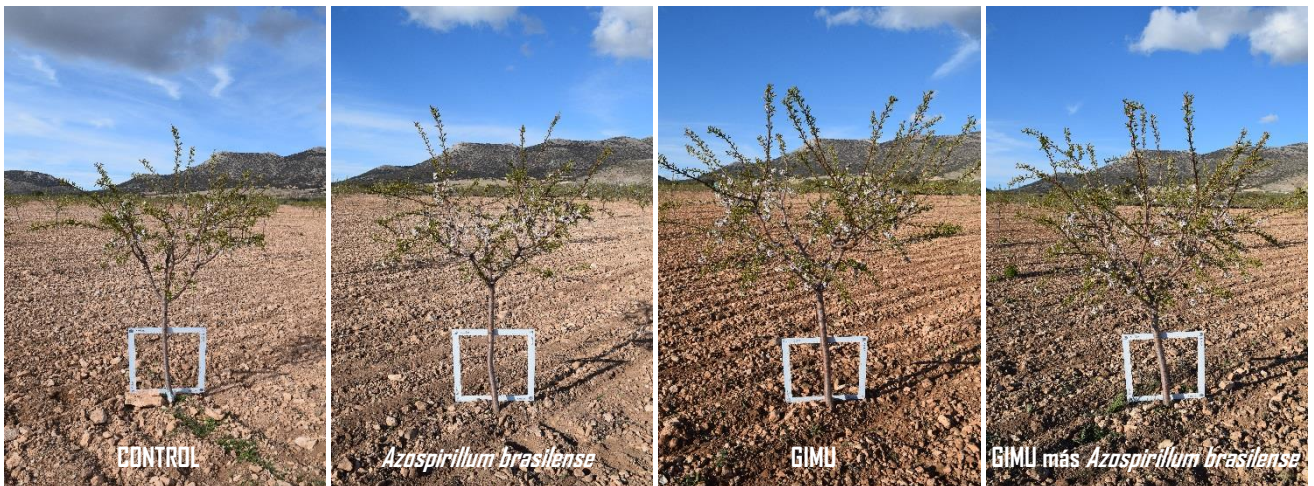
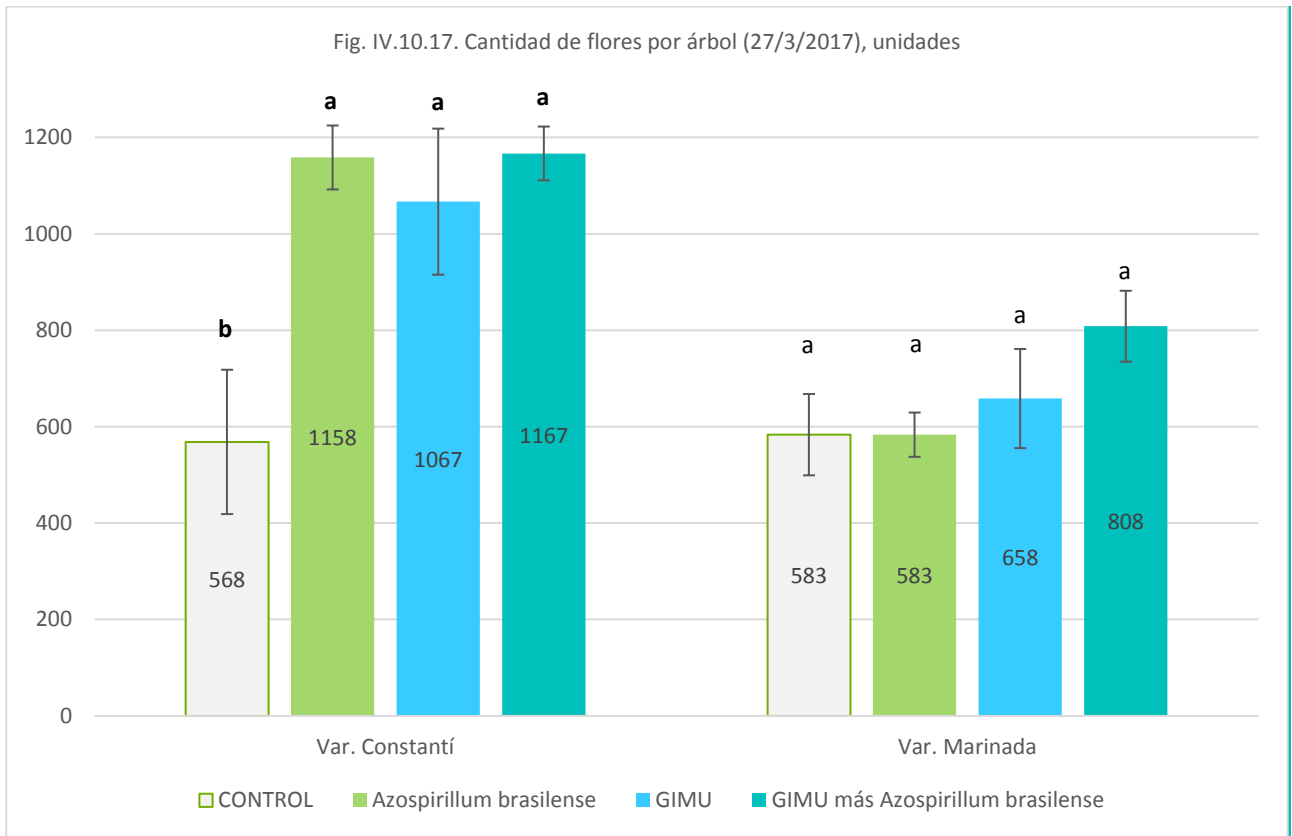


Fig. IV.10.18. Aspecto de árboles en la fase de plena floración, var. Constantí, 27 de marzo de 2017.

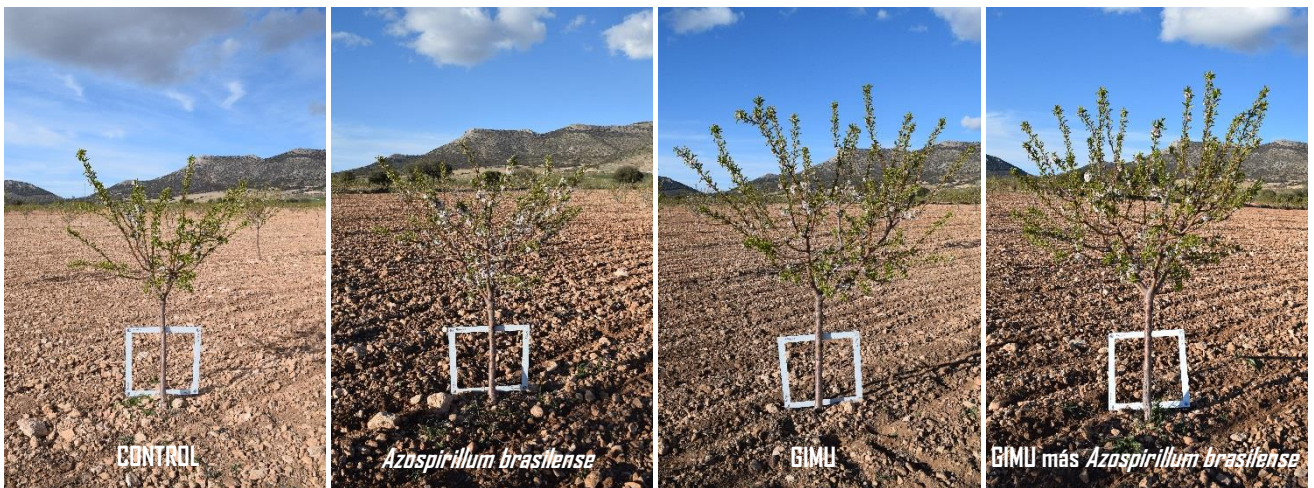


Fig. IV.10.19. Aspecto de árboles en la fase de plena floración, var. Marinada, 27 de marzo de 2017.

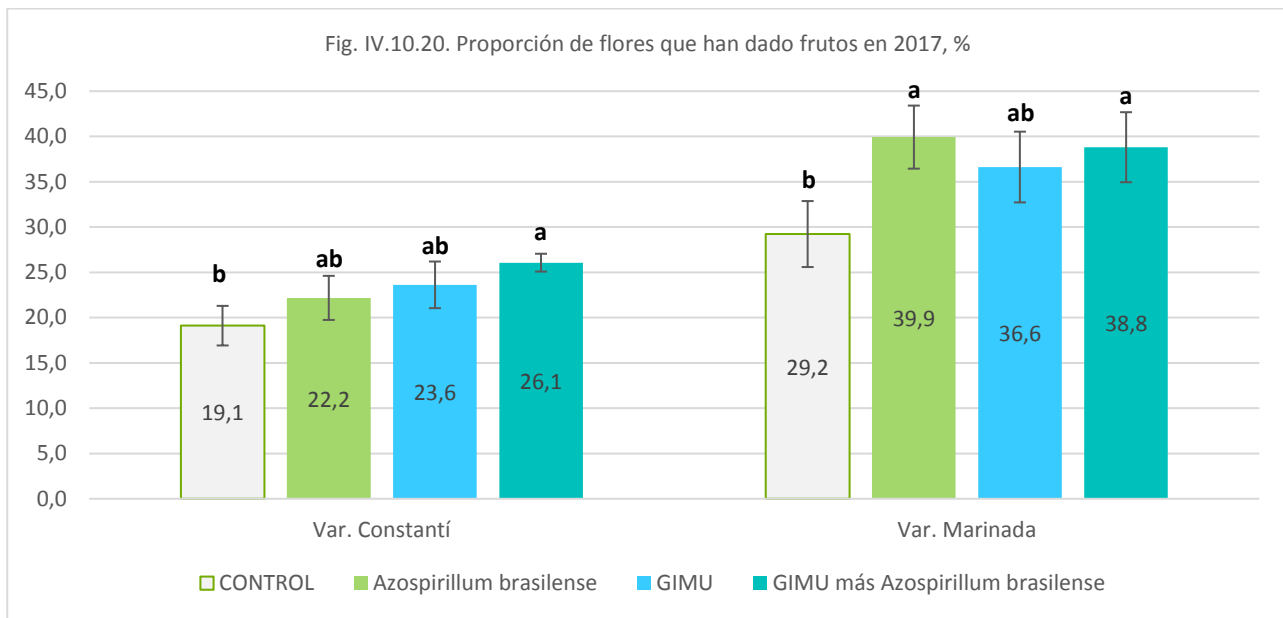


Fig. IV.10.21. Aspecto de los árboles de almendro de var. Marinada con frutos el día 23 de mayo de 2017.

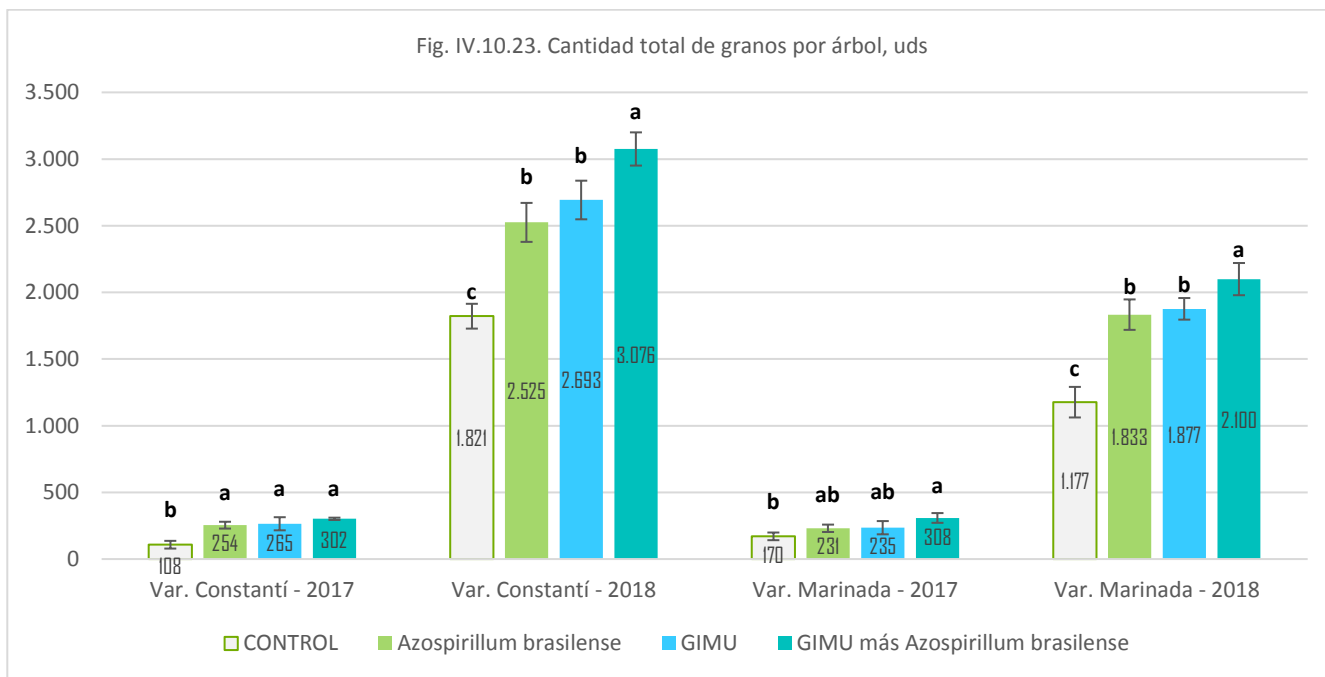


Fig. IV.10.22. Aspecto de almendras de variedades Constantí y Marinada en el día de la primera recolección, 14/9/2017.

La **cantidad total de granos producidos por un árbol** (Fig. IV.10.24) fue la mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* y la menor en la variante de CONTROL para las dos variedades (Tab. IV.10.6, Fig. IV.10.23). En la variedad Constantí las variantes de NITROCODE AZ solo y GIMU solo también han superado CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* en el año 2017 y con diferencias en el año 2018). En la variedad Marinada estas dos variantes (*Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo) no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU más *Azospirillum brasilense* en el año 2017 y estaban por encima de CONTROL y por debajo de la variante GIMU más *Azospirillum brasilense* en el año 2018.

Estos datos nos demuestran que la aplicación conjunta de GIMU más *Azospirillum brasilense* podría tener efecto sinérgico sobre la producción de mayor cantidad total de granos de almendros. Las aplicaciones de *Azospirillum*

brasiliense solo o de GIMU solo también tienen efecto estimulante en la producción total de granos por un árbol, pero menores que en la variante de GIMU más *Azospirillum brasiliense*.



Tab. IV.10.7. Cantidad de granos por árbol, unidades

Parámetro	Cantidad de granos de 1ª categoría por árbol, uds				Cantidad de granos dobles por árbol, uds				Cantidad de granos malos por árbol, uds				
	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		
Varietas	Año	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018		
CONTROL		100,2	1434,5	163,3	1064,6	5,0	19,3	0	19,0	2,5	367,6	7,0	93,0
<i>Azospirillum brasiliense</i>		241,0	1979,9	224,7	1677,0	9,0	28,9	0	28,6	4,3	516,0	6,0	127,5
GIMU		252,7	2116,7	229,2	1715,9	8,0	28,1	0	31,8	4,2	548,1	6,0	129,0
GIMU más <i>Az.br.</i>		287,7	2443,0	301,7	1926,8	9,3	30,3	0	38,8	4,8	602,2	6,7	134,0
Diferencia A-C		140,8	545,4	61,3	612,5	4,0	9,7	0	9,6	1,8	148,3	-1,0	34,5
Diferencia G-C		152,5	682,2	65,8	651,3	3,0	8,8	0	12,8	1,7	180,5	-1,0	36,0
Diferencia X-C		187,5	1008,5	138,3	862,3	4,3	11,0	0	19,7	2,3	234,5	-0,3	41,0
Diferencia A/C, %		140,6	38,02	37,55	57,53	80	50,18	0	50,41	73,33	40,35	-14,29	37,11
Diferencia G/C, %		152,25	47,56	40,31	61,18	60	45,68	0	67,03	66,67	49,08	-14,29	38,7
Diferencia X/C, %		187,19	70,3	84,69	81	86,67	57,27	0	103,57	93,33	63,79	-4,76	44,17
Variantes		Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL		b	c	b	c	b	a	-	b	b	c	a	b
<i>Azospirillum brasiliense</i>		a	b	ab	b	a	a	-	ab	a	b	a	ab
GIMU		a	b	ab	b	ab	a	-	a	a	ab	a	ab
GIMU más <i>Az. brasiliense</i>		a	a	a	a	a	a	-	a	a	a	a	a
Variantes		SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL		27,183	76,241	27,951	100,93	1,3663	3,1318	0	2,3078	0,4282	16,765	1,3904	13,134
<i>Azospirillum brasiliense</i>		24,395	113,83	26,827	102,73	1,1832	5,7695	0	4,7454	0,4216	36,066	1,2383	12,753
GIMU		46,676	110,11	48,653	81,032	1,7701	3,1153	0	4,0533	0,8333	35,049	1,2383	12,28
GIMU más <i>Az. brasiliense</i>		8,7127	105,87	35,808	111,74	0,9189	7,9438	0	5,4409	0,7032	18,465	0,8433	9,2278
Valor P		0,0008	<0,00005	0,0451	<0,00005	0,1286	0,4954	nc	0,0106	0,0095	0,0001	0,8929	0,1055

El parámetro de la **cantidad de granos de 1ª categoría por árbol** (Fig. IV.10.25, Tab. IV.10.7) tiene el patrón de comportamiento similar al de la cantidad total de granos por árbol (Fig. IV.10.23, Tab. IV.10.6). La cantidad de granos de 1ª categoría por árbol fue la mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasiliense* y la menor en la variante de CONTROL para las dos variedades. En la variedad Constantí las variantes de NITROCODE AZ solo y GIMU solo también han superado CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasiliense* en 2017 y por debajo en 2018). En la variedad Marinada estas dos variantes (*Azospirillum brasiliense* solo y GIMU solo) no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU y *Azospirillum brasiliense* en 2017 y superaban al CONTROL en 2018 (siendo por debajo de la variante de GIMU más *Azospirillum brasiliense*) (Fig. IV.10.25, Tab. IV.10.7).

Estos datos nos demuestran que la aplicación conjunta de GIMU más *Azospirillum brasilense* podría tener efecto sinérgico sobre la producción de mayor cantidad de granos de 1^{ra} categoría. Las aplicaciones de *Azospirillum brasilense* solo o de GIMU solo también tienen efecto estimulante en la producción de granos de 1^{ra} categoría por un árbol, pero menores que en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*.

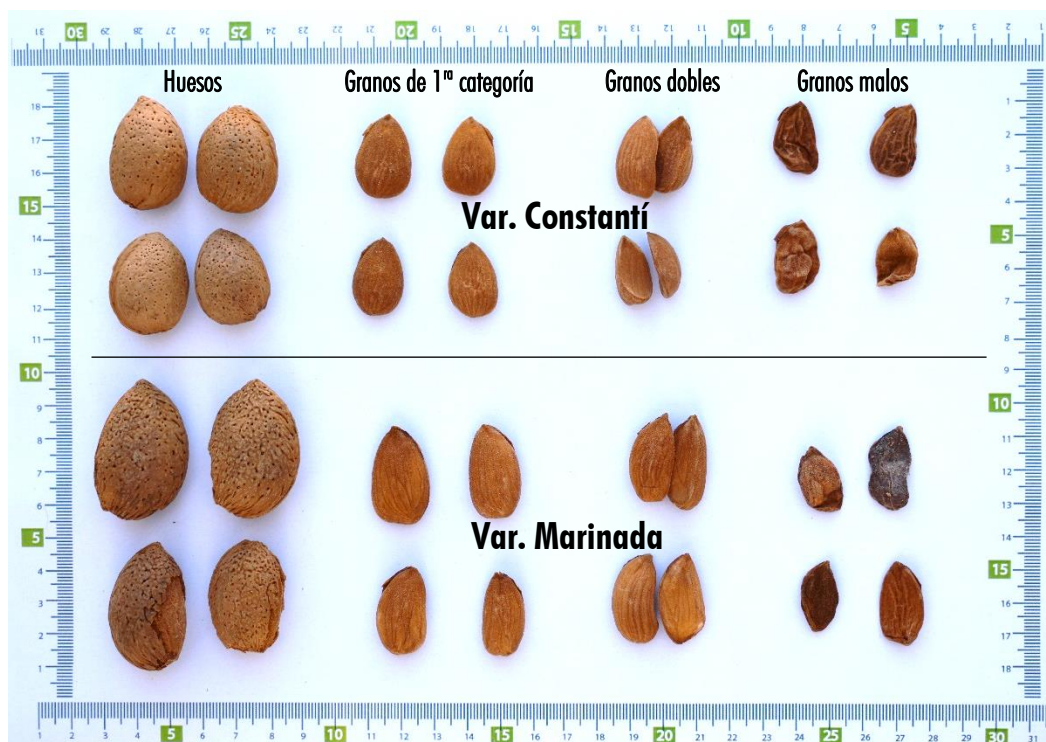
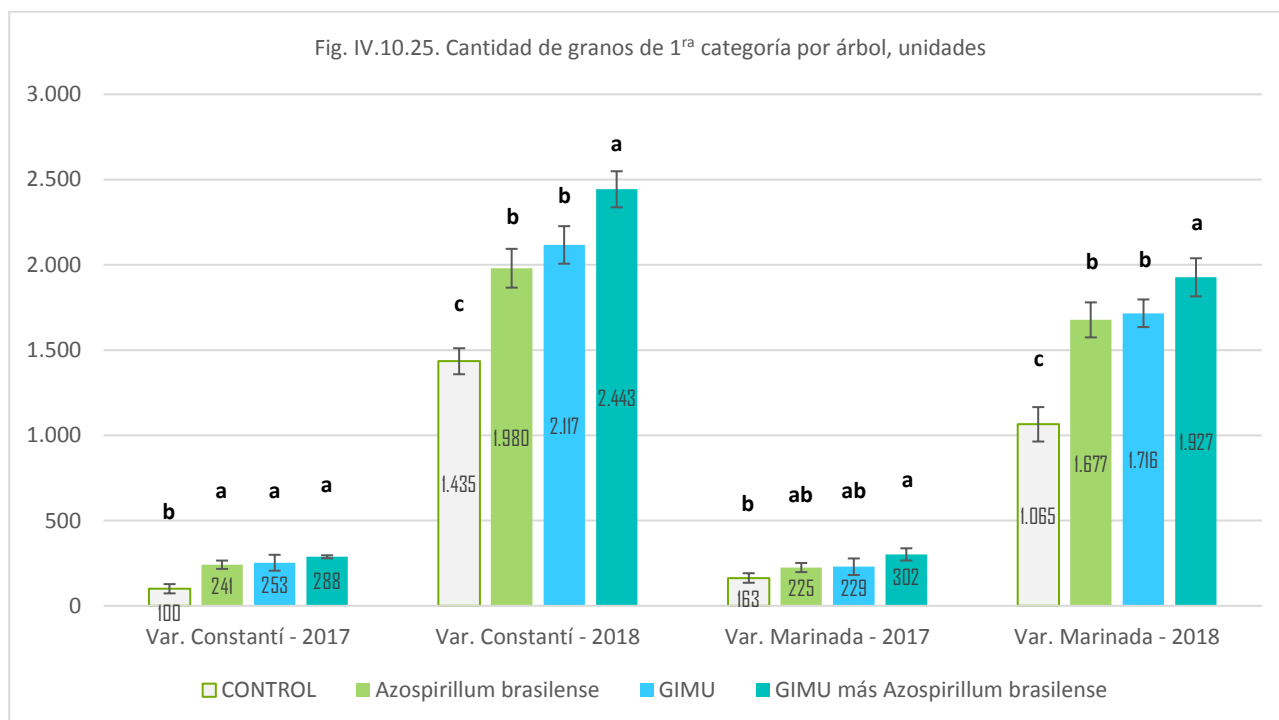


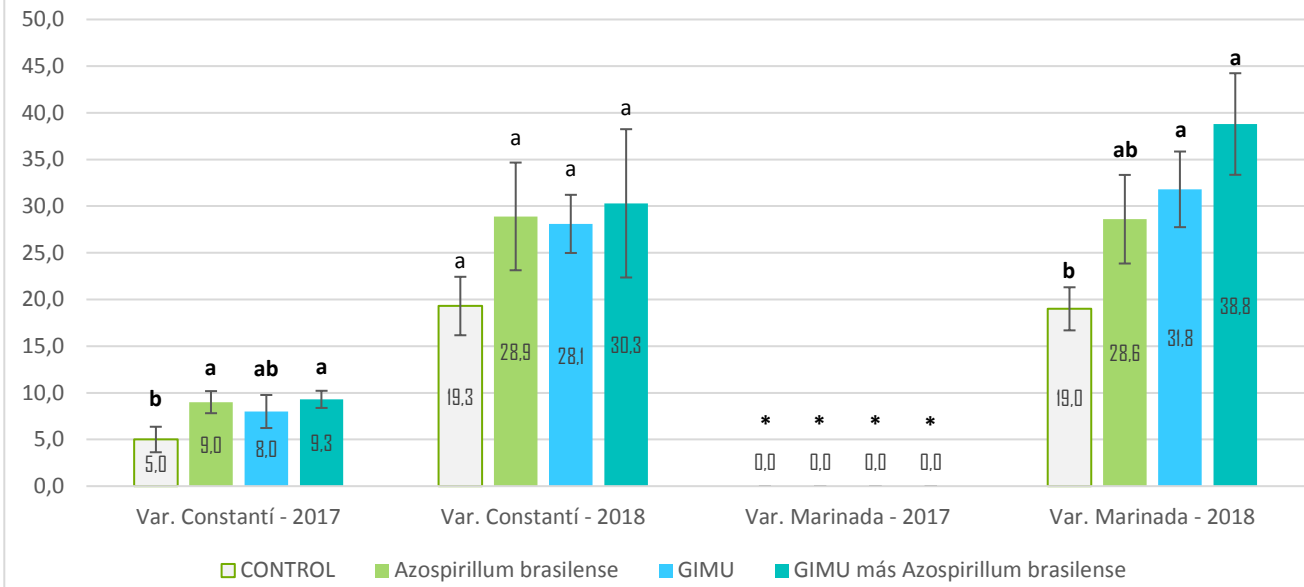
Fig. IV.10.24. Aspecto de huesos y granos (buenos, dobles y malos) de almendros recolectados en 2018, variedades Constantí y Marinada.



La **cantidad de granos dobles** en la variedad Constantí (Fig. IV.10.24) en el año 2017 fue la menor en la variante CONTROL, seguida por GIMU, *Azospirillum brasilense* y GIMU más *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.10.26, Tab. IV.10.7). En 2018 no hubo diferencias significativas entre las variantes.

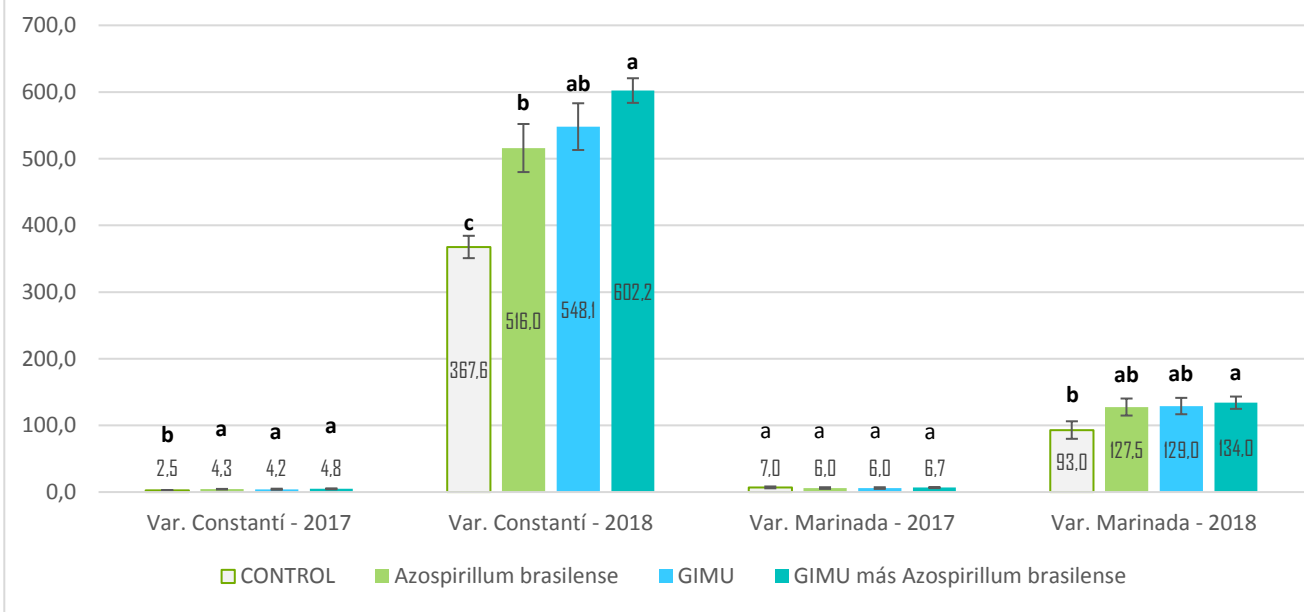
En la variedad Marinada no se detectaron los granos dobles en ninguna variante en el año 2017 (Fig. IV.10.26, Tab. IV.10.7). En el año 2018 la mayor cantidad de granos dobles por árbol tuvieron las variantes de GIMU más *Azospirillum brasilense* y GIMU solo, mientras que CONTROL tuvo la menor cantidad y la variante de *Azospirillum brasilense* no tuvo diferencias significativas con otras variantes.

Fig. IV.10.26. Cantidad de granos dobles por árbol, unidades



* En la variedad Marinada en la cosecha de 2017 no han sido detectadas los granos dobles en ninguna variante.

Fig. IV.10.27. Cantidad de granos malos por árbol, unidades



La **cantidad de granos malos** en la variedad Constantí en 2017 fue la menor en la variante CONTROL, seguida por GIMU, *Azospirillum brasilense* y GIMU más *A. brasilense* (Fig. IV.10.27, Tab. IV.10.7). En el año 2018 la cantidad de granos malos fue la menor en la variante CONTROL, seguida por *A. brasilense*, GIMU y GIMU más *Azospirillum brasilense*.

En la variedad Marinada en 2017 no hubo diferencias significativas entre las variantes para el parámetro de la cantidad de granos malos (Fig. IV.10.27, Tab. IV.10.7). En 2018 la menor cantidad de granos malos fue en la variante de CONTROL y la mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*. Las variantes de GIMU solo y *Azospirillum brasilense* solo no tuvieron diferencias significativas con otras variantes.

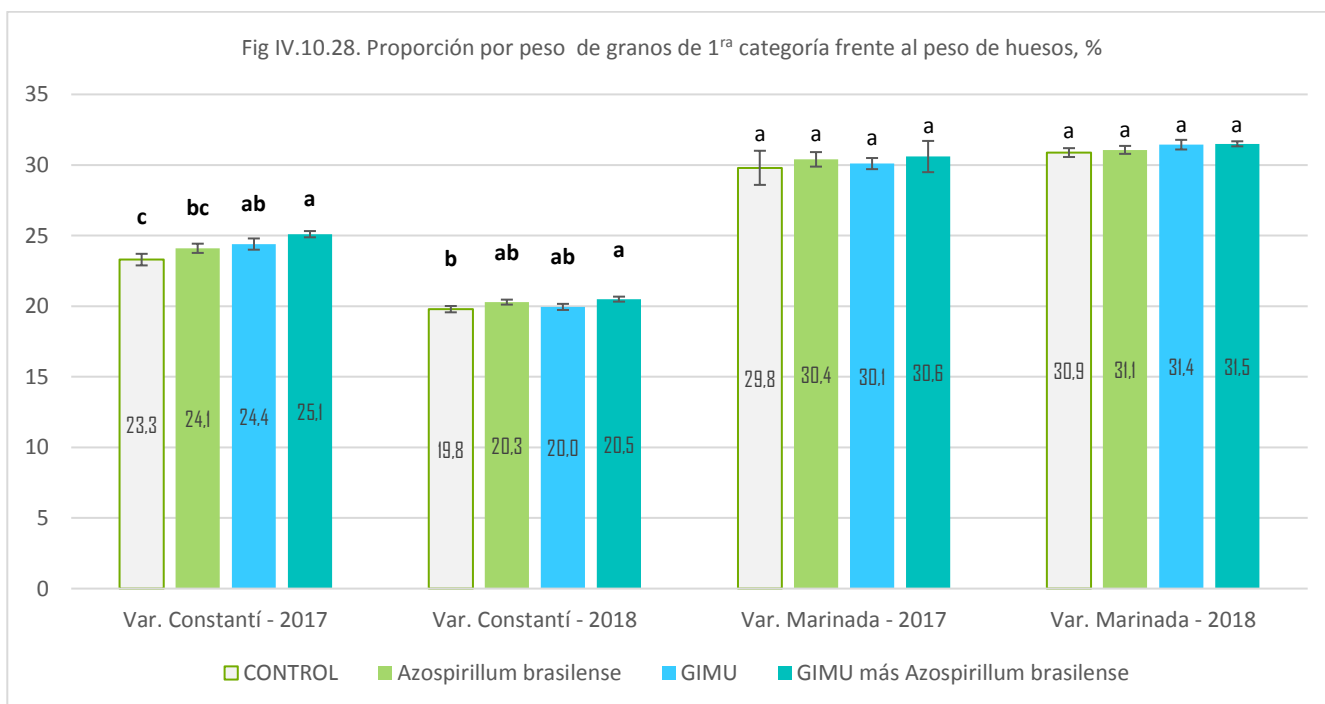
La **proporción por peso de granos de 1ª categoría frente al peso de huesos** en la variedad Constantí en 2017 fue la mayor en la variante de GIMU y *Azospirillum brasilense* y la menor en la variante de CONTROL (Tab. IV.10.8, Fig. IV.10.28). Las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo no tuvieron diferencias significativas con otras variantes. En el año 2018 este valor fue el mayor en la variante de GIMU y *A. brasilense* y la menor en la variante de CONTROL. Las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo no tuvieron diferencias significativas con otras variantes. En la variedad Marinada no hubo diferencias significativas entre las variantes en los dos años de recolección.

Estos datos para la variedad Constantí nos demuestran que la combinación de aplicaciones de GIMU y *Azospirillum brasilense* puede tener un efecto sinérgico sobre este parámetro. Para la variedad Marinada esta tendencia no fue estadísticamente determinada.

Tab. IV.10.8. Proporciones de granos por peso

Parámetro	Proporción por peso de granos de 1ª categoría frente al peso de huesos, %				Proporción por peso de granos dobles frente al peso de huesos, %			
	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada	
Variedad	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada	
Variante Año	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018
CONTROL	23,3	19,8	29,8	30,9	2,16	0,45	0,00	0,78
<i>Azospirillum brasilense</i>	24,1	20,3	30,4	31,1	1,49	0,53	0,00	0,73
GIMU	24,4	20,0	30,1	31,4	1,31	0,43	0,00	0,82
GIMU más <i>Az.br.</i>	25,1	20,5	30,6	31,5	1,44	0,43	0,00	0,89
Diferencia A-C	0,8	0,5	0,7	0,2	-0,67	0,07	0	-0,04
Diferencia G-C	1,1	0,2	0,3	0,6	-0,85	-0,02	0	0,04
Diferencia X-C	1,8	0,7	0,9	0,6	-0,72	-0,02	0	0,11
Diferencia A/C, %	3,25	2,5	2,34	0,62	-30,97	16,16	na	-5,74
Diferencia G/C, %	4,51	0,81	1,09	1,83	-39,5	-4,58	na	5,24
Diferencia X/C, %	7,48	3,6	2,9	2,02	-33,41	-5,38	na	13,99
Variante	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL (C)	c	b	a	a	a	a	a	a
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	bc	ab	a	a	b	a	a	a
GIMU (G)	ab	ab	a	a	b	a	a	a
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	a	a	a	a	b	a	a	a
Variante	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL (C)	0,4098	0,2232	1,2077	0,3135	0,1959	0,0631	0	0,047
<i>Azospirillum brasilense</i> (A)	0,3265	0,1755	0,5144	0,2814	0,0821	0,1117	0	0,0911
GIMU (G)	0,397	0,2153	0,394	0,3407	0,116	0,0309	0	0,1017
GIMU más <i>Az.br.</i> (X)	0,2206	0,1762	1,1061	0,1784	0,1915	0,1082	0	0,1115
Valor P	0,0134	0,0851	0,8856	0,3512	0,0058	0,8423	nc	0,7288

*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo.

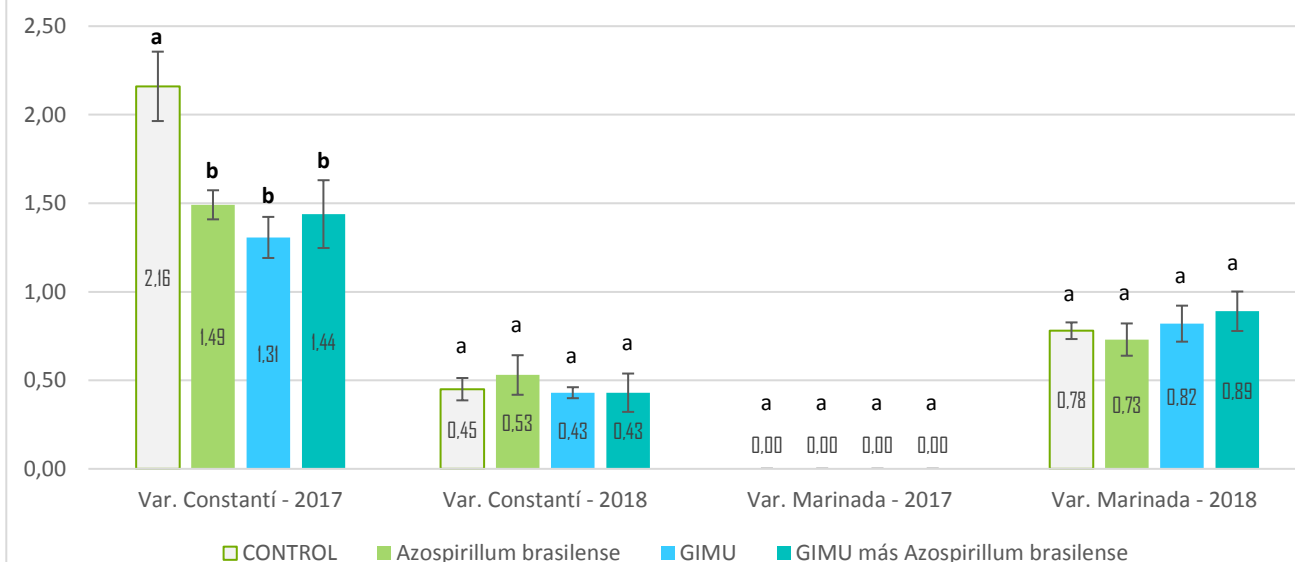


La proporción por peso de granos dobles frente al peso de huesos en la variedad Constantí en 2017 (Fig. IV.10.29, Tab. IV.10.8) fue la mayor en la variante CONTROL frente a otras tres variantes (*Azospirillum brasilense*, GIMU y NITROCODE, GIMU). En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

En la variedad Marinada en 2017 este parámetro no fue calculado debido a que no se encontró ningún grano doble; en 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes (2017 (Fig. IV.10.29, Tab. IV.10.8).

Estos datos para la variedad Constantí nos demuestran que la aplicación de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* reduce la proporción por peso de granos dobles.

Fig IV.10.29. Proporción por peso de granos dobles frente al peso de huesos, %

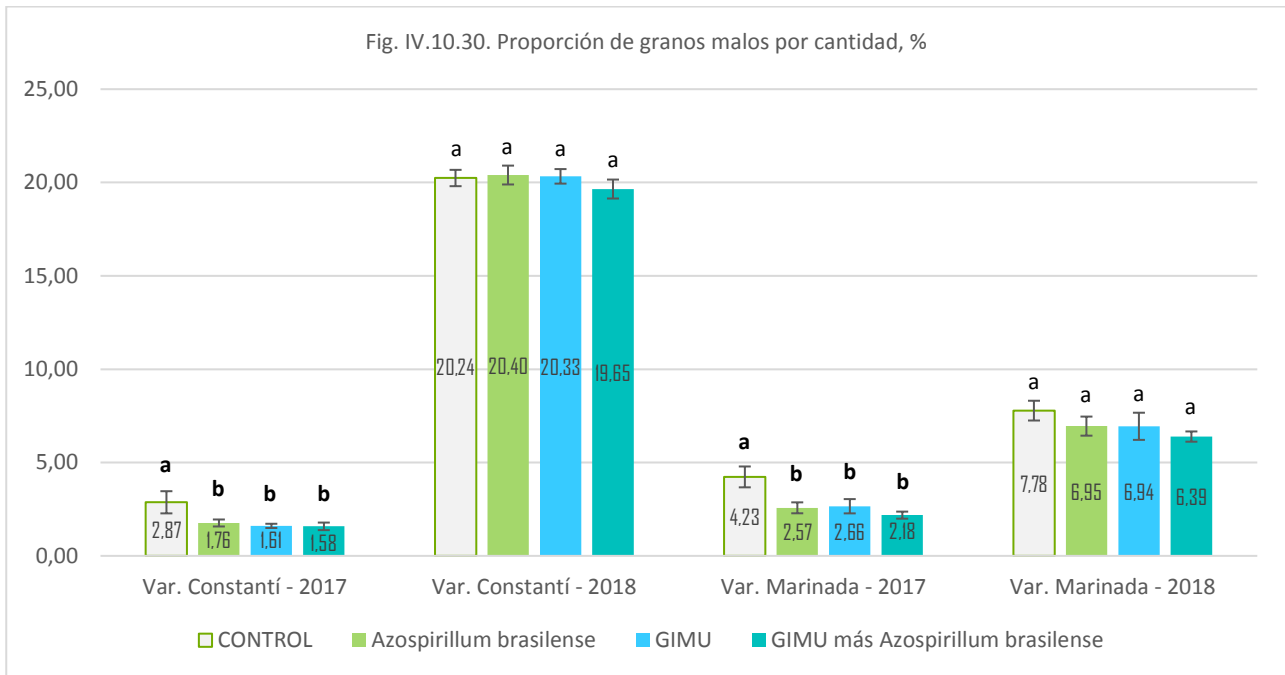


Tab. IV.10.9. Proporciones de granos por cantidad y peso

Parámetro	Proporción de granos malos por cantidad entre todos granos, %				Proporción de granos dobles por cantidad entre todos granos, %				Proporción por peso de granos dobles entre todos granos comestibles, %				
	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		
	Año	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018		
Variantes													
CONTROL		2,87	20,24	4,23	7,78	4,77	1,04	0,00	1,61	8,44	2,25	0,00	2,45
Azospirillum brasilense		1,76	20,40	2,57	6,95	3,52	1,18	0,00	1,53	5,84	2,52	0,00	2,31
GIMU		1,61	20,33	2,66	6,94	3,02	1,04	0,00	1,69	5,10	2,13	0,00	2,52
GIMU más Az.br.		1,58	19,65	2,18	6,39	3,12	0,96	0,00	1,85	5,38	2,05	0,00	2,73
Diferencia A-C		-1,11	0,16	-1,66	-0,83	-1,26	0,14	0,00	-0,08	-2,60	0,27	0,00	-0,15
Diferencia G-C		-1,26	0,09	-1,57	-0,85	-1,75	0,00	0,00	0,08	-3,33	-0,12	0,00	0,07
Diferencia X-C		-1,29	-0,59	-2,05	-1,39	-1,65	-0,08	0,00	0,24	-3,06	-0,20	0,00	0,28
Diferencia A/C, %		-38,62	0,79	-39,16	-10,73	-26,29	13,1	na	-5	-30,76	11,88	na	-5,99
Diferencia G/C, %		-44,07	0,44	-37,14	-10,86	-36,72	-0,45	na	4,73	-39,49	-5,41	na	2,8
Diferencia X/C, %		-44,89	-2,9	-48,43	-17,85	-34,59	-7,62	na	14,66	-36,25	-8,79	na	11,32
Variantes		Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL		a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Azospirillum brasilense		b	a	b	a	b	a	a	a	b	a	a	a
GIMU		b	a	b	a	b	a	a	a	b	a	a	a
GIMU más Az. brasilense		b	a	b	a	b	a	a	a	b	a	a	a
Variantes		SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL		0,5942	0,4373	0,5593	0,5299	0,2586	0,1467	0	0,0996	0,6203	0,3193	0	0,1426
Azospirillum brasilense		0,1872	0,5057	0,2927	0,5105	0,2447	0,2425	0	0,1914	0,3561	0,1534	0	0,2887
GIMU		0,1128	0,3897	0,3823	0,7272	0,266	0,0923	0	0,2048	0,4963	0,5116	0	0,3392
GIMU más Az. brasilense		0,2012	0,5076	0,1891	0,2742	0,3462	0,2371	0	0,2264	0,6398	0,5221	0	0,293
Valor P		0,0704	0,6729	0,0018	0,396	0,0014	0,8908	nc	0,7167	0,0015	0,8655	nc	0,7857

La proporción de granos malos por cantidad en 2017 fue la mayor en la variante de CONTROL para las dos variedades: Constantí y Marinada (Tab. IV.10.9, Fig. IV.10.30). La menor proporción de granos malos fue en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* aunque no tenía diferencias significativas de las variantes de GIMU solo y *Azospirillum brasilense* solo en las dos variedades. En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

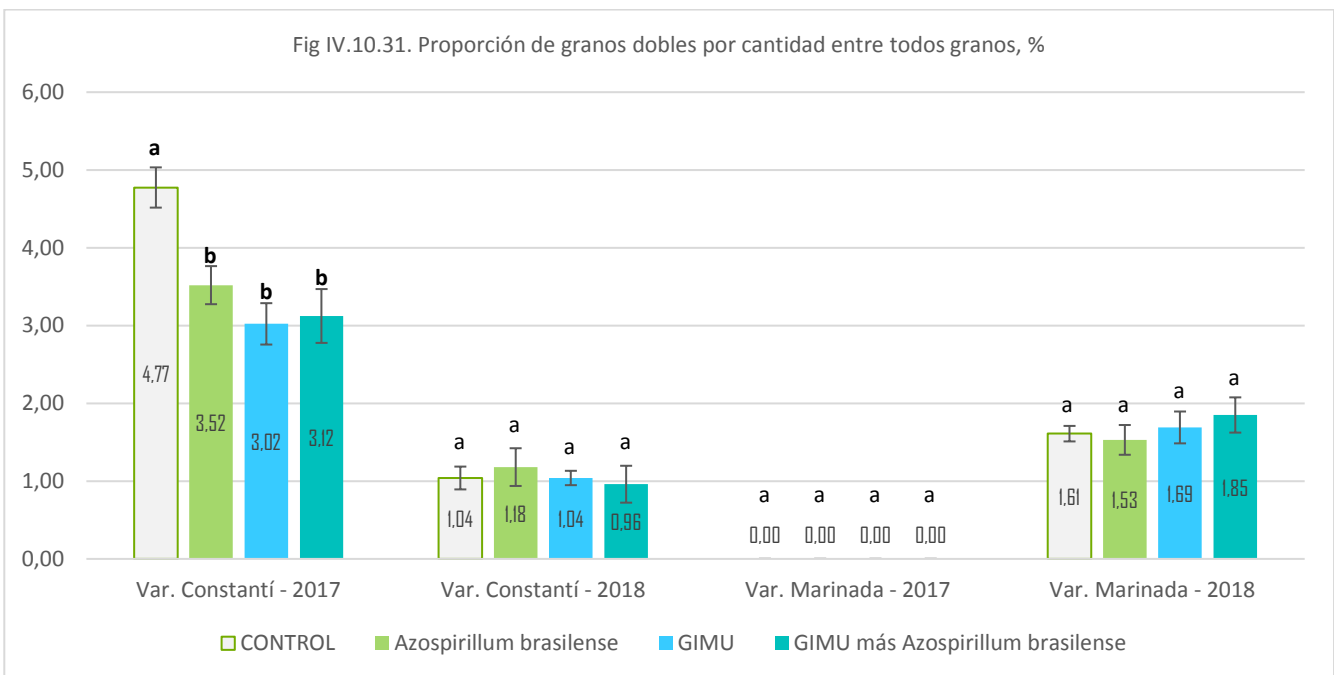
Estos datos para las dos variedades de almendros nos demuestran que la aplicación de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* puede reducir la proporción de granos malos por cantidad en algunos años de cosecha.



La **proporción de granos dobles por cantidad entre todos granos** en la variedad Constantí en 2017 (Tab. IV.10.9, Fig. IV.10.31) fue la mayor en la variante CONTROL frente a otras tres variantes (*Azospirillum brasilense*, GIMU más NITROCODE, GIMU). En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

En la variedad Marinada en 2017 no hubo granos dobles (Tab. IV.10.9, Fig. IV.10.31). En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

Estos datos para la variedad Constantí nos demuestran que la aplicación de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* puede reducir la proporción de granos dobles por cantidad entre todos granos.

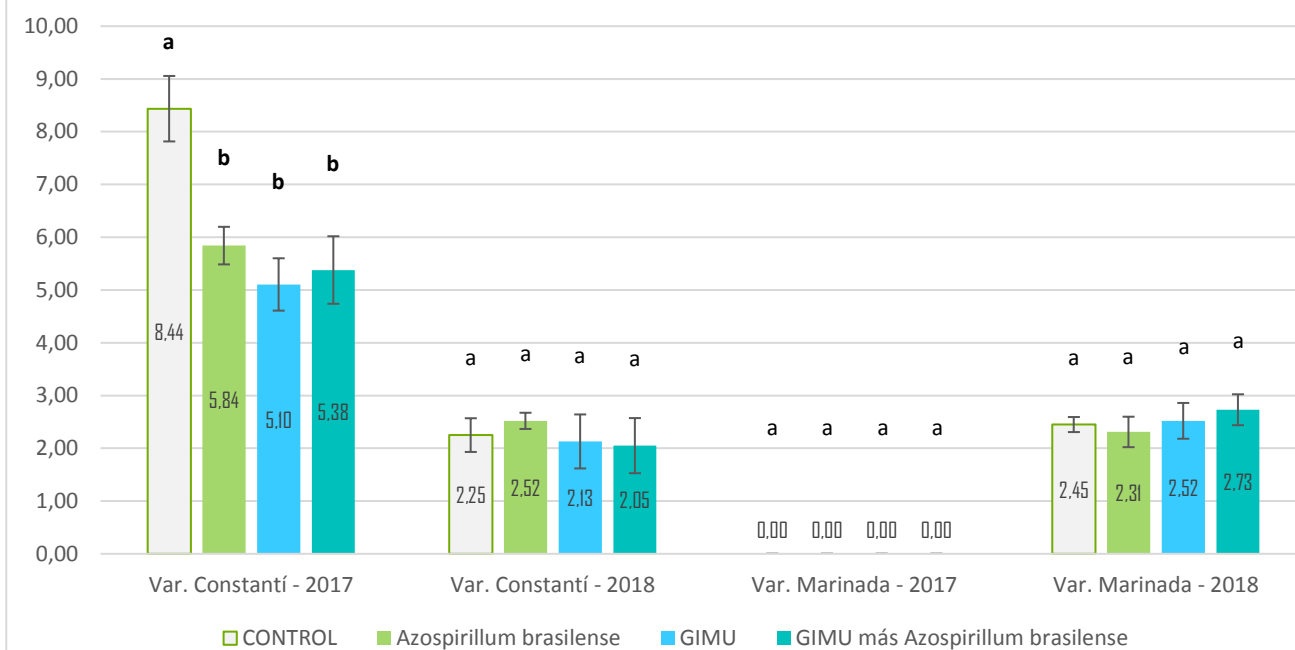


La **proporción por peso de granos dobles entre todos granos comestibles** en la variedad Constantí en 2017 (Tab. IV.10.9, Fig. IV.10.32) fue la mayor en la variante CONTROL frente a otras tres variantes (*Azospirillum brasilense*, GIMU más *Azospirillum brasilense*, GIMU). En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

En la variedad Marinada no hubo granos dobles y este parámetro no fue calculado (Tab. IV.10.9, Fig. IV.10.32). En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes.

Estos datos nos demuestran que las aplicaciones de GIMU y/o *Azospirillum brasilense* pueden reducir la proporción por peso de granos dobles entre todos granos comestibles dependiendo del año de cosecha y la variedad.

Fig IV.10.32. Proporción de granos dobles por cantidad entre todos granos comestibles, %



Tab. IV.10.10. Peso medio de un grano de 1ª categoría y de un grano doble de almendros

Parámetro	Peso medio de un grano de 1ª categoría, g				Peso medio de un grano doble, g				
	Variedad	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada	
		Año	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017
Variantes									
CONTROL		1,088	0,957	1,347	1,309	1,936	1,661	sd	1,849
<i>Azospirillum brasilense</i>		1,1	0,967	1,344	1,307	1,847	1,665	sd	1,838
GIMU		1,103	0,959	1,349	1,328	1,876	1,598	sd	1,862
GIMU más <i>Az.br.</i>		1,104	0,972	1,355	1,318	1,908	1,669	sd	1,832
Diferencia A-C		0,012	0,009	-0,003	-0,002	-0,089	0,004	sd	-0,011
Diferencia G-C		0,015	0,002	0,002	0,019	-0,06	-0,063	sd	0,013
Diferencia X-C		0,016	0,014	0,008	0,009	-0,028	0,008	sd	-0,017
Diferencia A/C, %		1,13	0,96	-0,21	-0,14	-4,59	0,25	sd	-0,59
Diferencia G/C, %		1,39	0,16	0,17	1,47	-3,08	-3,8	sd	0,71
Diferencia X/C, %		1,5	1,47	0,58	0,69	-1,46	0,49	sd	-0,94
Variantes		Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD
CONTROL		a	a	a	a	a	a	sd	ab
<i>Azospirillum brasilense</i>		a	a	a	a	a	a	sd	ab
GIMU		a	a	a	a	a	a	sd	a
GIMU más <i>Az. brasilense</i>		a	a	a	a	a	a	sd	b
Variantes		SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean
CONTROL		0,0153	0,009601	0,0264	0,006021	0,0803	0,006318	sd	0,0103
<i>Azospirillum brasilense</i>		0,007286	0,0106	0,0231	0,0101	0,0515	0,009673	sd	0,0113
GIMU		0,005529	0,006094	0,031	0,008208	0,0732	0,0576	sd	0,007482
GIMU más <i>Az. brasilense</i>		0,0115	0,009479	0,0152	0,0108	0,0821	0,0115	sd	0,006391
Valor P		0,6779	0,6865	0,9929	0,3803	0,8655	0,2944	sd	0,1088

El **peso medio de un grano de 1ª categoría** no fue estadísticamente diferente en ninguna fecha ni variedad (Tab. IV.10.10). El **peso medio de un grano doble** en la variedad Constantí no tuvo diferencia ni en 2017 ni en 2018 (Tab. IV.10.10). En la variedad Marinada en 2017 no se encontró ningún grano doble. En 2018 el mayor peso medio de un grano doble fue en la variante de GIMU solo y el menor – en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*. Las variantes de CONTROL y de *Azospirillum brasilense* solo no tuvieron diferencias significativas.

La **productividad de huesos por 1 ha** fue la mayor en la variante de GIMU y *Azospirillum brasilense* y la menor en la variante de CONTROL para las dos variedades en dos años de cosecha (Tab. IV.10.11, Fig. IV.10.33-IV.10.36).

En la variedad Constantí en 2017 las variantes de NITROCODE AZ solo y GIMU solo también han superado a CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*). En 2018 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo demostraron mayor productividad frente a CONTROL y menor frente a GIMU más *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.11, Fig. IV.10.33-IV.10.35).

En la variedad Marinada en 2017 las variantes de *Azospirillum brasilense solo* y *GIMU solo* no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU más *Azospirillum brasilense*. En 2018 *Azospirillum brasilense solo* causó mayor productividad de huesos que en CONTROL y menor que en GIMU más *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.10.33, Fig. IV.10.35). La variante de GIMU solo fue por encima de CONTROL y estadísticamente no diferente de la mejor variante.

Estos datos nos dan indicios que la aplicación conjunta de GIMU y *Azospirillum brasilense* juntos podría tener un efecto sinérgico sobre la producción de huesos de almendros independientemente de la variedad y año. Las aplicaciones de NITROCODE AZ solo y GIMU solo también tienen un efecto estimulante en la productividad de huesos.

Tab. IV.10.11. Productividad de huesos, granos de almendros

Parámetro	Productividad de huesos (238 árb./ha), kg/ha				Productividad de granos de 1ª categoría, kg/ha				Productividad de granos dobles, kg/ha				
	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		
	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	
Variantes Año													
CONTROL	112,9	1650,3	175,2	1074,8	26,0	326,8	52,8	331,8	2,4	7,6	0	8,4	
<i>Az. brasilense</i>	261,8	2244,5	235,4	1678,1	63,1	455,3	71,4	521,2	3,9	11,5	0	12,5	
GIMU	268,6	2426,7	242,2	1724,5	66,3	482,8	73,2	542,2	3,4	10,6	0	14,1	
GIMU más <i>Az.br.</i>	301,9	2754,8	315,3	1918,6	75,6	564,3	97,6	604,5	4,2	12,0	0	16,9	
Diferencia A-C	148,92	594,2	60,15	603,3	37,12	128,4	18,56	189,5	1,53	3,8	0	4,1	
Diferencia G-C	155,71	776,4	67,01	649,7	40,27	156	20,33	210,5	1,06	2,9	0	5,7	
Diferencia X-C	189,01	1104,5	140,1	843,8	49,56	237,5	44,77	272,7	1,87	4,4	0	8,5	
Diferencia A/C, %	131,94	36,01	34,33	56,13	142,64	39,3	35,14	57,1	64,55	50,53	nc	49,01	
Diferencia G/C, %	137,96	47,04	38,24	60,45	154,77	47,73	38,48	63,44	44,65	38,61	nc	68,31	
Diferencia X/C, %	167,46	66,92	79,95	78,51	190,47	72,66	84,74	82,21	78,93	58,02	nc	101,68	
Variantes	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	
CONTROL	b	c	b	c	b	c	b	c	b	a	nc	b	
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	b	ab	b	a	b	ab	b	ab	a	nc	ab	
GIMU	a	b	ab	ab	a	b	ab	ab	ab	a	nc	a	
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	nc	a	
Variantes	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	
CONTROL	32,376	81,87	28,162	103,86	7,2297	17,297	9,5198	32,107	0,7243	1,2469	0	1,0065	
<i>Azospirillum brasilense</i>	25,974	128,23	27,091	100,03	6,4734	26,168	7,8658	30,967	0,4597	2,2876	0	2,0215	
GIMU	48,363	144,47	49,335	79,079	12,169	24,306	15,274	23,075	0,6865	1,0135	0	1,8144	
GIMU más <i>Az. brasilense</i>	11,578	119,03	30,5	112,93	2,2987	22,444	12,236	36,551	0,4432	3,1549	0	2,3912	
Valor P	0,0020	<0,00005	0,0429	<0,00005	0,0009	<0,00005	0,0395	<0,00005	0,1661	0,4704	nc	0,0108	

*En algunos casos los valores medios no corresponden a las diferencias anunciadas debido al redondeo.

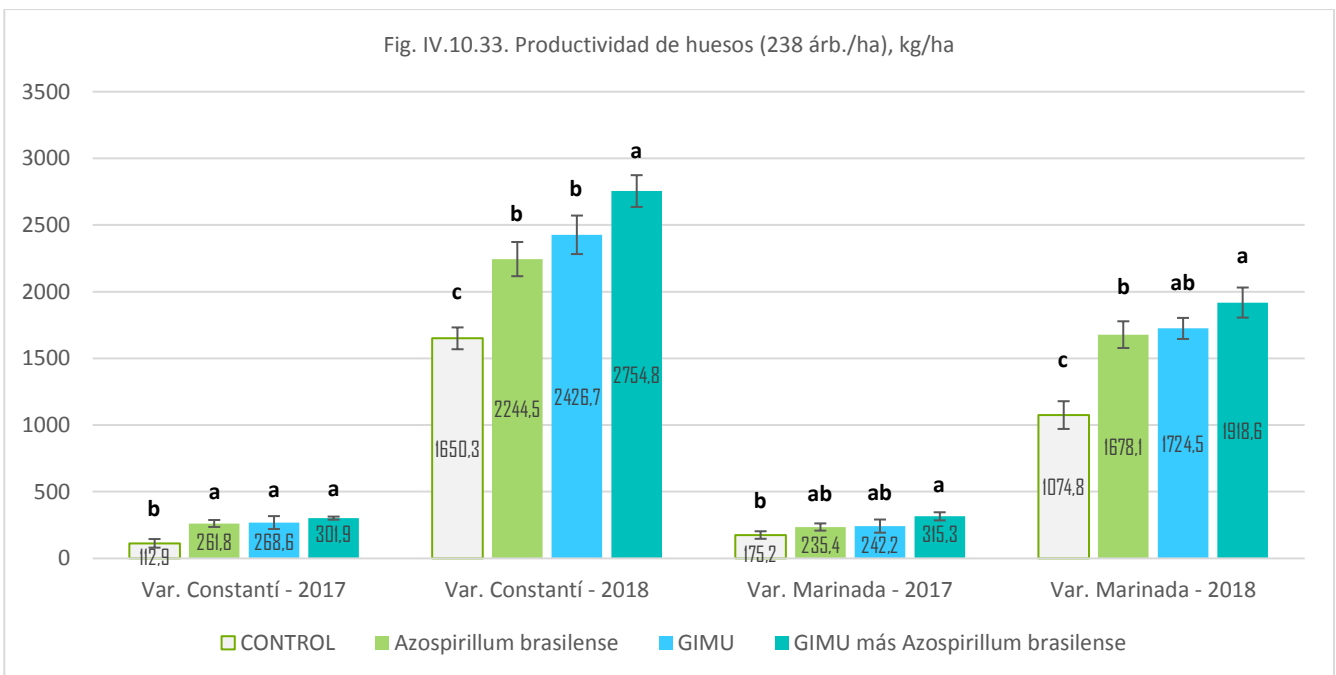




Fig. IV.10.34. Aspecto de huesos de almendras recolectadas desde 6 árboles en la variedad Constantí con edad de 4 años (octubre de 2018), acompañado con datos de productividad de huesos.



Fig. IV.10.35. Aspecto de huesos de almendras recolectadas desde 6 árboles en la variedad Constantí con edad de 4 años (octubre de 2018).



Fig. IV.10.36. Aspecto de huesos de almendras recolectadas desde 6 árboles en la variedad Marinada con edad de 4 años (octubre de 2018), acompañado con datos de productividad de huesos.

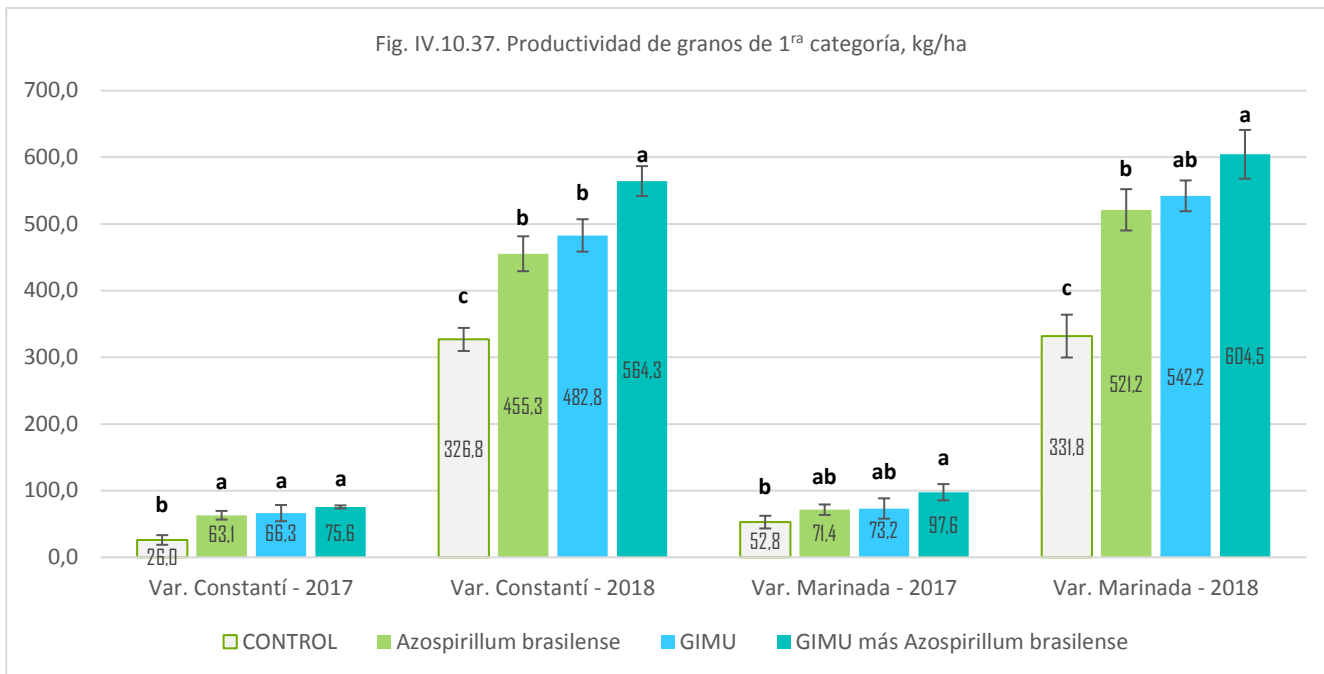
La **productividad de granos de 1ª categoría** por 1 ha fue la mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* y la menor en la variante de CONTROL para las dos variedades en dos años de cosecha (Tab. IV.10.11, Fig. IV.10.37).

En la variedad Constantí en 2017 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo también han superado CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*). En 2018 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo demostraron mayor productividad de granos de 1ª categoría frente a CONTROL y menor frente a GIMU más *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.11, Fig. IV.10.37).

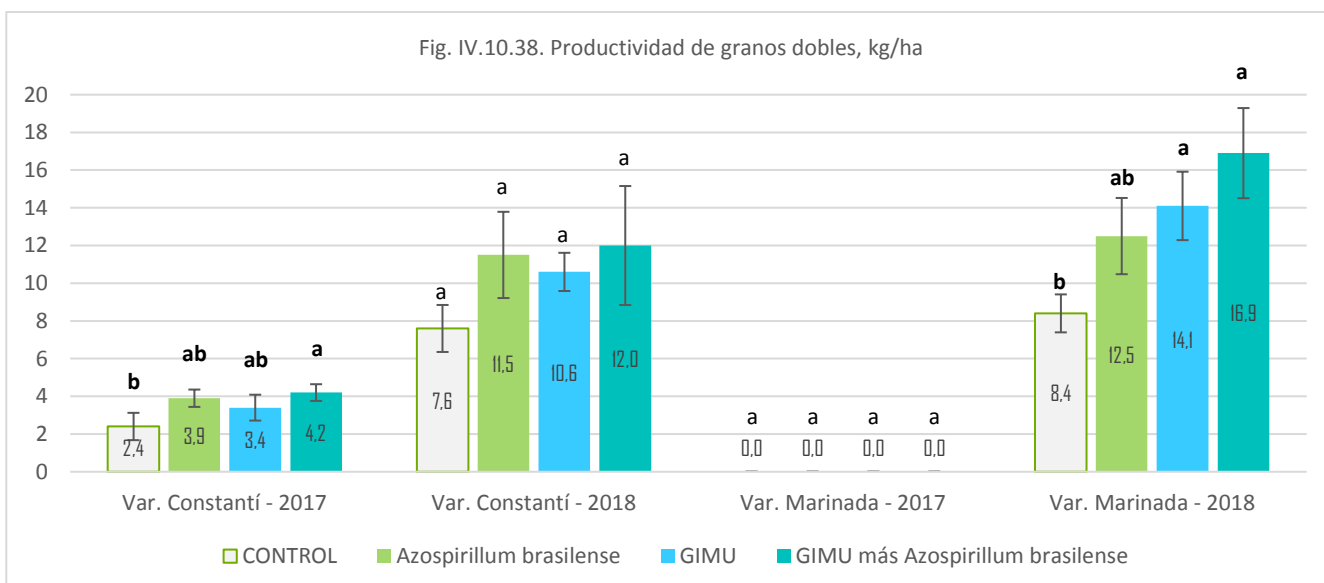
En la variedad Marinada en 2017 estas dos variantes (*Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo) no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU más *Azospirillum brasilense*). En 2018 *Azospirillum brasilense* solo

causó mayor productividad de granos de 1^{ra} categoría que en CONTROL y menor que en GIMU más *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.11, Fig. IV.10.37). La variante de GIMU solo fue por encima de CONTROL y estadísticamente no diferente de la mejor variante.

Estos datos nos dan indicios que la aplicación conjunta de GIMU más *Azospirillum brasilense* podría tener efecto sinérgico sobre la producción de granos de 1^{ra} categoría de almendros en 1 ha independientemente de la variedad y año. Las aplicaciones de NITROCODE AZ solo y GIMU solo también tienen un efecto estimulante en la productividad de granos de 1^{ra} categoría.



La **productividad de granos dobles** por 1ha en la variedad Constantí en 2017 (Fig. IV.10.38, Tab. IV.10.11) fue la menor en la variante CONTROL, seguida por GIMU, *Azospirillum brasilense*, GIMU más *Azospirillum brasilense*. En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes. En la variedad Marinada en 2017 no se detectaron los granos dobles. En 2018 la productividad de granos dobles por 1ha en la variedad Constantí en 2017 fue la menor en la variante CONTROL, y la mayor en las variantes GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense*. *Azospirillum brasilense* no demostró diferencia significativa con otras variantes.



El **valor de granos de 1^{ra} categoría** por 1ha fue el mayor en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense* y el menor en la variante de CONTROL para las dos variedades en dos años de cosecha (Tab. IV.10.12, Fig. IV.10.39).

En la variedad Constantí en 2017 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo también han superado CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*). En 2018 las variantes de

Azospirillum brasilense solo y GIMU solo demostraron mayor valor de granos de 1^{ra} categoría frente a CONTROL y menor frente a GIMU más *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.12, Fig. IV.10.39).

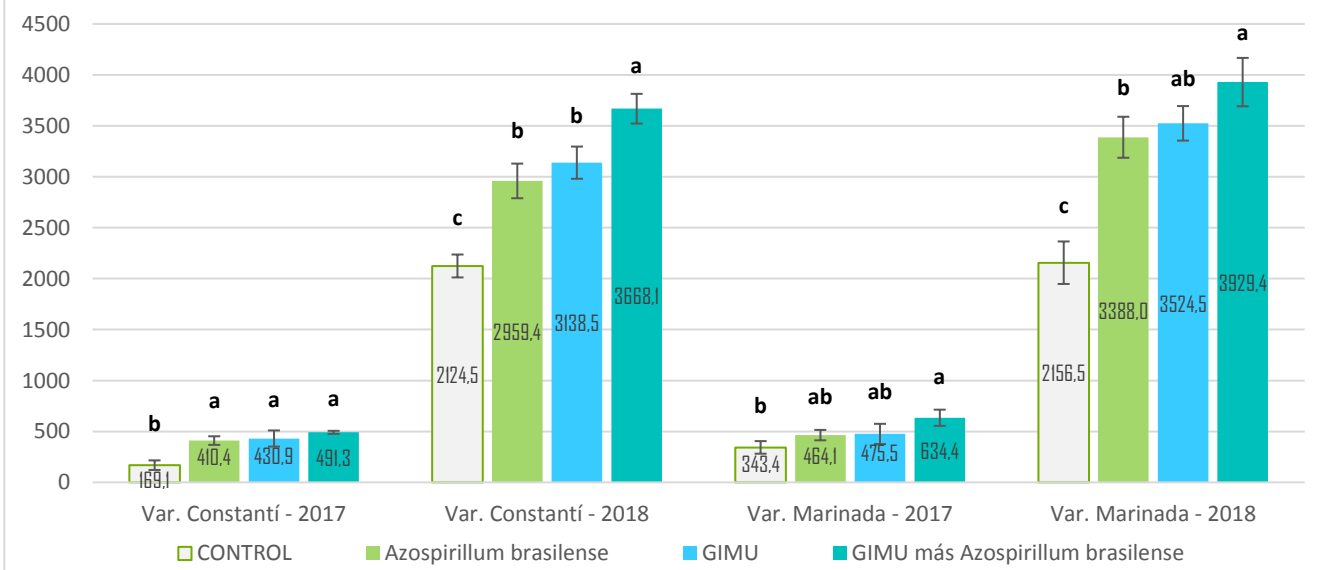
En la variedad Marinada en 2017 estas dos variantes (*Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo) no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU y *Azospirillum brasilense*). En 2018 *Azospirillum brasilense* solo causó mayor valor de granos de 1^{ra} categoría que en CONTROL y menor que en GIMU más *Azospirillum brasilense* (Tab. IV.10.12, Fig. IV.10.39). La variante de GIMU solo fue por encima de CONTROL y estadísticamente no diferente de la mejor variante.

Estos datos nos dan indicios que la aplicación conjunta de GIMU más *Azospirillum brasilense* podría tener efecto sinérgico sobre el valor de granos de 1^{ra} categoría de almendros en 1 ha independientemente de la variedad y año. Las aplicaciones de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo también tiene un efecto positivo en el valor de granos de 1^{ra} categoría.

Tab. IV.10.12. Valor de granos de almendros ecológicos

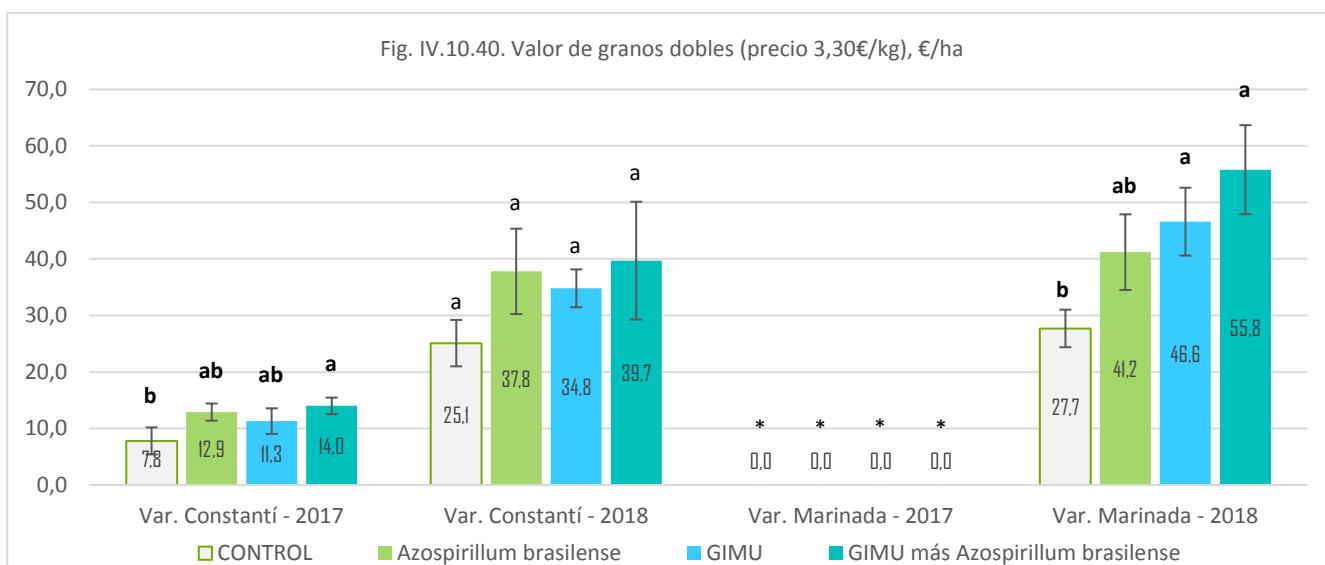
Parámetro	Valor de granos de 1 ^{ra} categoría por 1ha (precio 6,50€/kg), €/ha				Valor de granos dobles (precio 3,30€/kg), €/ha				Valor total de granos, €/ha				
	Variedad	Constantí		Marinada		Constantí		Marinada		Constantí		Marinada	
		2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018
Variantes													
Año													
CONTROL	169,1	2124,5	343,4	2156,5	7,8	25,1	0	27,7	177,0	2149,6	343,4	2184,2	
<i>Azospirillum brasilense</i>	410,4	2959,4	464,1	3388	12,9	37,8	0	41,2	423,3	2997,2	464,1	3429,2	
GIMU	430,9	3138,5	475,5	3524,5	11,3	34,8	0	46,6	442,2	3173,3	475,5	3571,1	
GIMU más Az.br.	491,3	3668,1	634,4	3929,4	14,0	39,7	0	55,8	505,3	3707,8	634,4	3985,2	
Diferencia A-C	241,3	834,9	120,7	1231,4	5,1	12,7	0	13,6	246,3	847,5	120,7	1245	
Diferencia G-C	261,8	1014	132,1	1368	3,5	9,7	0	18,9	265,3	1023,7	132,1	1386,9	
Diferencia X-C	322,2	1543,6	291	1772,9	6,2	14,6	0	28,1	328,3	1558,2	291	1801	
Diferencia A/C, %	142,64	39,3	35,14	57,1	64,55	50,53	0	49,01	139,18	39,43	35,14	57	
Diferencia G/C, %	154,77	47,73	38,48	63,44	44,65	38,61	0	68,31	149,9	47,62	38,48	63,5	
Diferencia X/C, %	190,47	72,66	84,74	82,21	78,93	58,02	0	101,68	185,54	72,49	84,74	82,46	
Variente	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	Fisher LSD	
CONTROL	b	c	b	c	b	a	nc	b	b	c	b	c	
<i>Azospirillum brasilense</i>	a	b	ab	b	ab	a	nc	ab	a	b	ab	b	
GIMU	a	b	ab	ab	ab	a	nc	a	a	b	ab	ab	
GIMU más Az. brasilense	a	a	a	a	a	a	nc	a	a	a	a	a	
Variente	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	SE Mean	
CONTROL	46,993	112,41	61,879	208,62	2,3902	4,1068	0	3,3232	49,329	114,92	61,879	211,57	
<i>Azospirillum brasilense</i>	42,077	170,07	51,128	201,27	1,5169	7,5582	0	6,6946	43,364	168,1	51,128	205,79	
GIMU	79,098	157,95	99,284	169,41	2,2654	3,3549	0	6,0046	81,242	160,2	99,284	172,57	
GIMU más Az. brasilense	14,942	145,86	79,535	237,58	1,4626	10,427	0	7,8755	13,82	149,49	79,535	240,25	
Valor P	0,0009	<0,00005	0,0395	<0,00005	0,1661	0,4769	nc	0,0110	0,0010	<0,00005	0,0395	<0,00005	

Fig. IV.10.39. Valor de granos de 1^{ra} categoría por 1ha, €/ha



El valor de granos dobles por 1ha en la variedad Constantí en 2017 (Fig. IV.10.40, Tab. IV.10.12) fue el menor en la variante CONTROL, seguido por GIMU, *Azospirillum brasilense*, GIMU más *Azospirillum brasilense*. En 2018 no hubo diferencias significativas entre variantes. En la variedad Marinada en 2017 no se detectaron los granos dobles. En 2018

el valor de granos dobles por 1ha en la variedad Constantí en 2017 fue el menor en la variante CONTROL, y el mayor en las variantes GIMU solo y GIMU más *Azospirillum brasilense*. *Azospirillum brasilense* no demostró diferencia significativa con otras variantes.

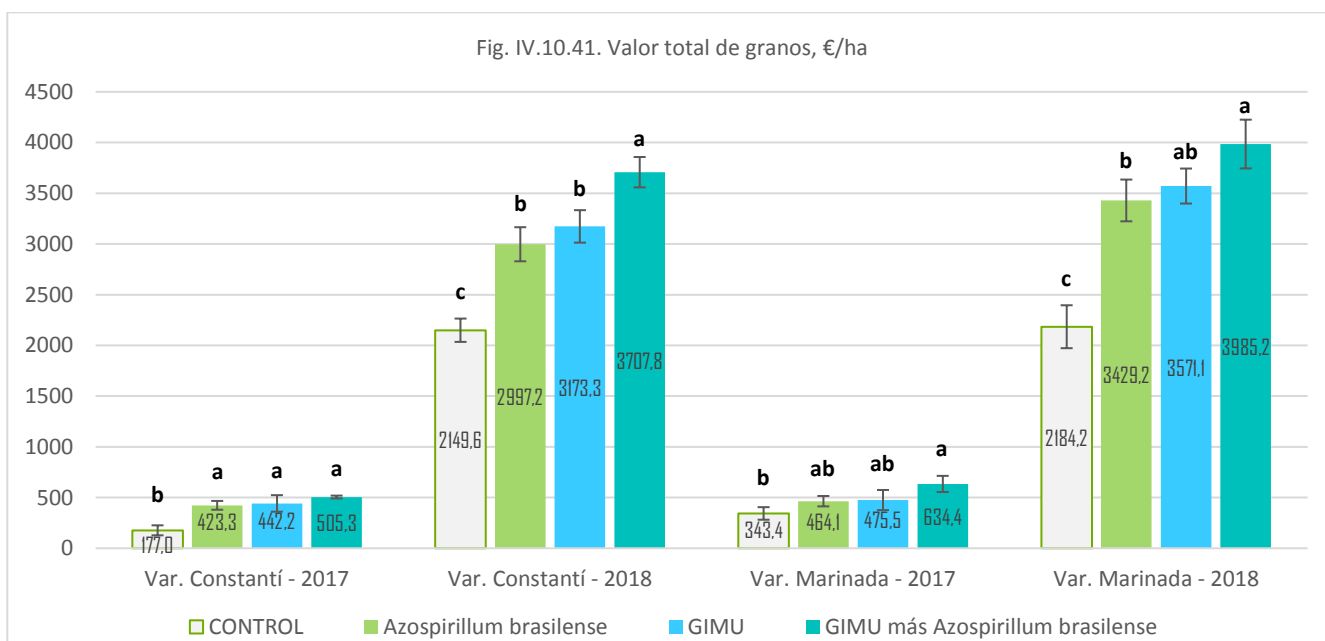


El valor total de granos por 1ha fue el mayor en la variante de GIMU y *Azospirillum brasilense* y el menor en la variante de CONTROL para las dos variedades en dos años de cosecha (Fig. IV.10.41, Tab. IV.10.12).

En la variedad Constantí en 2017 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo también han superado CONTROL (sin diferencias significativas con la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*). En 2018 las variantes de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo demostraron mayor valor total de granos frente a CONTROL y menor frente a GIMU más *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.10.41, Tab. IV.10.12).

En la variedad Marinada en 2017 estas dos variantes (*Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo) no tenían diferencias significativas ni con CONTROL ni con GIMU más *Azospirillum brasilense*. En 2018 *Azospirillum brasilense* solo causó mayor valor total de granos que en CONTROL y menor que en GIMU más *Azospirillum brasilense* (Fig. IV.10.41). La variante de GIMU solo fue por encima de CONTROL y estadísticamente no diferente de la mejor variante.

Estos datos nos dan indicios que la aplicación conjunta de GIMU y *Azospirillum brasilense* podría tener efecto sinérgico sobre el valor total de granos de almendros en 1 ha independientemente de la variedad y año. Las aplicaciones de *Azospirillum brasilense* solo y GIMU solo también tiene un efecto positivo en el valor total de granos.



A pesar de tener **gastos adicionales** en las aplicaciones de productos GIMU y/o *Azospirillum brasilense* los **beneficios brutos adicionales** (en comparación con CONTROL) fueron mucho mayores variando desde 1094 hasta 2092€/ha (Tab. IV.10.13, Fig. IV.10.42). Esto permitió obtener altos **beneficios netos adicionales** (desde 639 hasta 1297

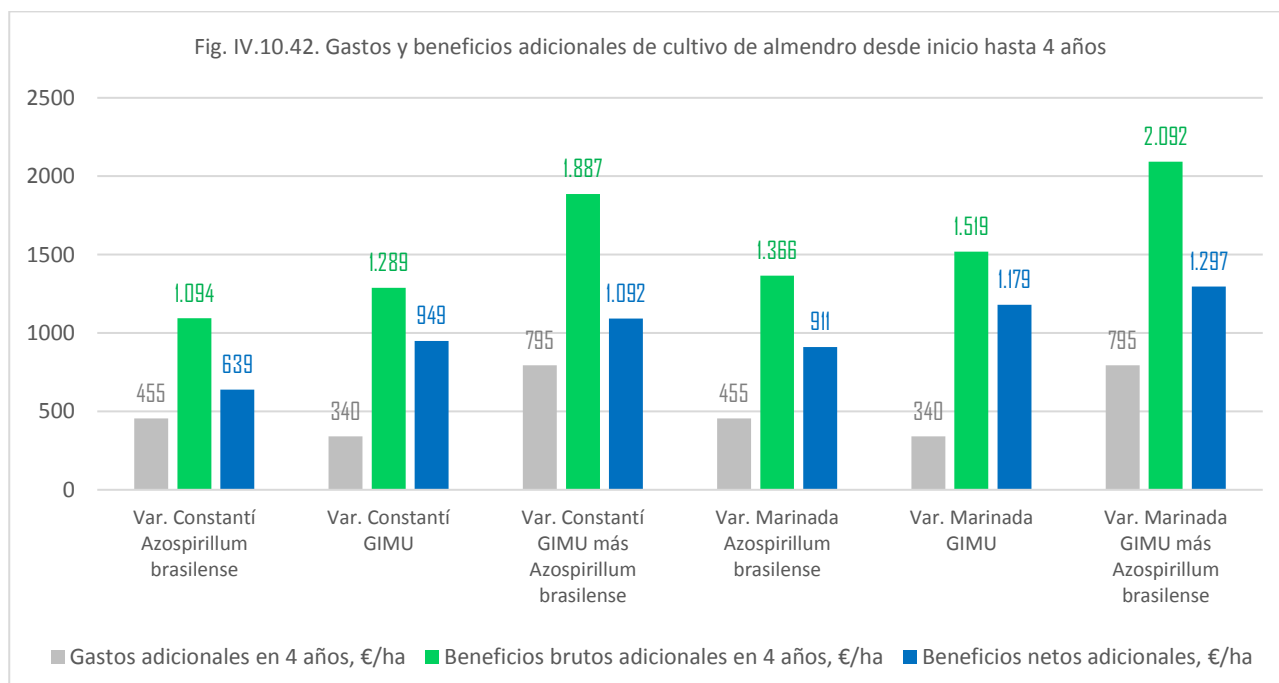
€/ha adicionalmente). En las dos variedades las tendencias fueron similares – los menores beneficios brutos y netos adicionales fueron en la variante de *Azospirillum brasilense* solo seguido por GIMU solo y con mayores valores en la variante de GIMU más *Azospirillum brasilense*. La variedad Marinada es algo más rentable que la variedad Constantí en todas variantes con productos GIMU y/o *Azospirillum brasilense*.

Estos datos demuestran que para mayores beneficios habrá que aplicar los dos inóculos (GIMU y *Azospirillum brasilense*) en el cultivo de almendro ecológico. Las aplicaciones de GIMU solo o *Azospirillum brasilense* también son rentables.

Tab. IV.10.13. Gastos y beneficios adicionales de cultivo de almendro desde inicio hasta 4 años.

Variedad - VARIANTE	Gastos adicionales en 4 años, €/ha	Beneficios brutos adicionales en 4 años, €/ha	Beneficios netos adicionales, €/ha
Constantí - <i>Azospirillum brasilense</i>	455	1.094	639
Constantí - GIMU	340	1.289	949
Constantí - GIMU más <i>Az.br.</i>	795	1.887	1.092
Marinada - <i>Azospirillum brasilense</i>	455	1.366	911
Marinada - GIMU	340	1.519	1.179
Marinada - GIMU más <i>Az.br.</i>	795	2.092	1.297

Fig. IV.10.42. Gastos y beneficios adicionales de cultivo de almendro desde inicio hasta 4 años



IV.I.IV. CEREZO

Ensayo 11. Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo var. Lapins, 2018, producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU sobre la productividad y calidad de cerezas de la variedad Lapins.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en 2018 el municipio Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, provincia de Cáceres, España en un suelo ácido (pH 5,6), textura franca, típico de la zona, con las concentraciones de N total – 852 mg/kg, P disponible – 7 mg/kg, K soluble – 184 mg/kg. El cultivo convencional de cerezo var. Lapins, patrón franco *Prunus avium*, tenía el marco de plantación 5x5m (400 árboles/ha), edad de 11 años (plantado en 2007), riego por goteo.

El ensayo constó de dos variantes: CONTROL y GIMU (Tab. IV.11.1)

Tabla IV.1.1. Variantes del ensayo 1: GIMU en cultivo de cerezo var Lapins, 2018, producción convencional

Variante	Descripción
CONTROL	Manejo habitual del cultivo convencional de cerezo con riego por goteo.
GIMU	Igual que CONTROL más GIMU, 1L/ha, aplicado el día 28/03/2018 por drench a lado de goteros. En dos semanas posteriores de la aplicación de GIMU no se aplicaron abonos ni fungicidas para permitir el establecimiento de los hongos micorrícicos arbusculares <i>Rhizophagus irregularis</i> en las raíces de cerezo.

La unidad experimental consistía en 1 árbol, cada variante consistía en 5 repeticiones distribuidos en bloques al azar. Se realizó el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Los parámetros medidos en el ensayo fueron los siguientes: Grado de micorrización, %; Peso de frutas por árbol, kg; Cantidad de cerezas por árbol, unidades; Concentración de sólidos solubles en jugo de frutas, °Brix; Peso de una cereza por calibres (30, 28, 26, 24) y media total, g; Proporción de cerezas por calibres, % de cantidad en una muestra; Calibre medio de cerezas, mm; Productividad de cerezos por calibres (30, 28, 26, 24) y total, kg/ha; Valor de cosecha por calibres (30, 28, 26, 24) y total, €/ha; Coste de producción de cerezas, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad de cultivo, %.

Resultados del ensayo 11

En este ensayo el grado de micorrización no tuvo diferencia significativa entre las variantes (Tab. IV.11.2, Fig. IV.11.2) alcanzando 27% de volumen de córtex ocupado por estructuras micorrícicas arbusculares. El aspecto de las plantas micorrizadas está representado en la Fig. IV.11.1.

Tab. IV.11.2. Micorrización, calibres, cantidad de cerezas por árbol y peso medio de cerezas por árbol

Variante	Micorrización, %	Distribución por calibres, % de cantidad				Calibre medio, mm	Grados Brix	Cantidad de cerezas por árbol	Peso de cerezas por árbol, kg
		Cal.30	Cal.28	Cal.26	Cal.24				
CONTROL	27,2	22,0	45,2	19,0	13,8	27,5	17,3	2.039	20,322
GIMU	26,5	37,0	45,0	9,2	8,8	28,2	17,9	2.222	24,136
Diferencia absoluta G-C	-0,6*	15,0	-0,2	-9,8	-5,0	0,7	0,5*	183	3,814
Diferencia relativa G/C, %	-2,35	68,18	-0,44	-51,58	-36,23	2,53	3,12	8,96	18,77
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL	a	b	a	a	a	b	a	a	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL	8,6086	7,3959	2,7092	5,1284	4,3405	0,4079	0,6256	291,4	2,3233
GIMU	9,2891	5,1478	2	1,5937	1,772	0,2006	0,587	303,96	3,3901
Valor P	0,9475	0,0078	0,9665	0,051	0,1338	0,0317	0,3761	0,175	0,033

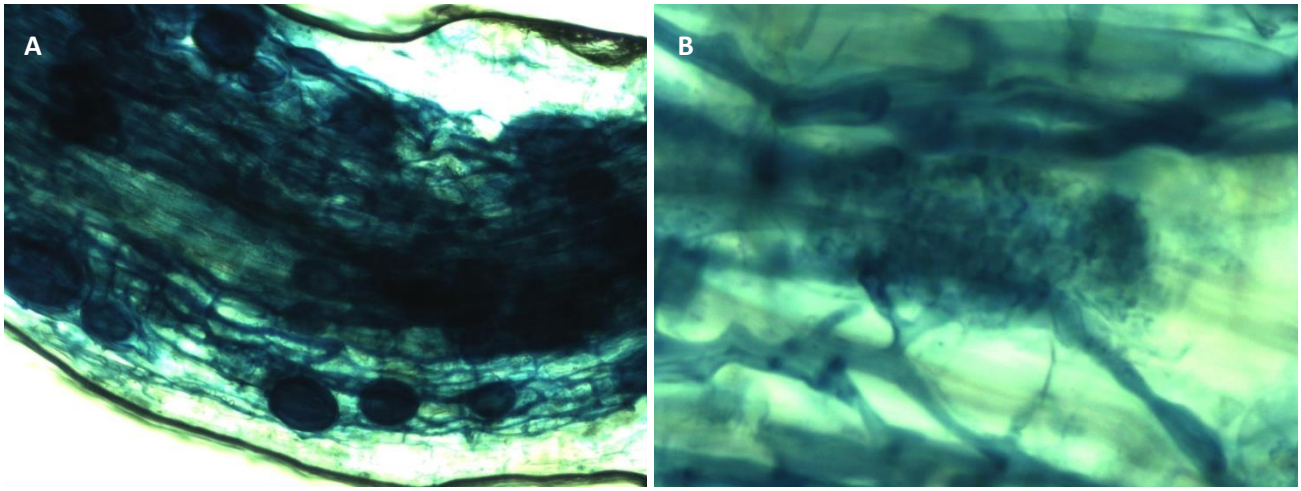
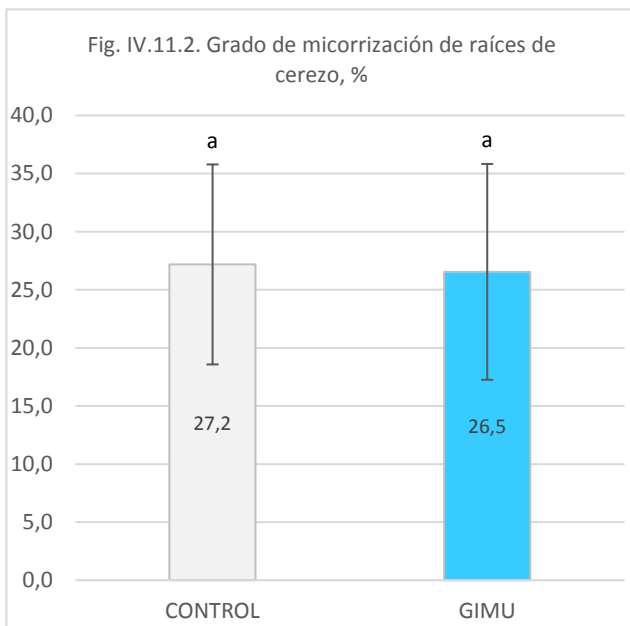


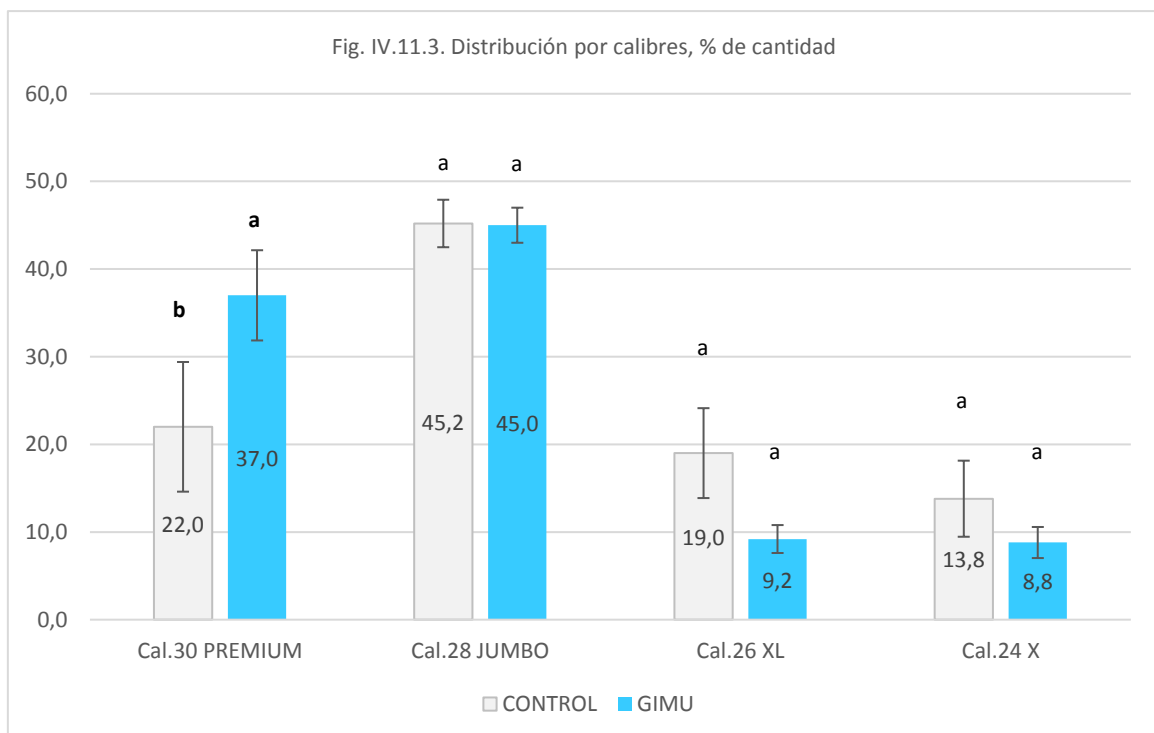
Fig. IV.11.1. Aspecto de raíces de cerezo tratado con GIMU con hifas, esporas y vesículas (A, 400X) y con hifas y un arbusculos (B, 400X), fecha de toma de las muestras – 4/5/2018.



Los cerezos tratados con GIMU han producido mayor proporción por cantidad del mayor calibre (30 – Premium) de frutas que los cerezos de CONTROL (Fig. IV.11.3, Tab. IV.11.2) superándolo en 68%. En otros calibre (28, 26 y 24 mm) no hubo diferencia significativa entre las variantes) aunque se ve la tendencia en calibres menores (26 y 24) de producir menor proporción de cerezas en la variantes con GIMU.

El calibre medio de las cerezas fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.11.4, IV.11.6). Las frutas de cerezos tratados con GIMU visiblemente tenían la coloración más oscura (Fig. IV.11.6) aunque las mediciones de color no fueron realizadas.

No hubo diferencia significativa entre las variantes para la variable de la concentración de sólidos solubles en jugo de frutas (Fig. IV.11.5) aunque la variante de GIMU superaba a CONTROL en 0,5°Brix o en 3%.



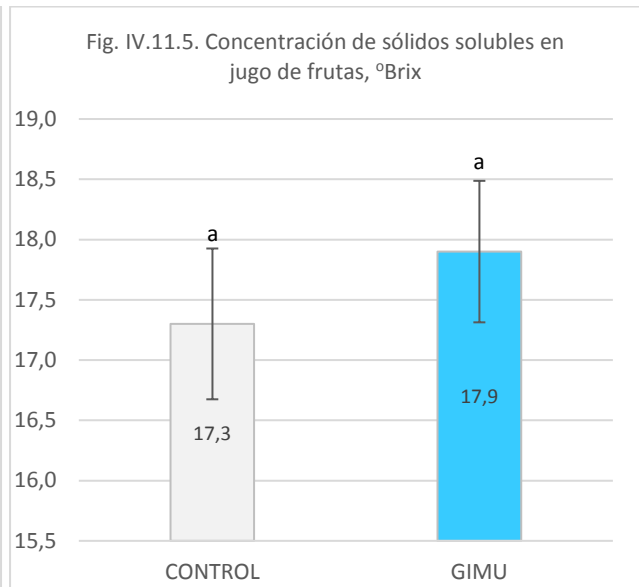
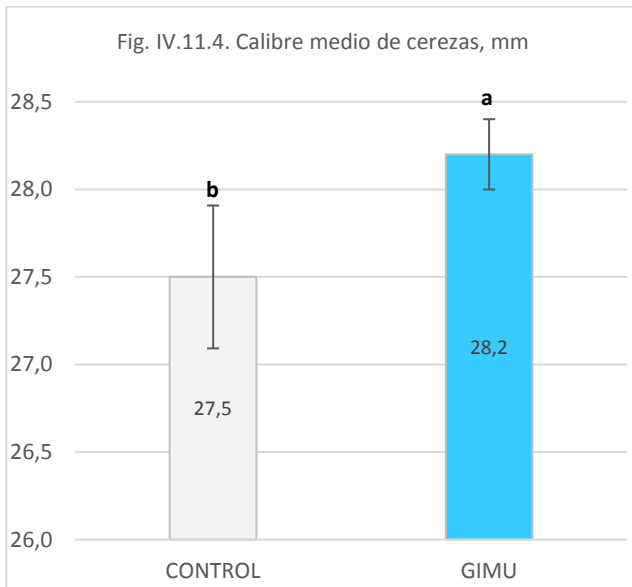
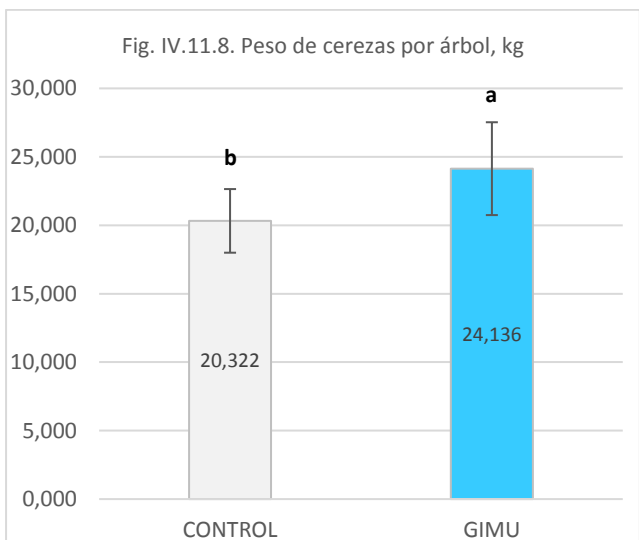
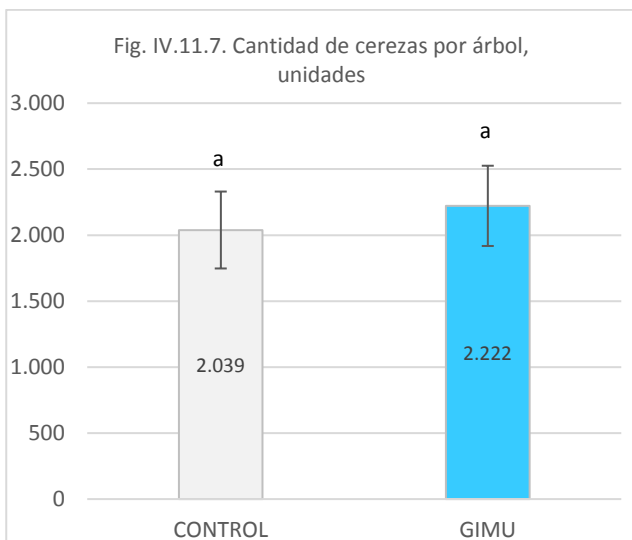


Fig. IV.11.6. Aspecto de las cerezas recolectadas. Color más oscuro y mayor calibre medio en la variante de GIMU.



No hubo diferencia significativa entre las variantes para la variable de la cantidad de frutas por árbol (Fig. IV.11.7, Tab. IV.11.2) aunque la variante de GIMU superaba a CONTROL en 183 cerezas/árbol o en 9%.

El peso de cerezas por árbol en la variante con GIMU fue 19% mayor (+ 3,814 kg/árbol) que en CONTROL (Fig. IV.11.8, Tab. IV.11.2).

Los cerezos tratados con GIMU han producido mayor proporción (por peso) del mayor calibre (30 – Premium) de frutas que los cerezos de CONTROL (Fig. IV.11.9, Tab. IV.11.3) superándolo en 66%. En otros calibre (28, 26 y 24) no hubo diferencia significativa entre las variantes) aunque se ve la tendencia en estos calibres menores de producir menor proporción de cerezas en la variantes con GIMU.

Tab. IV.11.3. Proporción de cerezas por peso y peso medio de una cereza, g

Variante	Proporción de cerezas por peso, %				Peso medio de una cereza, g				
	Cal.30	Cal.28	Cal.26	Cal.24	Cal.30	Cal.28	Cal.26	Cal.24	Media de todos cal.
CONTROL	25,16	48,22	17,57	9,05	12,00	10,61	8,86	6,58	9,99
GIMU	41,80	44,34	7,92	5,94	12,34	10,65	9,21	7,30	10,84
Diferencia absoluta G-C	16,64	-3,87	-9,65	-3,12	0,34	0,03	0,35	0,72	0,85
Diferencia relativa G/C, %	66,15	-8,03	-54,92	-34,44	2,83	0,30	3,98	10,96	8,55
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL	b	a	a	a	b	a	a	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL	8,1209	2,4772	5,1582	2,7792	0,2016	0,1626	0,2011	0,4042	0,5503
GIMU	5,1622	2,5901	1,4946	1,2069	0,1687	0,1706	0,0984	0,2163	0,2839
Valor P	0,0093	0,3092	0,0586	0,1277	0,0299	0,5851	0,104	0,0457	0,0387

Fig. IV.11.9. Proporción de cerezas por peso distribuida por calibres, %

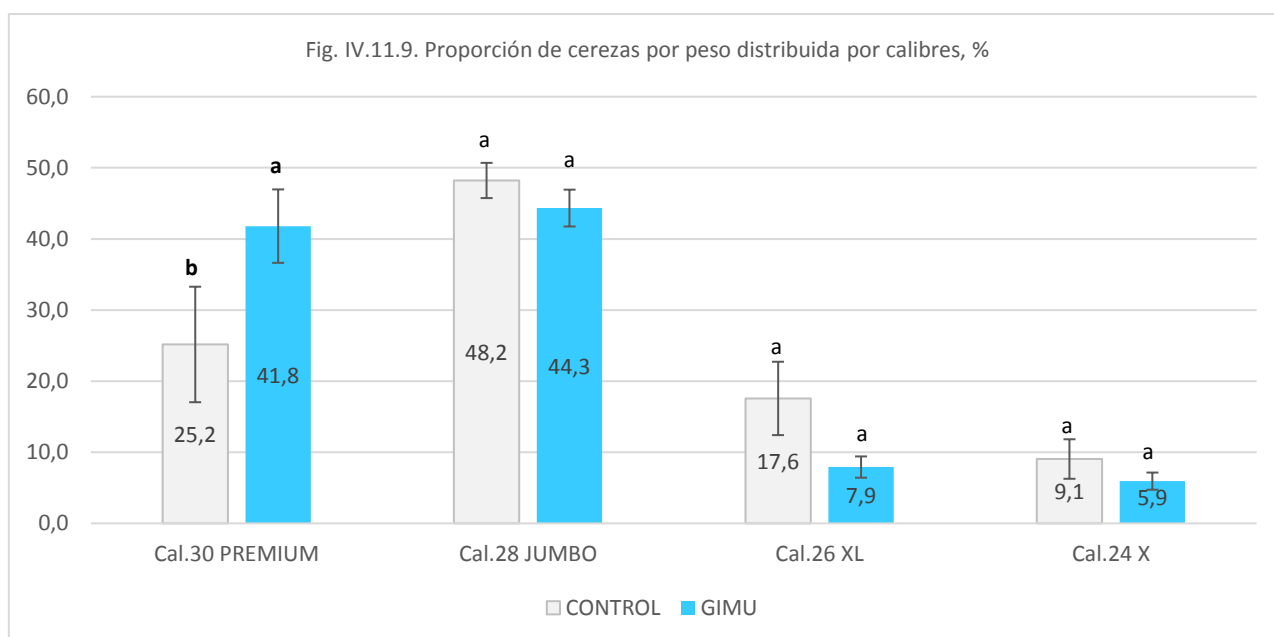
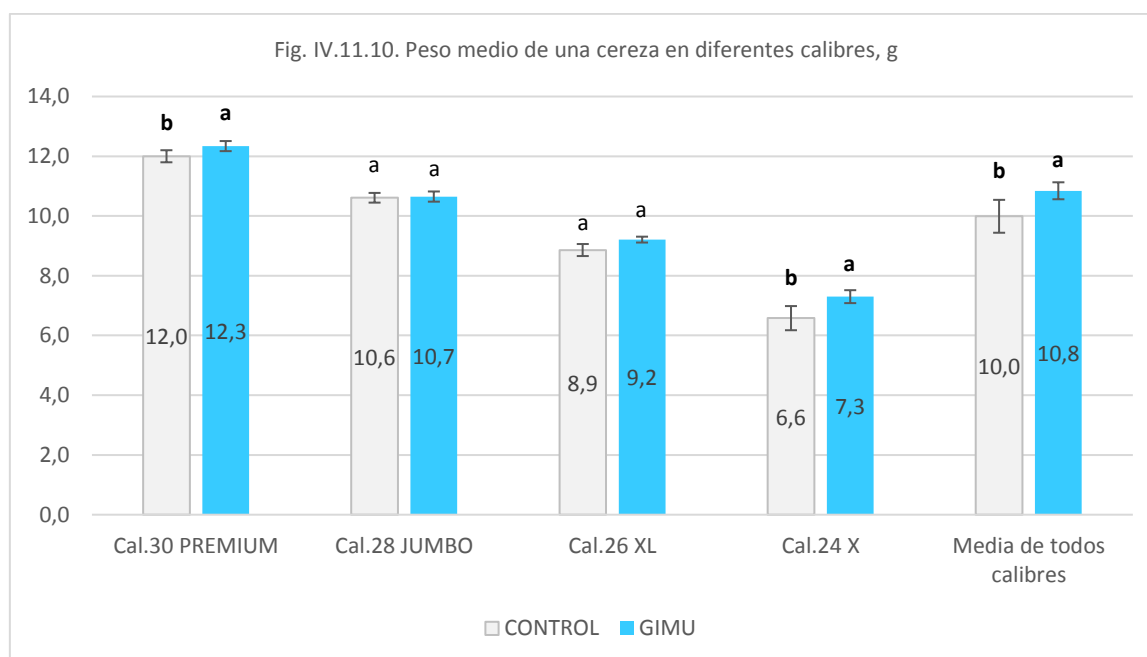


Fig. IV.11.10. Peso medio de una cereza en diferentes calibres, g



El peso medio de una cereza fue mayor en la variante con GIMU para calibres 30 y 24 (Fig. IV.11.10, Tab. IV.11.3) y también para la media de todos calibres. En los calibres 28 y 26 no hubo la diferencia estadísticamente significativa para peso medio de una cereza entre las variantes.

En general vemos que GIMU es capaz de aumentar el peso medio de las frutas (parámetro de calidad) llegando a superar el CONTROL en 9% (+0,85 g para media de todos calibres).

La productividad de cerezas fue mayor en la variante con GIMU para calibre 30 (Tab. IV.11.4, Fig. IV.11.11), no hubo diferencias significativas para calibres 28, 26 y 24. La productividad total de cerezas aumentó en 1.526 kg/ha en la variante con GIMU (+19%) frente a CONTROL (Fig. IV.11.11, IV.11.12, Tab. IV.11.3). El aumento de la productividad total en la variante con GIMU es debido en mayor parte al aumento de la productividad del mayor calibre (30 – Premium).

Tab. IV.11.4. Productividad y valor de cerezas por calibres y total

Variante	Productividad por 1ha por calibres, kg/ha					Valor de cosecha, €/ha				
	Cal.30	Cal.28	Cal.26	Cal.24	Total	Cal.30	Cal.28	Cal.26	Cal.24	Total
CONTROL	2.242	3.860	1.326	700	8.129	3.588	3.706	955	280	8.528
GIMU	4.160	4.217	722	555	9.654	6.656	4.048	520	222	11.446
Diferencia absoluta G-C	1.918	357	-604	-145	1.526	3.068	343	-435	-58	2.918
Diferencia relativa G/C, %	85,51	9,25	-45,54	-20,69	18,77	85,51	9,25	-45,54	-20,69	34,21

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL	b	a	a	a	b	b	a	a	a	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL	854,09	349,84	368,75	215,5	929,31	1366,5	335,84	265,44	86,112	1435,7
GIMU	911,39	534,18	128,57	123,81	1356,1	1458,4	512,81	92,52	49,519	1809

Valor P	0,0029	0,4013	0,0743	0,243	0,033	0,0029	0,4013	0,0742	0,2417	0,0105
---------	--------	--------	--------	-------	-------	--------	--------	--------	--------	--------

Fig. IV.11.11. Productividad de cerezas por calibres y total, kg/ha

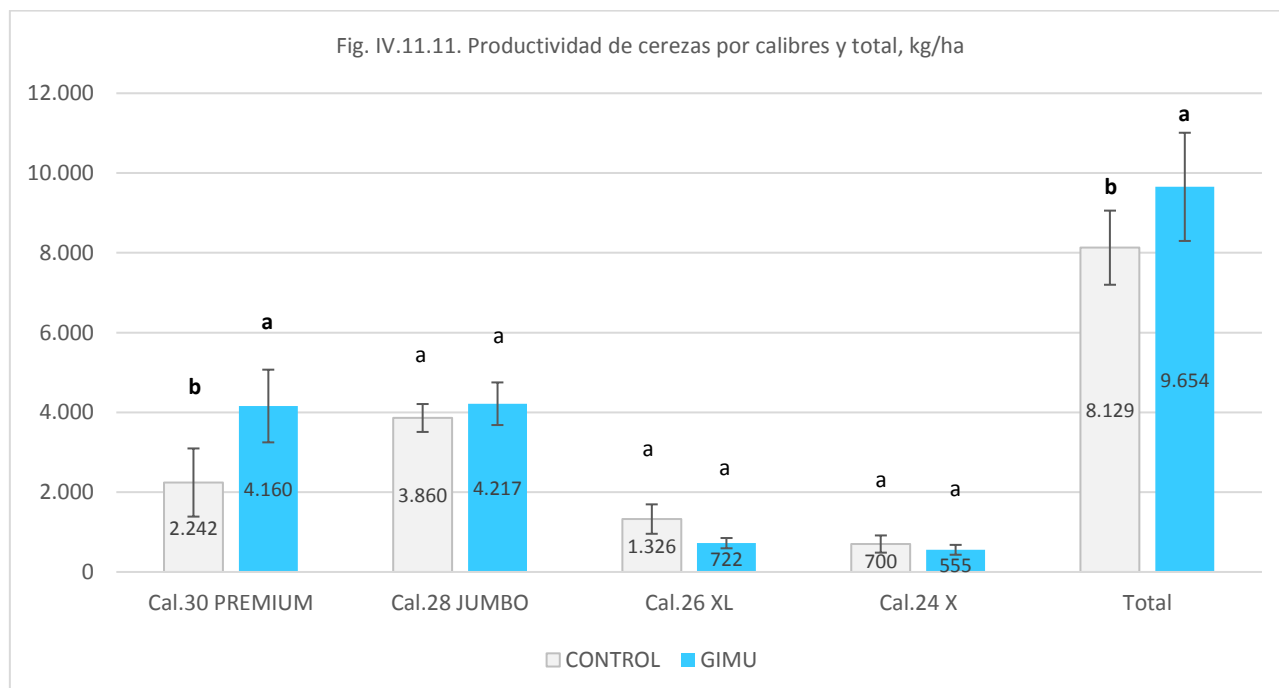
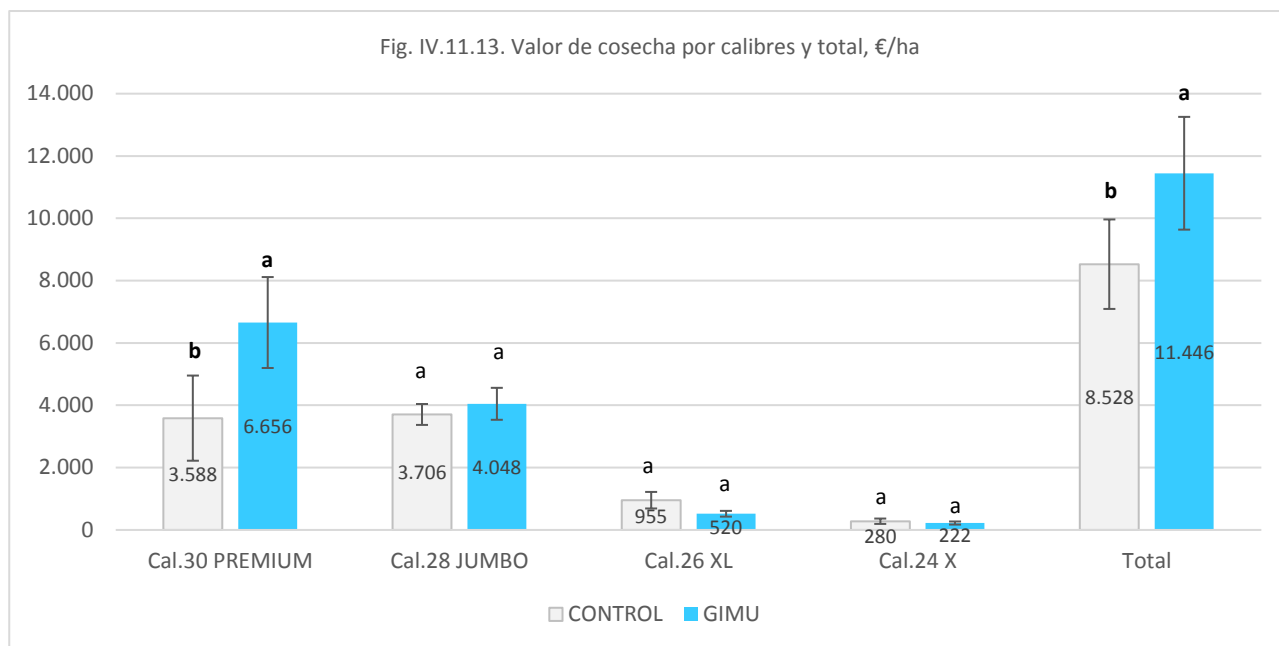


Fig. IV.11.12. Aspecto de las cerezas cosechadas de la variante con GIMU y de CONTROL (5 árboles recolectados en cada variante).

El valor de cosecha (las ventas de cerezas) fue mayor en la variante con GIMU para calibre 30 (Fig. IV.11.13, Tab. IV.11.4), no hubo diferencias significativas para los calibres 28, 26 y 24. El valor total de cerezas aumentó en 2.918 €/ha en la variante con GIMU (+34%) frente a CONTROL (Fig. IV.11.13, Tab. IV.11.4). El aumento del valor total de cosecha en la variante con GIMU es debido en mayor parte al aumento del valor del mayor calibre (30 – Premium).

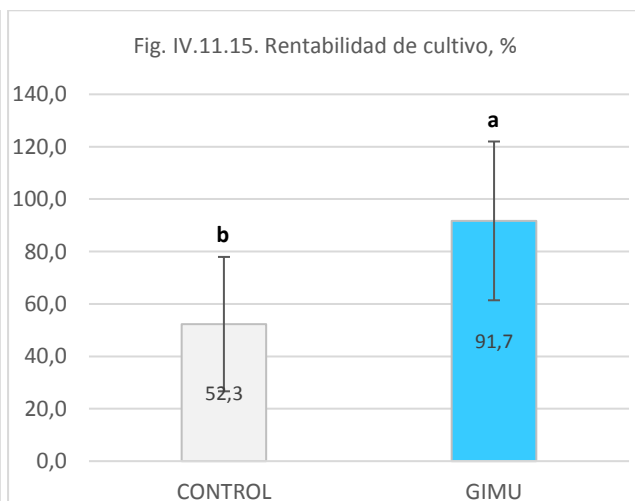
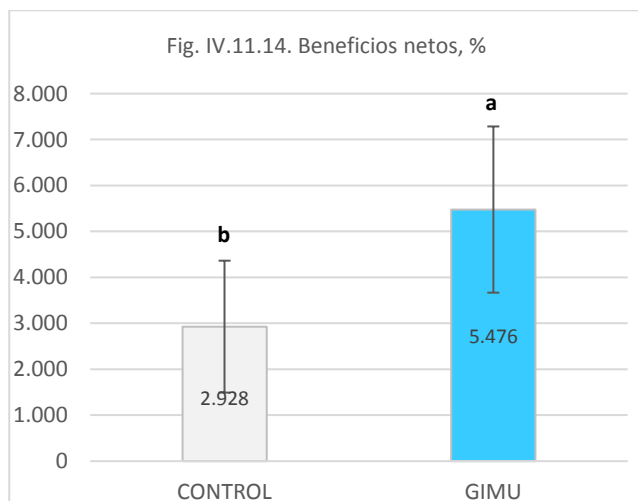


Los beneficios netos del cultivo de cerezas fueron mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.11.14, Tab. IV.11.5) superando a CONTROL en 2.548 €/ha (+87%). La rentabilidad de cultivo de cerezas fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.11.15, Tab. IV.11.5), superando a CONTROL en 75%.

Tab. IV.11.5. Gastos de producción, beneficios netos y rentabilidad de cultivo de cerezas var. Lapins

Variante	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	5.600	2.928	52,3
GIMU	5.970	5.476	91,7
Diferencia absoluta G-C	370	2548	39,4
Diferencia relativa G/C, %	6,61	87,00	75,41
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$			
CONTROL	nc*	b	b
GIMU	nc	a	a
Error estándar de media (SE Mean)			
CONTROL	nc	1435,7	25,64
GIMU	nc	1809	30,302
Valor P	nc	0,0166	0,0179

*nc – no calculado



Ensayo 12. Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo (4 diferentes localizaciones, 2015-2018), producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU sobre la productividad, la calidad y la rentabilidad de cerezas basándose en datos de 4 diferentes pruebas en diferentes localizaciones y años (2015-2018).

Materiales y métodos

En este ensayo se realizaron varias pruebas en el cultivo de cerezo con riego por goteo en diferentes lugares de España en los años 2015, 2017 y 2018. En cada prueba el tratamiento de CONTROL (un manejo habitual del cultivo de cerezo en la zona) fue enfrentado a una variante con aplicación de GIMU (1L/ha, lo demás era igual que en CONTROL) (Tab. IV.12.1), en total fueron realizadas 4 pruebas consideradas cada una como una repetición.

Tab. IV.12.1. Datos sobre las condiciones de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba / Repetición	Variedad	Edad, años	Marco de plantación	Densidad de plantación, árb./ha	Momento de aplicación	Superficie tratada, ha	Tamaño de muestra por variante	Lugar	Año de ensayo	Fecha de recolección
1	Frisko	7	5x3m	667	en brotación (marzo de 2017)	1	3 árb.	Jumilla, Murcia	2017	25 de mayo de 2017
2	Lapins	4	5x2m	1000	en brotación (marzo de 2015)	2	2 ha	Zaragoza	2015	6-10 junio de 2015
3	Prime Giant	7	5x2m	1000	en brotación (marzo de 2015)	2,5	2,5 ha	Ricla, Zaragoza	2015	6-10 junio de 2015
4	Lapins	11	5x5m	400	en brotación (marzo de 2018)	5 árb	5 árb	Valle del Jerte, Cáceres	2018	4 de julio de 2018

En cada prueba se evaluaron los siguientes parámetros: Grado de micorrización, %; Calibre medio de cerezas, mm; Concentración de sólidos solubles en jugo de frutas, °Brix; Productividad total de cerezas, kg/ha; Valor de cosecha, €/ha; Gastos de cultivo, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad de cultivo, %.

Los resultados de las pruebas (Tab. IV.12.2) han sido tratados estadísticamente obteniendo la media entre 4 pruebas y realizando el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo "III. Materiales y métodos generales".

Tab. IV.12.2. Resultados de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba / Repetición	Variante	Micorrización, %	Calibre medio, mm	Grados Brix	Productividad, kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de cultivo, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1	CONTROL	52,1	25,91	14,2	18.959	28.439	7.000	21.439	306,3
1	GIMU	81,5	27,48	17,17	20.910	31.365	7.430	23.935	322,1
2	CONTROL	43,5	27,4	16,1	9.280	13.920	5.750	8.170	142,1
2	GIMU	47,2	29,1	17,5	10.130	15.195	6.040	9.155	151,6
3	CONTROL	42,5	31,5	16,2	11.920	17.880	6.100	11.780	193,1
3	GIMU	61,6	33,7	17,8	13.870	20.805	6.530	14.275	218,6
4	CONTROL	27,18	27,5	17,32	8.129	8.528	5.600	2.928	52,3
4	GIMU	26,54	28,2	17,86	9.654	11.446	5.970	5.476	91,7

Resultados del ensayo 12

En este ensayo no hubo diferencia significativa entre las variantes para la variable del grado de micorrización de raíces (Fig. IV.12.1) aunque la media de la variante de GIMU superó a CONTROL en 31% (Tab. IV.12.3). Diferentes estructuras micorrícicas arbusculares dentro y fuera de las raíces de cerezo fueron observadas en las muestras analizadas (Fig. IV.12.3 y IV.12.4).

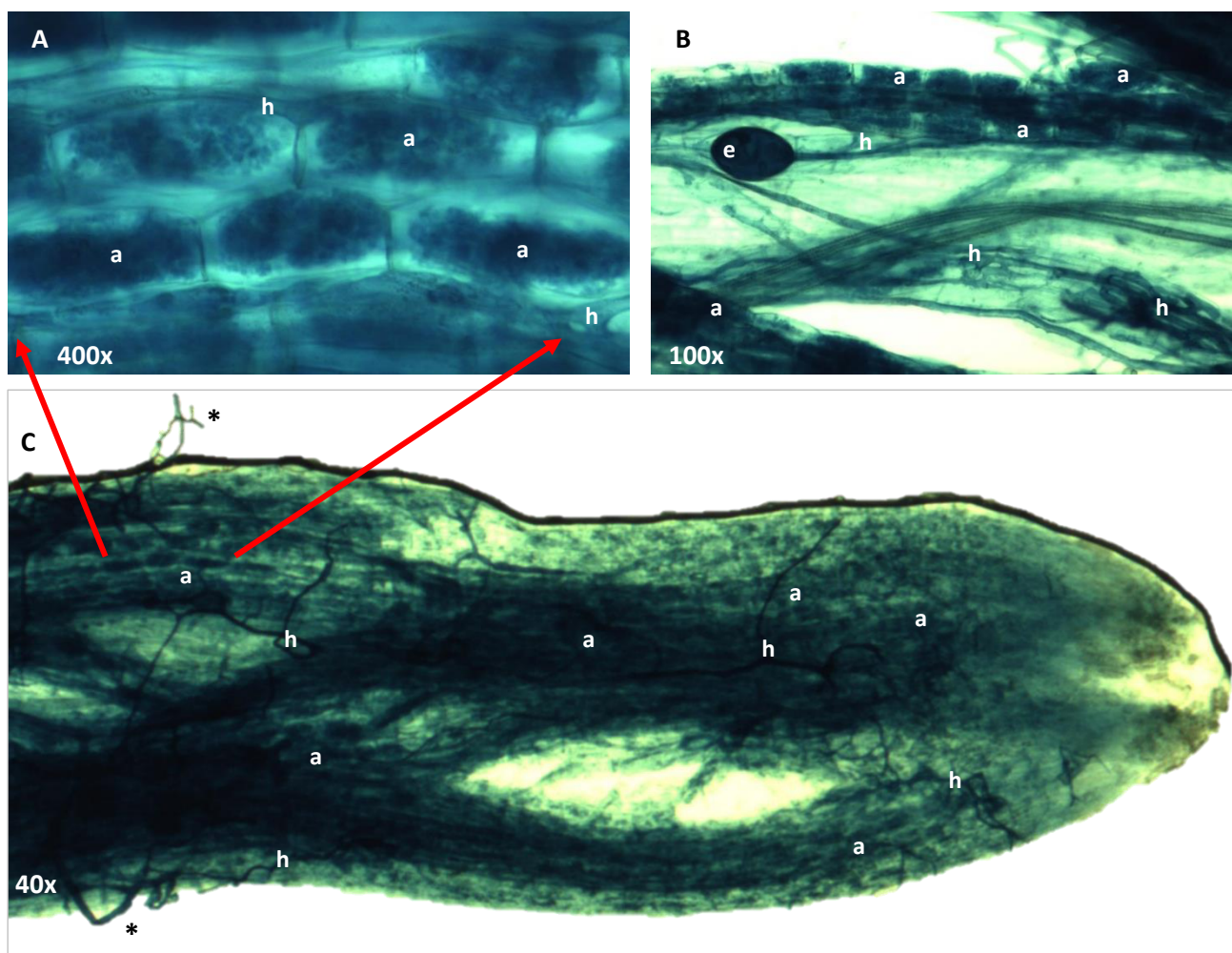
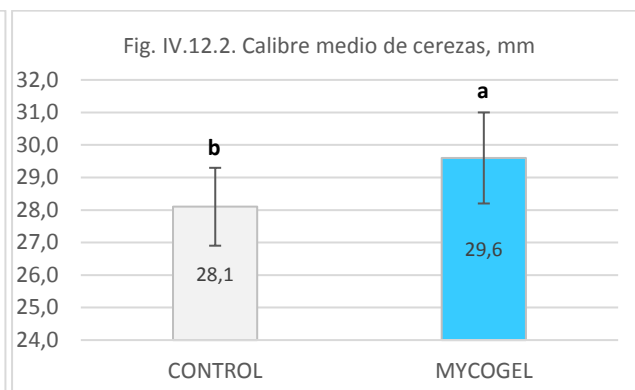
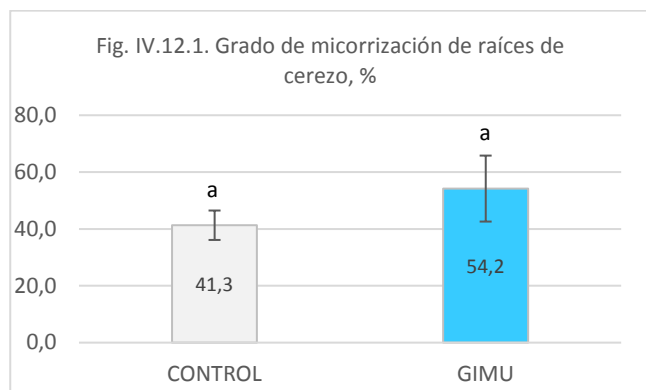
Las cerezas de los árboles tratados con GIMU tenían mayor calibre medio en comparación con CONTROL (Fig. IV.12.2, IV.12.5) superándolo en 1,5 mm (5% más, Tab. IV.12.3).

La concentración de sólidos solubles (azúcares) en el jugo de las frutas fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.12.6) superando a CONTROL en 1,6°Brix o en 10% (Tab. IV.12.3).

La productividad de cerezas aumentó en la variante con GIMU en 1.569 kg/ha (Fig. IV.12.7, IV.12.8) superando a CONTROL en 13% (Tab. IV.12.3).

Tab. IV.12.3. Resumen de los resultados del ensayo

Variante	Micorrización, %	Calibre medio, mm	Grados Brix	Productividad, kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de cultivo, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	41,3	28,1	16,0	12.072	17.192	6.113	11.079	173,4
GIMU	54,2	29,6	17,6	13.641	19.703	6.493	13.210	196,0
Diferencia absoluta G-C	12,9	1,5	1,6	1.569	2.511	380	2.131	22,6
Diferencia relativa G/C, %	31,20	5,49	10,20	13,00	14,61	6,22	19,24	13,02
Fisher LSD, $\alpha=0,05$	Fisher LSD							
CONTROL	a	b	b	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media	SE Mean							
CONTROL	5,1779	1,1974	0,6471	2428,9	4210,5	313,83	3902,2	52,99
GIMU	11,606	1,3998	0,1584	2599,9	4337	336,41	4004,3	49,381
Valor P	0,1612	0,0159	0,048	0,0091	0,0089	0,0014	0,0114	0,0405



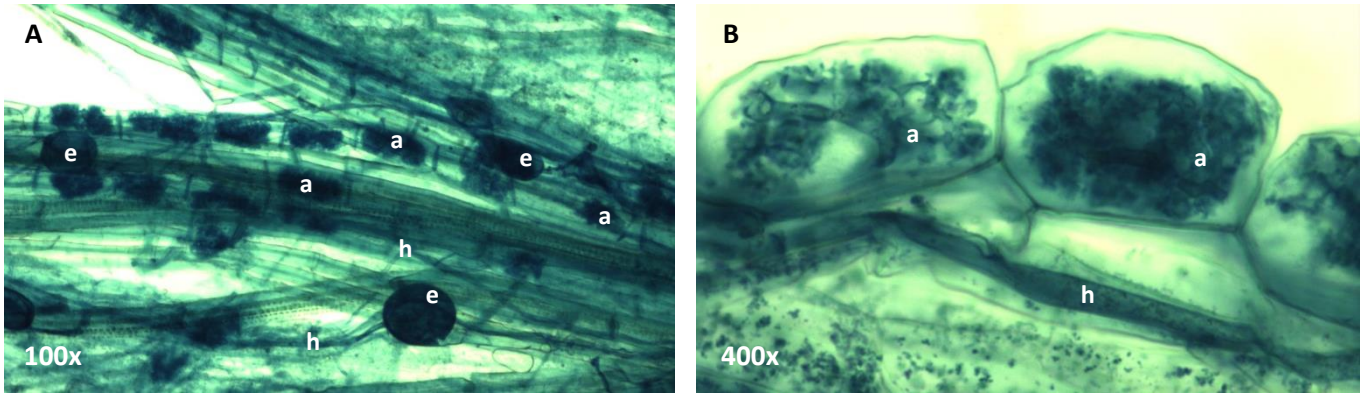


Fig. IV.12.4. Aspecto de raíces micorrizadas del cerezo de la variedad Frisco tratado con GIMU (2017). Se ven arbuscúlos (a), hifas (h) y esporas (e) a 100 aumentos (A) y arbuscúlos y esporas a 400 aumentos (B).



Fig. IV.12.5. Aspecto de los tamaños de cerezas de la variedad Frisco (2017) en dos variantes de ensayo: CONTROL y GIMU.

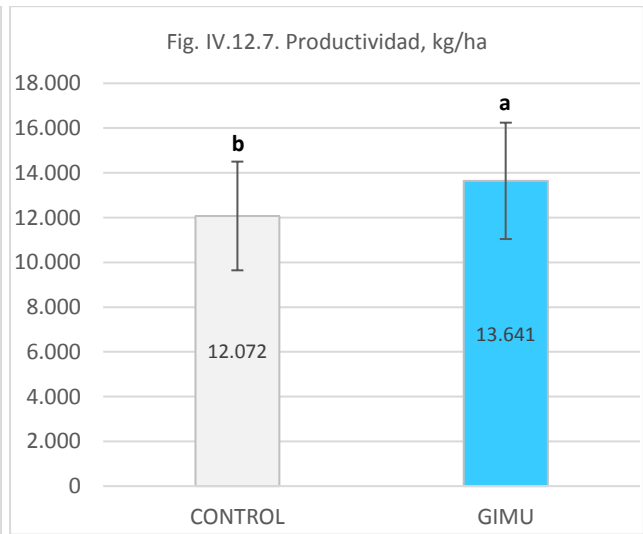
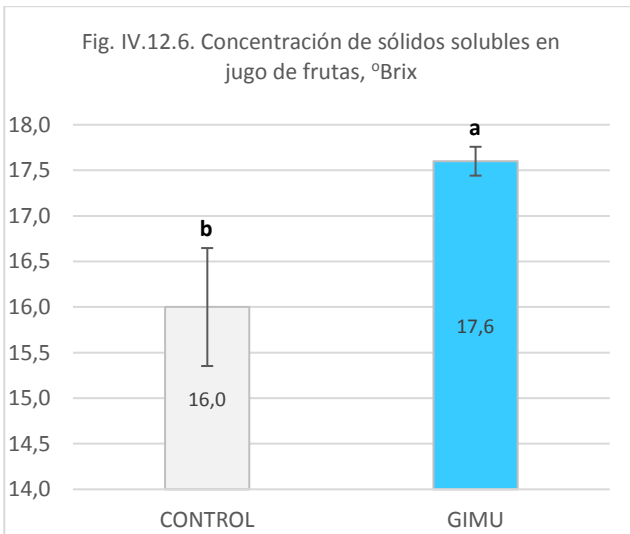
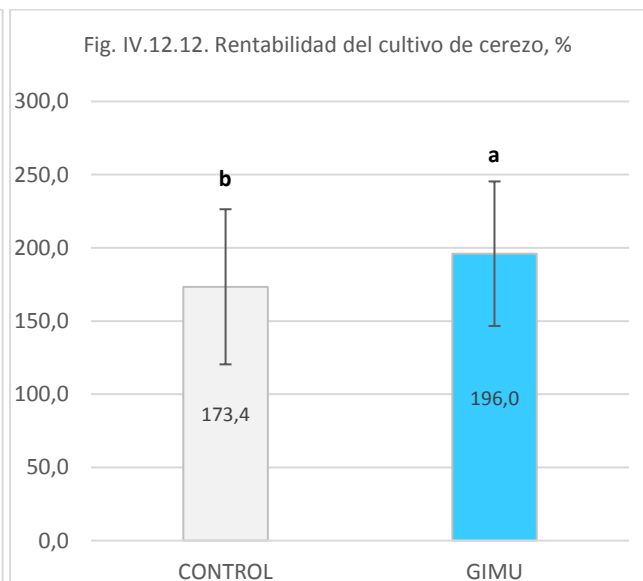
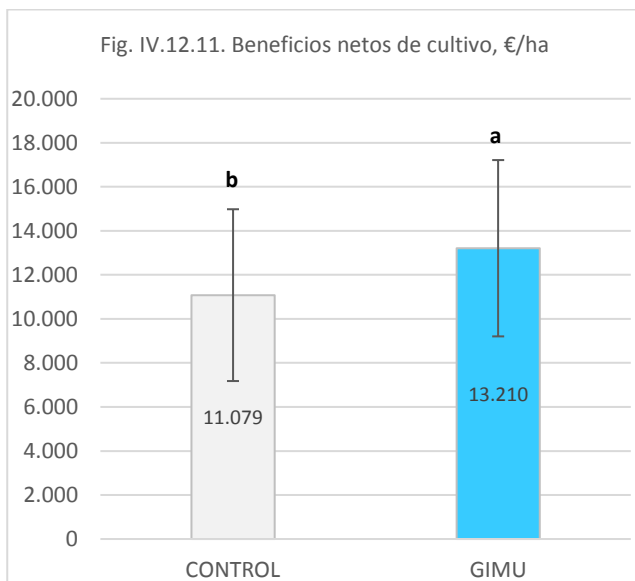
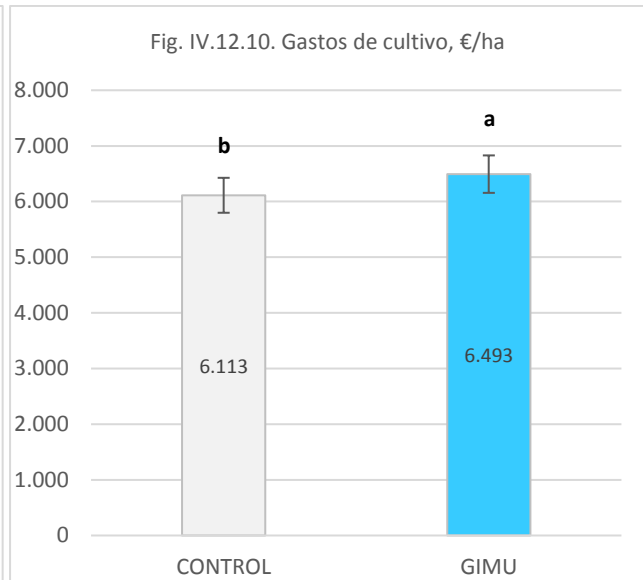
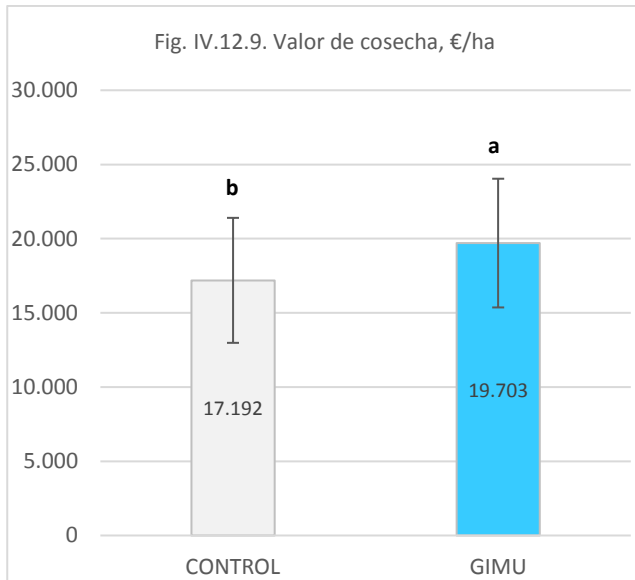


Fig. IV.12.8. Aspecto de cerezas de la variedad Frisco recolectadas de tres árboles (2017).

El valor de la cosecha de cerezas aumentó en la variante con GIMU en 2.511 €/ha (Fig. IV.12.9) superando a CONTROL en 15% (Tab. IV.12.3).

Los gastos anuales del cultivo fueron mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.12.10) superando a CONTROL en 380€/ha o en 6% (Tab. IV.12.3).

Los beneficios netos aumentaron 2.131 €/ha en la variante con GIMU (Fig. IV.12.11) superando a CONTROL en 19% (Tab. IV.12.3). La rentabilidad de cultivo de cerezas fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.12.12), superando a CONTROL en 13% (Tab. IV.12.3).



IV.II. CULTIVOS HORTÍCLAS

IV.II.I. TOMATE

Ensayo 13. Efecto del GIMU en el cultivo de tomates pera de variedad Caniles (2014-2015), producción integrada

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia del tratamiento con GIMU sobre el vigor del cultivo, productividad, calidad de frutos y beneficios económicos de tomates pera de variedad Caniles.

Interés del ensayo

El tomate es la hortaliza más cultivada en el mundo y la de mayor valor económico. La superficie de tomate cultivada en el mundo es de casi 4 millones de hectáreas con una producción de 152 millones de toneladas. El principal productor mundial es China con 46,87 millones de t y España ocupa el octavo lugar con 4,31 millones de t (Datos FAOSTAT, 2010).

En 2010 se cultivaron en España 59.267 ha que produjeron 4.312.709 t; en Andalucía la superficie cultivada fue de 19.584 ha con una producción de 1.523.369 t, de las que 9.939 ha y 858.521 t corresponden a invernaderos de la provincia de Almería (Datos de MAGRAMA 2011). El consumo medio mundial es de 10 kg por habitante y año; de 13,6 kg en la UE y de 13,32 kg en España.

Por lo tanto, España es uno de los líderes mundiales de la producción de tomates. El cultivo de tomates sostenible, estable y de buena calidad es los que buscan tanto agricultores como consumidores. El producto microbiológico de GIMU en base a los hongos micorrícicos arbusculares *Rhizophagus irregularis* (MYCOGEL®) puede aportar mucho en la aportación de estas tres cualidades del cultivo de tomate.

Hemos buscado una demostración práctica de los beneficios de GIMU para el cultivo de tomate.

Revisión de los antecedentes

La nutrición vegetal es considerada como el factor más importante que determina el desarrollo óptimo de los cultivos, en especial los de hortalizas, los cuales prefieren suelos con alta fertilidad.

Con el fin de incrementar la disponibilidad de nutrientes para los cultivos de hortalizas optimizando el de fertilizantes de origen químico y orgánico, se han desarrollado estrategias que involucran interacciones biológicas de beneficio para el sistema planta-suelo.

Una de dichas estrategias consiste en el empleo de un grupo de microorganismos llamado “micorrizas,” los cuales contribuyen a la absorción de nutrientes necesarios en las plantas y son parte importante del complejo orgánico del suelo.

La función principal de los hongos micorrícicos es facilitar a la planta la absorción de agua, fósforo (P) y nitrógeno (N), además de mejorar las propiedades físicoquímicas del suelo y la formación de agregados por medio de la adhesión de partículas debida a una proteína exudada por el micelio llamada glomalina, además mejora la estructura y estabilidad, aumentan la capacidad de retención de agua y reduce la erosión del suelo (Finlay 2008). Además, también influyen de manera directa o indirecta en la absorción de otros iones minerales como el potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe) y manganeso (Mn), promoviendo el crecimiento de las plantas, especialmente en aquellos suelos donde estos nutrientes son escasos (Koltai & Kapulnik, 2010). Provocan una mayor tolerancia al déficit hídrico, así como la protección de las raíces contra patógenos a través de diversos mecanismos de acción, entre los que se encuentran: micoparasitismo, lisis enzimática, antibiosis y la competencia por espacio o nutrientes (Finlay 2008).

Existen numerosos reportes sobre los beneficios de micorrizas para el cultivo de tomate, algunos de ellos están representados en la bibliografía de este informe. Diferentes especies de hongos micorrícicos arbusculares ayudan al mejor crecimiento de tomates.

Algunos reportes señalan que la inoculación de hongos micorrícicos en tomate aumenta el estado nutricional, el tamaño de fruto y permite un mayor rendimiento (Desgan et al. 2008; Oseni et al. 2010). Sin embargo, el efecto en ambientes protegidos depende de la cepa del HMA, de la especie de planta cultivada y de las condiciones de crecimiento (Corkidi et al. 2004).

Dado que la cepa micorrícica presente en GIMU, *Rhizophagus irregulares*, es específica en su productividad y el formato del producto como gel es único en el mundo, resultó interesante realizar ensayo en cultivo de tomate con

GIMU. Además, en nuestro ensayo hemos seguido el comportamiento de micorrizas desde inicio de cultivo hasta su final y en condiciones de campo – condiciones de producción industrial en un invernadero agrícola en la zona de Poniente almeriense en el sur de España.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en 2014-2015 en un invernadero tipo raspa y amagado en el municipio de Vícar, provincia de Almería, España, con un cultivo integrado de los tomates pera de variedad Caniles. El marco de plantación fue 1,34m x 0,50m (15.000 plantas/ha). Las superficie del invernadero del ensayo es 7.400 m² con 2 sectores de riego por goteo: uno con GIMU (MYCOGEL®) - 4150 m², y otro – CONTROL – 3250 m². Fecha de trasplante de tomates – 19 de agosto de 2014 (Fig. IV.13.2). El suelo de ensayo fue franco-arcillo-arenoso (arena 48%, limo 19 %, arcilla 33%), pH 8,1, conductividad eléctrica a 20°C – 848 µS/cm, materia orgánica – 0,62%; N total – 1971 mg/kg; P disponible – 48,1 mg/kg; K – 538 mg/kg. Dos años antes del ensayo ha sido realizada la desinfección del terreno por medio de la solarización con la aplicación de Metam Sodio. En junio-julio de 2014 ha sido realizada la desinfección de suelo con un nematicida 1,3-dicloropropeno. Los cultivos precedentes en los últimos años han sido los tomates. Antes de la plantación el plástico ha sido tratado con cal (“blanqueo”) para reducir la intensidad de la luz solar y la temperatura.

El ensayo tuvo dos variantes: CONTROL y GIMU, 1L/ha (Fig. IV.13.1).

Tab. IV.13.1. Variantes de ensayo 13:

Variante	Modo de aplicación	Fechas de aplicación
1) CONTROL (testigo)	Abono NPK en primeras dos semanas (12-36-12, 10 kg/ha en cada riego, 5 riegos en total). Luego se realizó el manejo del cultivo y fertilización típicos de la zona para tomate de pera de producción integrada.	-----
2) GIMU	1 L/ha en riego por goteo, sin abonado con fósforo ni tratamientos con fungicidas al suelo en dos semanas después de la aplicación. Luego se realizó el manejo y abonado igual que en CONTROL.	20/8/2014 (1 día después de la plantación)

La unidad experimental consistía en 3 plantas de tomates en las cuales se realizaron las mediciones de vigor y 32 recolecciones de frutos desde 3 de noviembre de 2014 hasta 2 de mayo de 2015 (Fig. IV.13.1). En total hubo 6 repeticiones de 2 variantes, resultados de las cuales se analizaron estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.



Fig. IV.13.1. Vista aérea de la parcela con las variantes de tratamiento señalados.

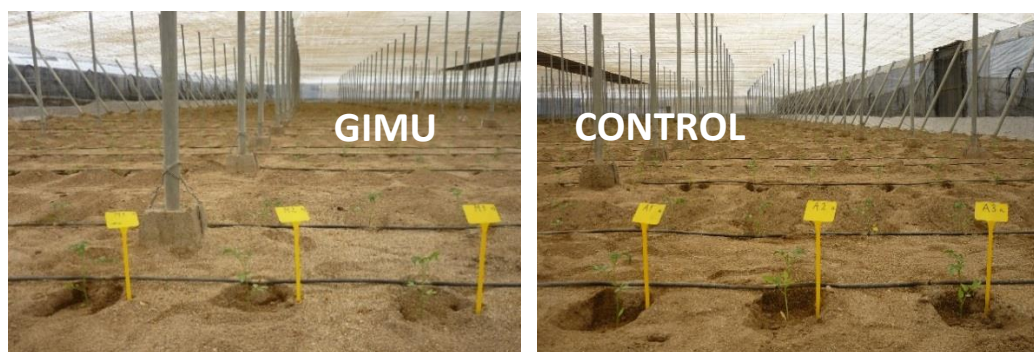


Fig. IV.13.2. Aspecto de las plantas tratadas con GIMU y de CONTROL al inicio del ensayo.

Las fechas de recolección (desde 3 de noviembre de 2014 hasta 2 de mayo de 2015 – 32 recolecciones en total) fueron las siguientes: en 2014 – 3/11, 11/11, 17/11 (Fig. IV.13.3), 24/11, 1/12, 4/12, 10/12, 15/12, 20/12, 27/12; en

2015 – 2/01, 9/01, 15/01, 21/01, 27/01, 2/02, 7/02, 16/02, 20/02, 27/02, 4/03, 10/03, 17/03, 23/03, 29/03, 4/04, 9/04, 14/04, 18/04, 22/04, 25/04, 2/05).



Fig. IV.13.3. Aspecto de la parcela de ensayo el día 17 de noviembre de 2014 (90 DDT – días después de trasplante).

En final de ensayo, día 2 de mayo, 256 días después de trasplante (DDT), se procedió recolectar todos los frutos presentes en las plantas de muestreo debido a que el agricultor avisó que pronto iba a terminar las recolecciones y arrancar las plantas. Realmente agricultor realizó varias recolecciones más. Este día (256 DDT) se midió el calibre y el peso de todos los frutos (aunque estuvieron verdes) – los frutos que por el calibre correspondían a los calibres comerciales o de destrío por encima de 20 mm de diámetro – han sido anotados en el cálculo general de la productividad. Los frutos verdes con diámetro por debajo de 20 mm han sido anotados como “frutos en fase de engorde”.

Todos parámetros han sido medidos en 6 repeticiones excepto el de grado de micorrización de raíces medido en 3 repeticiones. Debajo se presenta la lista de los parámetros evaluados.

Parámetros de vigor de las plantas de tomate pera var. Caniles 90 días después de trasplante (17/11/2014): Longitud de tallo, cm; Ramilletes con frutos y flores unidades/planta; Longitud de tallo por un ramillete, cm; Flores activas, unidades/planta; Frutos recién cuajados, unidades/planta; Frutos en fase de engorde, unidades/planta; Frutos comerciales recolectados, unidades/planta; Todos flores y frutos, unidades/planta; Flores y frutos por un ramillete, unidades.

Parámetros de vigor de las plantas de tomate pera var. Caniles 256 días después de trasplante (2/5/2015): Longitud de tallo, cm; Ramilletes con frutos y flores, unidades/planta; Longitud de tallo por un ramillete, cm; Frutos en fase de engorde, unidades/planta; Frutos comerciales recolectados, unidades/planta; Frutos de destrío recolectados, unidades/planta; Todas flores y frutos, unidades/planta; Frutos comerciables por un ramillete, unidades; Frutos de destrío por un ramillete, unidades; Todos frutos por un ramillete, unidades; Cantidad de frutos de calibre M por 1 planta, unidades/planta; Cantidad de frutos de calibre MM por 1 planta, unidades/planta; Cantidad de frutos de calibre MMM por 1 planta, unidades/planta; Cantidad de frutos de destrío por 1 planta, unidades/planta; Peso de frutos de calibre M por 1 planta, g; Peso de frutos de calibre MM por 1 planta, g; Peso de frutos de calibre MMM por 1 planta, g; Peso de frutos de destrío por 1 planta, g; Producción de frutos de calibre M según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha; Producción de frutos de calibre MM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha; Producción de frutos de calibre MMM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha; Producción de frutos comerciales según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha; Proporción por peso de calibre M, %; Proporción por peso de calibre MM, %; Proporción por peso de calibre MMM, %; Proporción por peso de destríos, %; Peso medio de un fruto de calibre M, g; Peso medio de un fruto de calibre MM, g; Peso medio de un fruto de calibre MMM, g; Peso medio de un fruto de destrío, g; Grado de micorrización, %; Productividad total, kg/ha; Productividad de frutos comerciables, kg/ha; Producción de calibre M, kg/ha; Producción de calibre MM, kg/ha; Producción de calibre MMM, kg/ha; Valor de cosecha de calibre M, €/ha; Valor de cosecha de calibre MM, €/ha; Valor de cosecha de calibre MMM, €/ha; Valor de cosecha total, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad de cultivo, %.

Resultados del ensayo

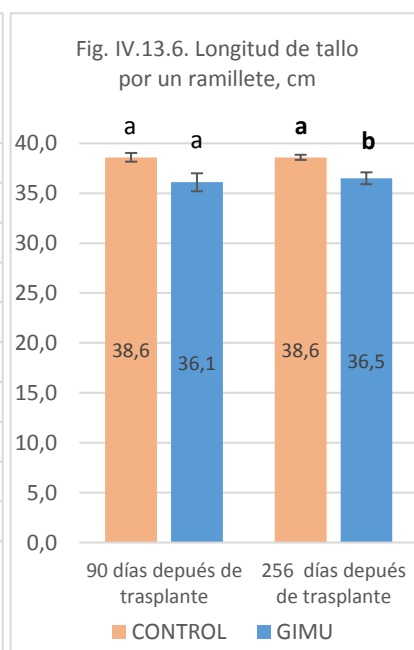
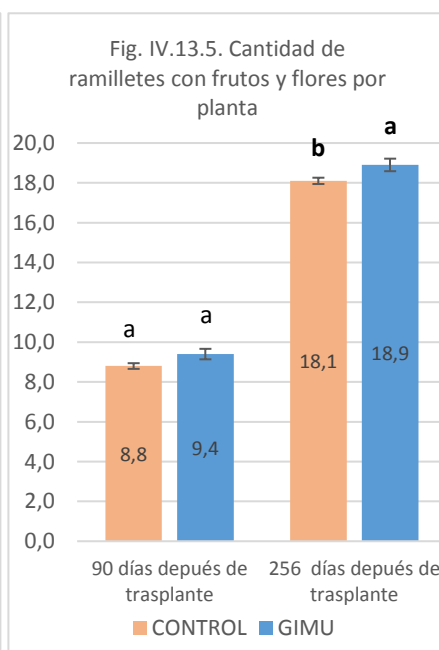
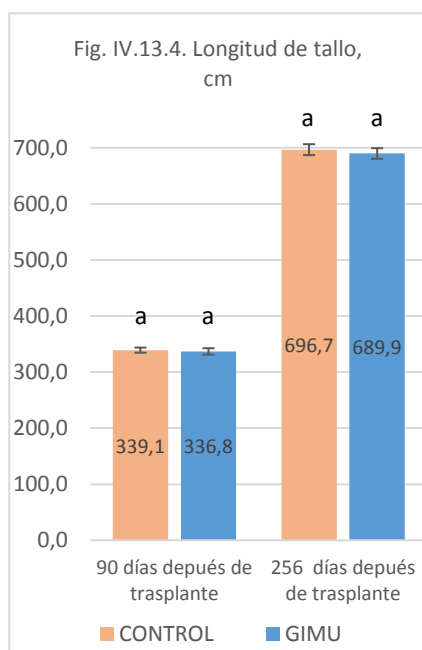
Este ensayo demostró que no hubo diferencias significativas en la longitud de tallo ni a los 90 días después de trasplante (DDT) ni a los 256 DDT al final de ensayo (Fig. IV.13.4, Tab. IV.13.2, IV.13.3).

Tab. IV.13.2. Vigor de las plantas de tomate pera var. Caniles 90 días después de trasplante (17/11/2014)

Variante	Longitud de tallo, cm	Ramilletes con frutos y flores	Longitud de tallo por un ramillete, cm	Flores activas	Frutos recién cuajados	Frutos en fase de engorde	Frutos comerciales recolectados	Todos flores y frutos	Flores y frutos por un ramillete
CONTROL	339,1	8,8	38,6	7,56	6,28	44,06	6,06	63,94	7,26
GIMU	336,8	9,4	36,1	8,22	7,67	49,39	7,11	72,39	7,75
Dif.abs. (G-C)	-2,3	0,6	-2,5	0,67	1,39	5,33	1,06	8,44	0,49
Dif.rel. (G/C), %	-0,67	6,29	-6,43	8,82	22,12	12,11	17,43	13,21	6,73
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL (C)	a	a	a	a	b	b	a	b	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL (C)	4,6292	0,1425	0,4367	0,3065	0,2899	1,0895	0,6169	1,1723	0,212
GIMU (G)	5,7542	0,2634	0,9004	0,3179	0,4949	0,7229	0,5489	0,8583	0,1523
Valor P	0,7484	0,1415	0,0535	0,1671	0,0239	0,0008	0,2484	<0,00005	0,1599

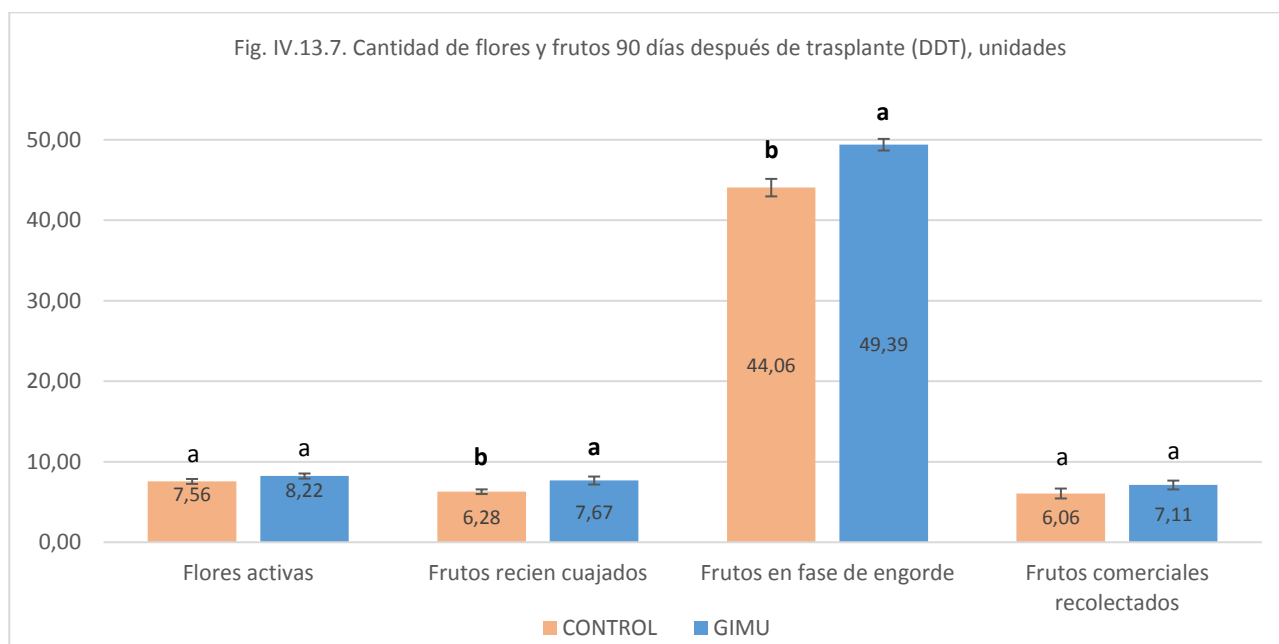
Tab. IV.13.3. Vigor de las plantas de tomate pera var. Caniles 256 días después de trasplante (2/5/2015)

Variante	Longitud de tallo, cm	Ramilletes con frutos y flores	Longitud de tallo por un ramillete, cm	Frutos en fase de engorde	Frutos comerciales recolectados	Frutos de destrío recolectados	Todas flores y frutos	Frutos comerciales por un ramillete	Frutos de destrío por un ramillete	Todos frutos por un ramillete
CONTROL	696,7	18,1	38,6	9,50	96,94	13,94	120,39	5,36	0,78	6,67
GIMU	689,9	18,9	36,5	6,61	115,72	12,56	134,89	6,10	0,67	7,12
Dif.abs. (G-C)	-6,8	0,8	-2,1	-2,89	18,78	-1,39	14,50	0,74	-0,11	0,45
Dif.rel. (G/C), %	-0,96	4,92	-5,56	-30,41	19,37	-9,96	12,04	13,79	-14,36	6,74
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL (C)	a	b	a	a	b	a	b	b	a	b
GIMU (G)	a	a	b	b	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	9,703	0,1588	0,2554	0,8168	4,4386	1,6115	4,5318	0,214	0,0877	0,2246
GIMU (G)	9,4772	0,3149	0,5946	0,4774	5,7706	2,9005	6,3582	0,206	0,154	0,2547
Valor P	0,3471	0,0102	0,0184	0,0026	0,0009	0,6005	0,0033	0,0045	0,4477	0,0463

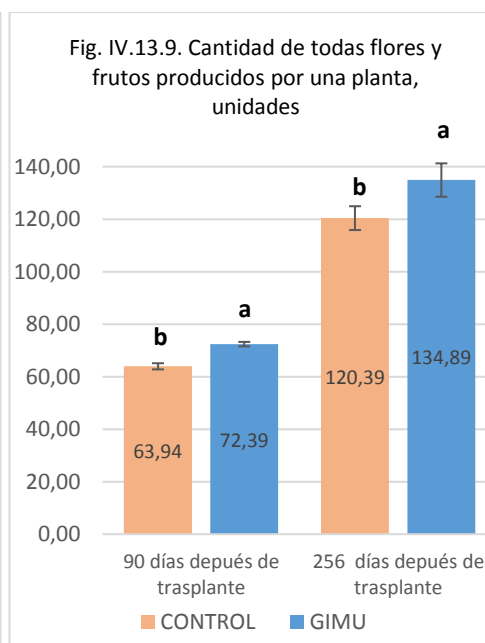
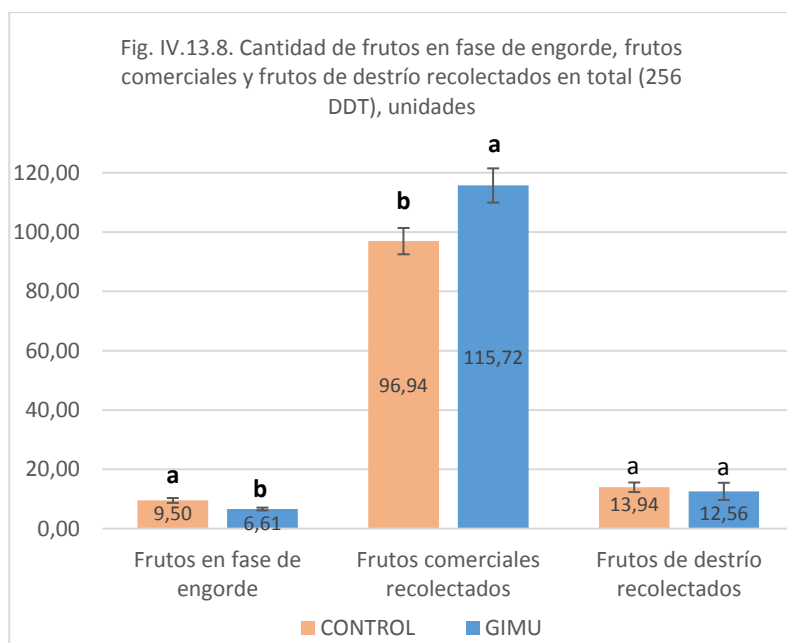


No hubo diferencia significativa de la cantidad de ramilletes con frutos y flores por planta a los 90 días DDT (Fig. IV.13.5, Tab. IV.13.2, IV.13.3). Al final de ensayo en la variante de GIMU la cantidad de ramilletes aumentó en 0,89 ramillete por planta o en 4,9% frente a CONTROL.

No hubo diferencia significativa de la longitud de tallo por un ramillete a los 90 días DDT (Fig. IV.13.6, Tab. IV.13.2, IV.13.3). Al final de ensayo (256 DDT) la longitud de tallo por un ramillete en la variante con GIMU se redujo en 2,15 cm o en 5,6%. Las plantas de tomate tratadas con GIMU fueron capaces de producir más ramilletes florales en la misma longitud de tallo y contribuir con esto en la productividad de la productividad total.

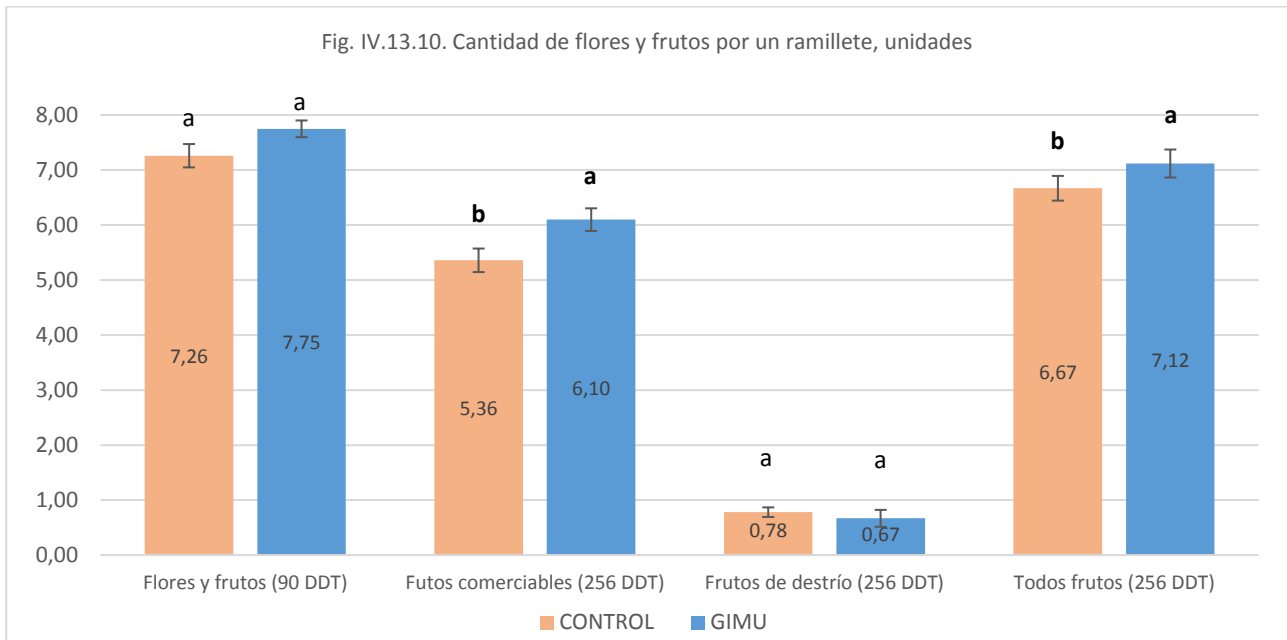


A los 90 días DDT no hubo diferencia significativa de la cantidad de flores ni de los frutos recolectados (Fig. IV.13.7, Tab. IV.13.2). Sin embargo, las plantas tratadas con GIMU produjeron mayor cantidad de frutos recién cuajados (22,1% más que en CONTROL) y frutos en fase de engorde (12,1% más). Estos datos demuestran mayor vigor de las plantas tratadas con GIMU a los 90 DDT.



La cantidad de frutos en fase de engorde (Fig. IV.13.8, Tab. IV.13.3) fue menor en la parte de GIMU (30,4% menos que en CONTROL) lo que demuestra que GIMU permite engordar los frutos de tomate con mayor velocidad y agotar más rápidamente la cantidad de frutos a engordar después de hacer el recorte de la punta del tallo. La cantidad de frutos comerciales recolectados a lo largo de la temporada subió en 19,4% frente a CONTROL (Fig. IV.13.8, IV.13.11) contribuyendo significativamente en la productividad. No hubo diferencias significativas en la cantidad de frutos de destrío recolectados de una planta (Fig. IV.13.8).

La cantidad de todos flores y frutos producidos por una planta ha sido 13,2% mayor en la variante con GIMU a los 90 DDT y 12% mayor a los 256 DDT (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.2, IV.13.3).



No hubo diferencias significativas de la cantidad de flores y frutos producidos por un ramillete a 90 DDT (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.2). La cantidad de frutos comerciales por un ramillete a 256 DDT subió en 13,8% en la variante con GIMU (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.3) contribuyendo a la productividad comercial de tomates pera. No hubo diferencias significativas de la cantidad de frutos de destrío producidos por un ramillete a 256 DDT (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.3). La cantidad de todos frutos por un ramillete a 256 DDT subió en 6,7% en la variante con GIMU (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.3).



Fig. IV.13.11. Aspecto de frutos recolectados el día 2 de febrero de 2015 (recolección Nº16).



Fig. IV.13.12. Aspecto de los frutos de tomate pera variedad Caniles (22/04/2015).

La cantidad de frutos recolectados de una planta fue 129,2% mayor para el calibre M en la variante con GIMU (Fig. IV.13.13, Tab. IV.13.4). Para calibres MM y MMM y frutos de destrío no hubo una diferencia estadísticamente significativa.

Tab. IV.13.4. Cantidad de frutos por una planta (unidades) y peso de frutos por una planta (g) según calibres

Variante	Cantidad de frutos por 1 planta				Peso de frutos por 1 planta, g			
	Calibre M	Calibre MM	Calibre MMM	Destrío	Calibre M	Calibre MM	Calibre MMM	Destrío
CONTROL	3,6	53,7	39,7	13,9	407,1	4.238,3	1.936,4	366,7
GIMU	8,3	60,4	47,1	12,6	973,5	4.780,7	2.338,9	330,8
Dif.abs. (G-C)	4,7	6,7	7,4	-1,4	566,4	542,3	402,5	-35,9
Dif.rel. (G/C), %	129,23	12,53	18,63	-9,96	139,12	12,80	20,79	-9,80
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
CONTROL (C)	b	a	a	a	b	b	a	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)							
CONTROL (C)	0,6473	3,5885	3,978	1,6149	75,038	292,15	199,31	46,624
GIMU (G)	1,3996	2,5854	5,8154	2,9018	166,17	204,35	272,87	84,167
Valor P	0,0161	0,0536	0,1011	0,6045	0,0126	0,0405	0,0558	0,5957

Fig. IV.13.13. Cantidad de frutos recolectados por una planta según calibres, unidades

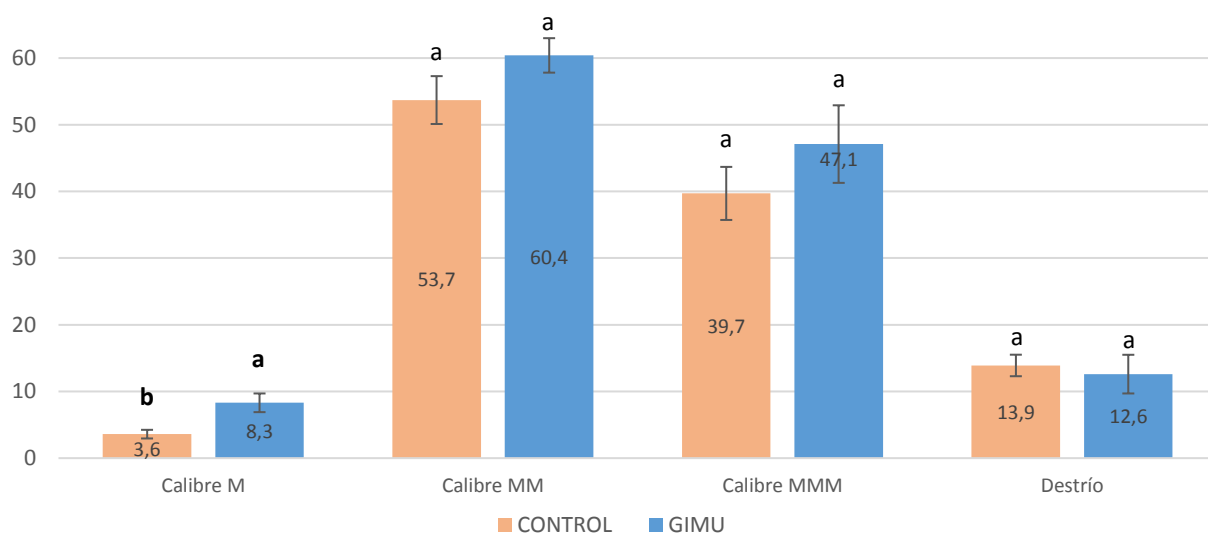
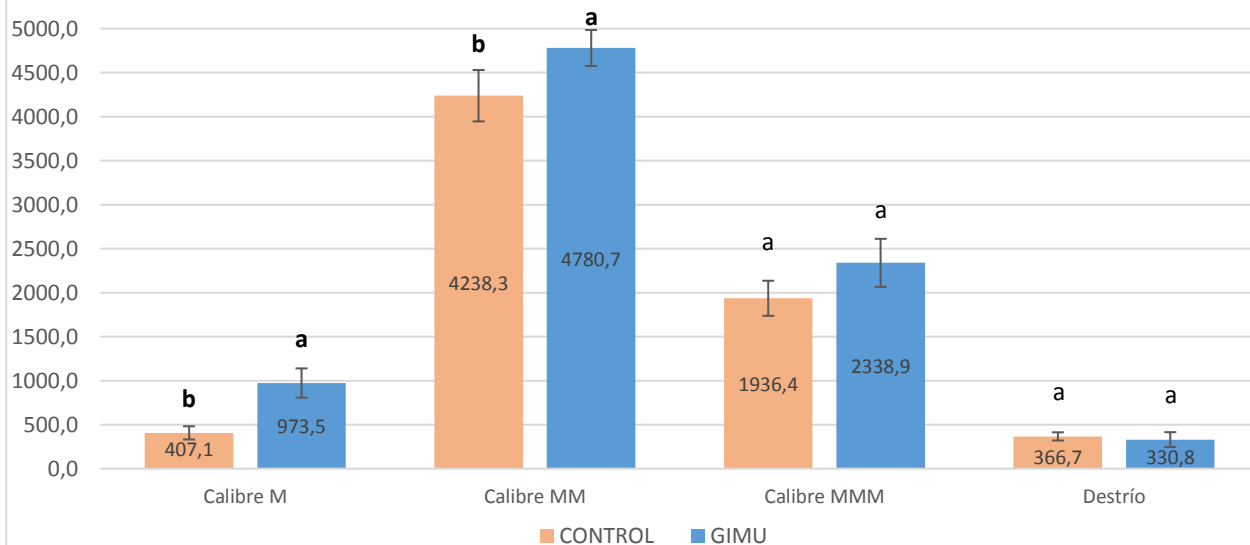


Fig. IV.13.14. Peso de frutos recolectados por una planta según calibres, g



El peso de frutos recolectados de una planta en la variante con GIMU fue 139,1% mayor para el calibre M y 12,8% mayor para el calibre MM (Fig. IV.13.14 Tab. IV.13.4). Para calibre MMM y frutos de destrío no hubo una diferencia estadísticamente significativa.

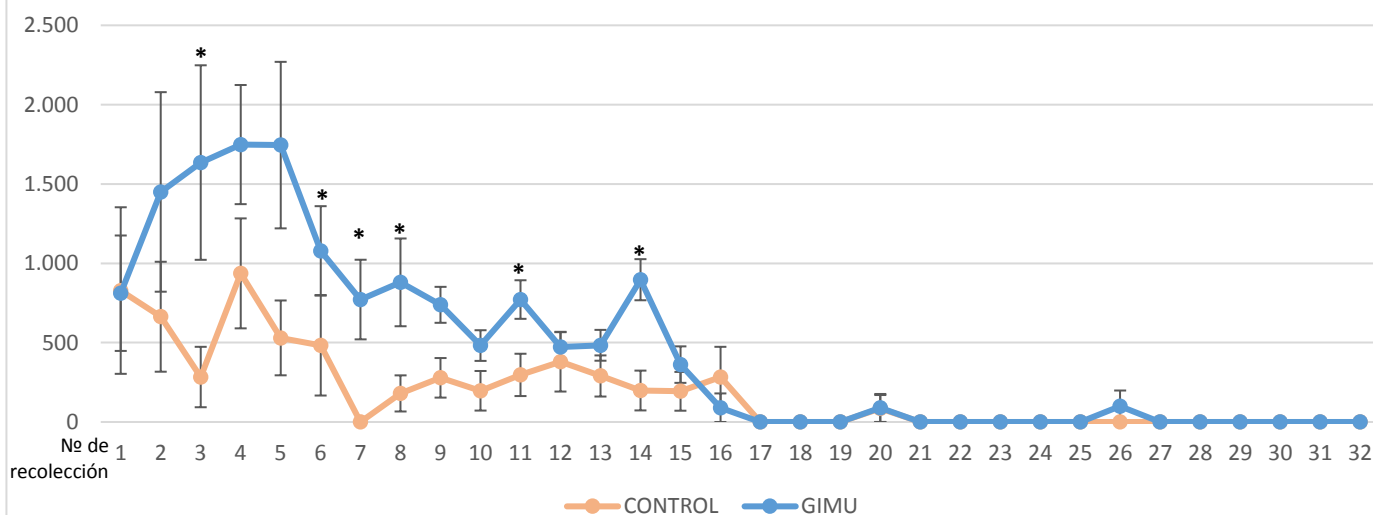
Tab. IV.13.5. Producción de frutos de calibre M según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha

Fecha	03/11/2014	11/11/2014	17/11/2014	24/11/2014	01/12/2014	04/12/2014	10/12/2014	15/12/2014	20/12/2014	27/12/2014	02/01/2015	09/01/2015	15/01/2015	21/01/2015	27/01/2015	02/02/2015
No Recolección	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
CONTROL	828	663	283	937	530	483	0	180	278	197	297	380	290	198	193	283
GIMU	812	1.450	1.635	1.748	1.745	1.078	772	880	738	482	772	472	483	897	362	90
Fidher LSD			*			*	*	*			*			*		
Precios, €/kg	0,83	0,86	0,89	0,76	0,53	0,45	0,49	0,56	0,55	0,54	0,58	0,66	1,11	1,00	0,80	0,93

Fecha	07/02/2015	16/02/2015	20/02/2015	27/02/2015	04/03/2015	10/03/2015	17/03/2015	23/03/2015	29/03/2015	04/04/2015	09/04/2015	14/04/2015	18/04/2015	22/04/2015	25/04/2015	02/05/2015
No Recolección	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
CONTROL	0	0	0	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GIMU	0	0	0	88	0	0	0	0	0	99	0	0	0	0	0	0
Fidher LSD																
Precios, €/kg	0,71	0,61	0,63	0,49	0,49	0,59	0,73	0,68	0,95	1,01	0,90	0,89	0,86	0,78	0,80	0,78

Fisher LSD – las celdas con asterisco (*) marcan las fechas de recolección donde hubo diferencia significativa entre tratamientos, $\alpha=0,05$.

Fig. IV.13.15. Producción de frutos de calibre M según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha



La producción de frutos de calibre M fue significativamente mayor para la variante GIMU en las recolecciones 3, 6, 7, 8, 11, 14 (Fig. IV.13.15, Tab. IV.13.5). Para otras fechas de recolección no hubo diferencia significativa.

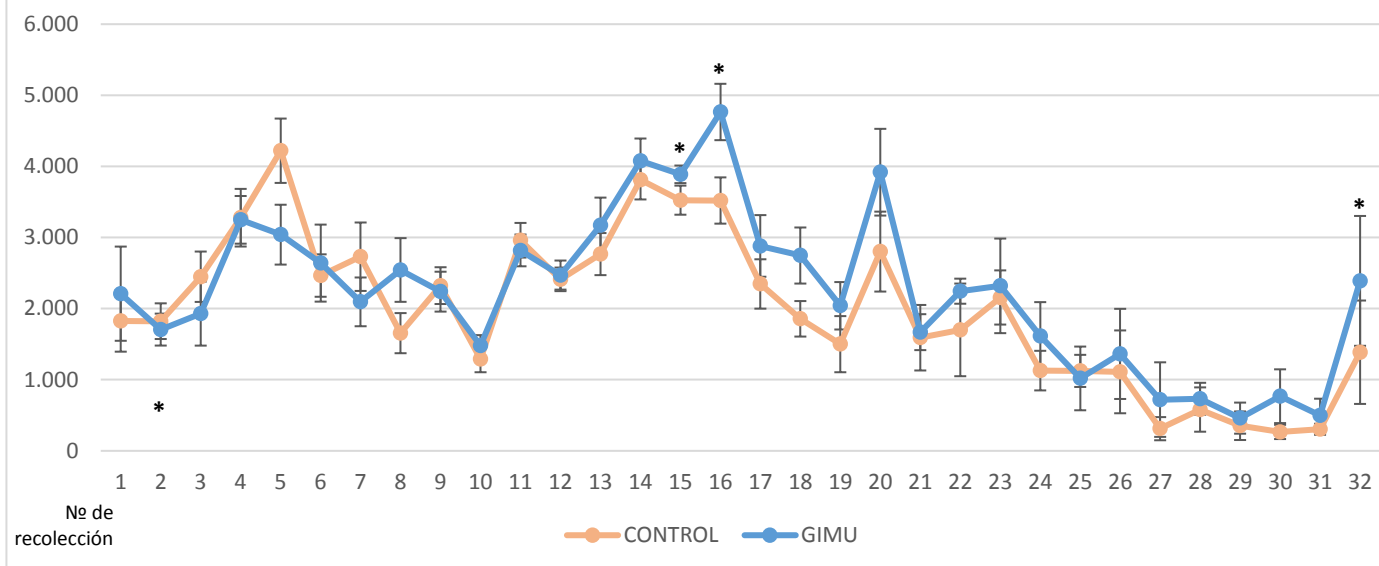
Tab. IV.13.6. Producción de frutos de calibre MM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha

Fecha	03/11/2014	11/11/2014	17/11/2014	24/11/2014	01/12/2014	04/12/2014	10/12/2014	15/12/2014	20/12/2014	27/12/2014	02/01/2015	09/01/2015	15/01/2015	21/01/2015	27/01/2015	02/02/2015
No Recolección	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
CONTROL	1.825	1.823	2.448	3.278	4.220	2.465	2.730	1.655	2.323	1.292	2.962	2.412	2.767	3.812	3.525	3.520
GIMU	2.210	1.705	1.930	3.248	3.040	2.640	2.095	2.543	2.238	1.480	2.818	2.472	3.173	4.077	3.888	4.765
Fidher LSD		*													*	*
Precios, €/kg	0,66	0,69	0,71	0,61	0,42	0,36	0,39	0,45	0,44	0,43	0,46	0,53	0,89	0,8	0,64	0,74

Fecha	07/02/2015	16/02/2015	20/02/2015	27/02/2015	04/03/2015	10/03/2015	17/03/2015	23/03/2015	29/03/2015	04/04/2015	09/04/2015	14/04/2015	18/04/2015	22/04/2015	25/04/2015	02/05/2015
No Recolección	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
CONTROL	2.347	1.857	1.500	2.802	1.591	1.701	2.157	1.128	1.124	1.111	312	581	353	266	303	1.387
GIMU	2.882	2.747	2.040	3.918	1.669	2.245	2.320	1.614	1.018	1.363	721	733	460	768	498	2.390
Fidher LSD																*
Precios, €/kg	0,57	0,49	0,5	0,39	0,39	0,47	0,58	0,54	0,76	0,81	0,72	0,71	0,69	0,62	0,64	0,62

Fisher LSD – las celdas con asterisco (*) marcan las fechas de recolección donde hubo diferencia significativa entre tratamientos, $\alpha=0,05$.

Fig. IV.13.16. Producción de frutos de calibre MM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha



La producción de frutos de calibre MM fue en la variante con GIMU significativamente menor en la recolección 2 (Fig. IV.13.16, Tab. IV.13.6) y mayor en las recolecciones 15, 16 y 32. Para otras fechas de recolección no hubo diferencia significativa.

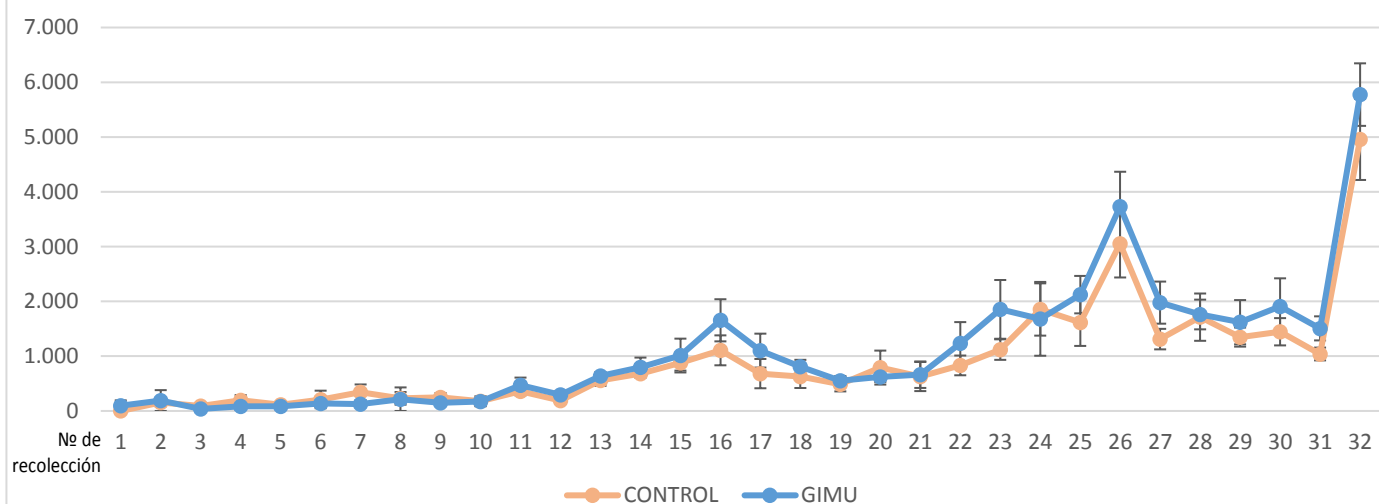
Tab. IV.13.7. Producción de frutos de calibre MMM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha

Fecha	03/11/2014	11/11/2014	17/11/2014	24/11/2014	01/12/2014	04/12/2014	10/12/2014	15/12/2014	20/12/2014	27/12/2014	02/01/2015	09/01/2015	15/01/2015	21/01/2015	27/01/2015	02/02/2015
No Recolección	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
CONTROL	0	153	88	195	112	210	339	230	248	178	362	188	558	683	878	1.107
GIMU	97	190	37	85	85	137	128	215	148	173	468	293	640	795	1.012	1.655
Fidher LSD																
Precios, €/kg	0,44	0,46	0,47	0,41	0,28	0,24	0,26	0,30	0,29	0,29	0,31	0,35	0,59	0,53	0,43	0,49

Fecha	07/02/2015	16/02/2015	20/02/2015	27/02/2015	04/03/2015	10/03/2015	17/03/2015	23/03/2015	29/03/2015	04/04/2015	09/04/2015	14/04/2015	18/04/2015	22/04/2015	25/04/2015	02/05/2015
No Recolección	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
CONTROL	682	630	490	792	628	832	1.120	1.853	1.618	3.055	1.312	1.713	1.348	1.446	1.040	4.958
GIMU	1.102	810	552	623	662	1.238	1.854	1.682	2.123	3.731	1.978	1.761	1.620	1.908	1.508	5.775
Fidher LSD																
Precios, €/kg	0,38	0,33	0,33	0,26	0,26	0,31	0,39	0,36	0,51	0,54	0,48	0,47	0,46	0,41	0,43	0,41

Fisher LSD – para este parámetro no hubo diferencia significativa entre tratamientos, $\alpha=0,05$.

Fig. IV.13.17. Producción de frutos de calibre MMM según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha



Fisher LSD – para este parámetro no hubo diferencia significativa entre tratamientos, $\alpha=0,05$.

No hubo diferencias significativas entre las variantes para la producción de frutos de calibre MMM (Fig. IV.13.17, Tab. IV.13.7) en ninguna de las recolecciones.

La producción total de los frutos comerciales fue significativamente mayor para la variante GIMU en las recolecciones 8 y 16, (Fig. IV.13.18, Tab. IV.13.8). Para otras fechas de recolección no hubo diferencia significativa.

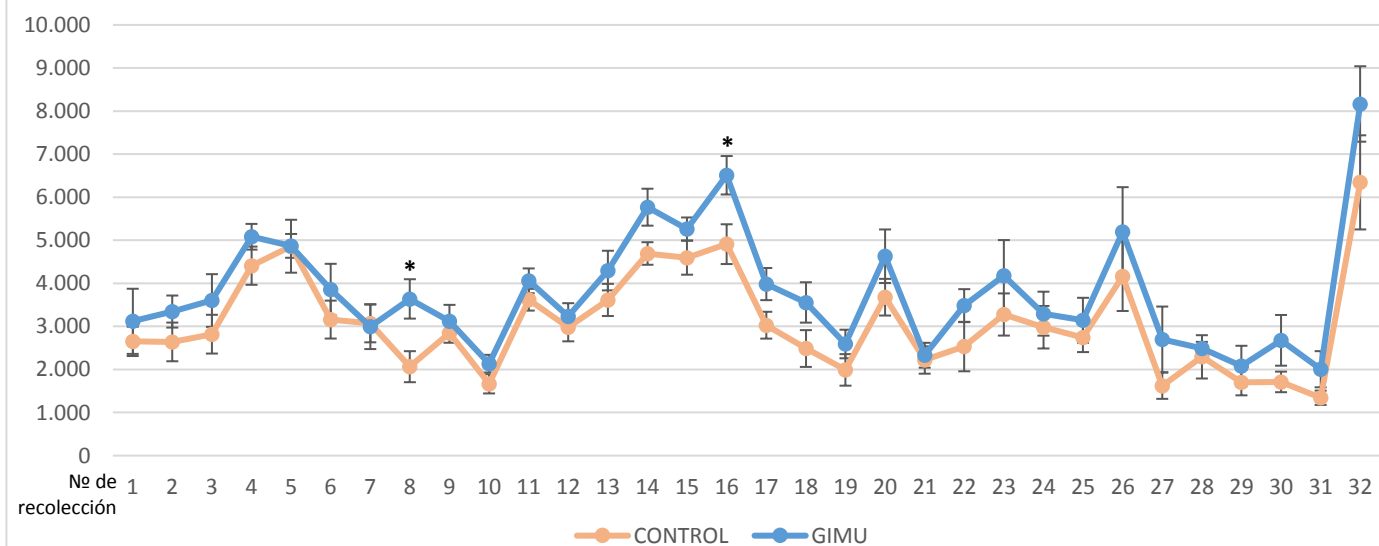
Tab. IV.13.8. Producción de frutos comerciales según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha

Fecha	03/11/2014	11/11/2014	17/11/2014	24/11/2014	01/12/2014	04/12/2014	10/12/2014	15/12/2014	20/12/2014	27/12/2014	02/01/2015	09/01/2015	15/01/2015	21/01/2015	27/01/2015	02/02/2015
Nº Recolección	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
CONTROL	2.653	2.640	2.820	4.410	4.862	3.158	3.069	2.065	2.850	1.667	3.620	2.980	3.615	4.693	4.597	4.910
GIMU	3.118	3.345	3.602	5.082	4.870	3.855	2.995	3.638	3.125	2.135	4.058	3.237	4.297	5.768	5.262	6.510
Fidher LSD								*								*

Fecha	07/02/2015	16/02/2015	20/02/2015	27/02/2015	04/03/2015	10/03/2015	17/03/2015	23/03/2015	29/03/2015	04/04/2015	09/04/2015	14/04/2015	18/04/2015	22/04/2015	25/04/2015	02/05/2015
Nº Recolección	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
CONTROL	3.028	2.487	1.990	3.678	2.219	2.533	3.277	2.981	2.743	4.166	1.623	2.293	1.702	1.712	1.343	6.344
GIMU	3.983	3.557	2.592	4.630	2.331	3.483	4.174	3.296	3.142	5.193	2.698	2.493	2.080	2.677	2.006	8.165
Fidher LSD																

Fisher LSD – las celdas con asterisco (*) marcan las fechas de recolección donde hubo diferencia significativa entre tratamientos, $\alpha=0,05$.

Fig. IV.13.18. Producción de frutos comerciales según las fechas de recolecciones (32 en total), kg/ha



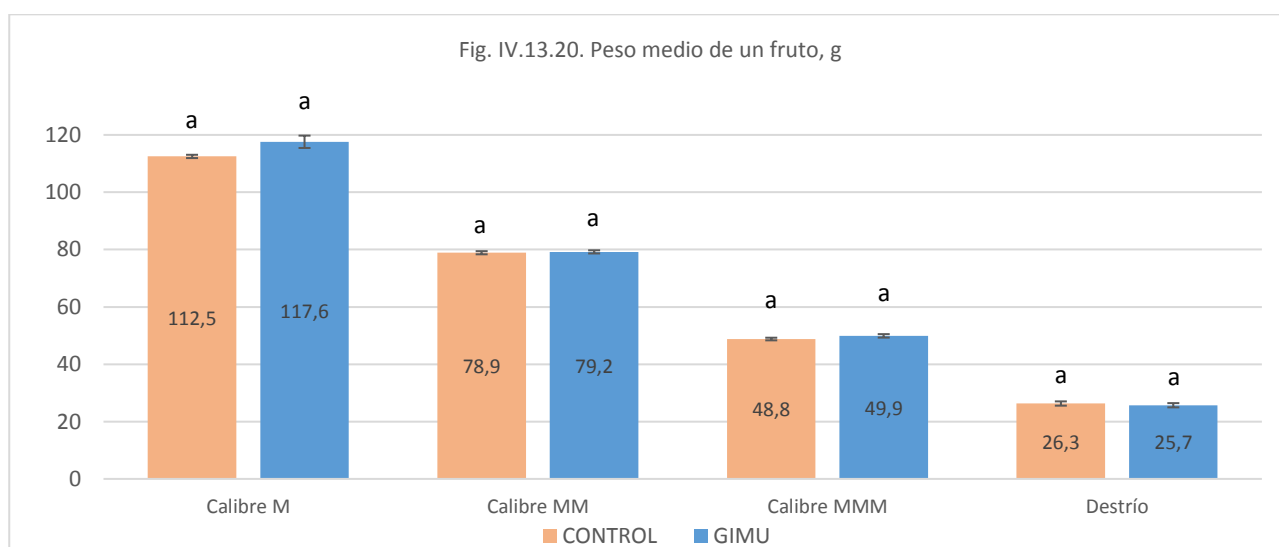
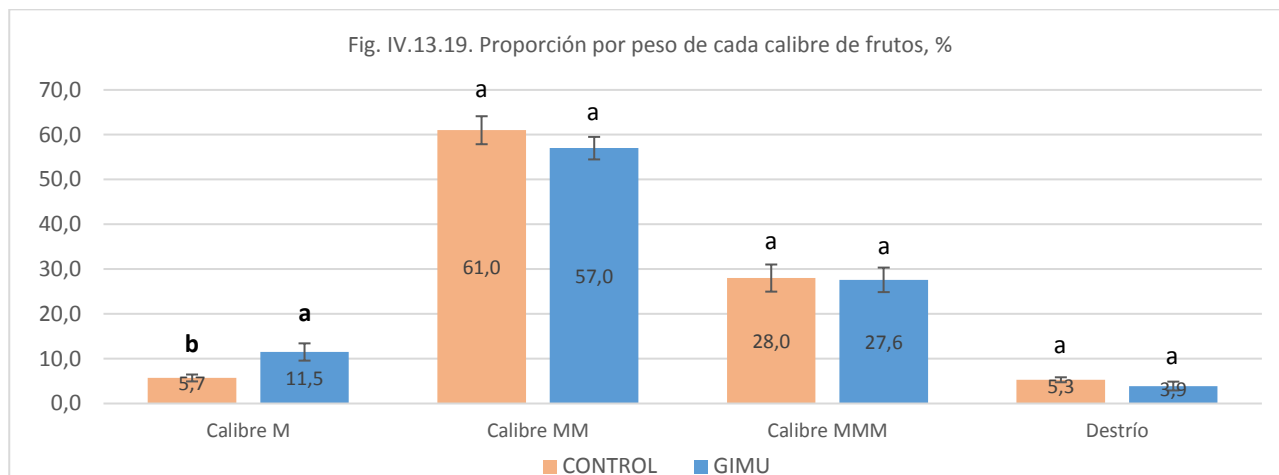
Tab. IV.13.9. Proporción de cada calibre de frutos por peso (%), peso medio de un fruto según calibre (%), grado de micorrización de las raíces (%)

Variante	Proporción por peso, %				Peso medio de un fruto, g				Grado de micorrización, %
	Calibre M	Calibre MM	Calibre MMM	Destrío	Calibre M	Calibre MM	Calibre MMM	Destrío	
CONTROL	5,7	61,0	28,0	5,3	112,5	78,9	48,8	26,3	0,0
GIMU	11,5	57,0	27,6	3,9	117,6	79,2	49,9	25,7	0,0
Dif.abs. (G-C)	5,8	-4,0	-0,5	-1,3	5,1	0,3	1,2	-0,5	0,0
Dif.rel. (G/C), %	102,70	-6,64	-1,62	-25,19	4,55	0,32	2,44	-1,99	#¡DIV/0!
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$									
CONTROL (C)	b	a	a	a	a	a	a	a	nc*
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	nc
Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL (C)	0,7721	3,1244	3,027	0,5524	0,5718	0,5524	0,4587	0,7442	nc
GIMU (G)	1,9248	2,5155	2,737	0,9819	2,1594	0,554	0,6021	0,7424	nc
Valor P	0,0275	0,0923	0,8313	0,1455	0,0518	0,7324	0,1306	0,4391	nc

La proporción por peso de frutos de calibre M fue significativamente mayor para la variante GIMU superando al CONTROL en 102,7% (Fig. IV.13.19, Tab. IV.13.9). Para calibres MM, MMM y frutos de destrío no hubo diferencia significativa. En el parámetro de peso medio de un fruto para calibres M, MM, MMM y frutos de destrío no hubo diferencias significativas,

aunque en los calibres comerciales las medias son mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.13.20, IV.13.11, IV.13.12, Tab. IV.13.9). No se detectaron las micorrizas arbusculares ni en la variante con GIMU ni en la variante de CONTROL (Tab. IV.13.9).

Los gastos de cultivo en la variante CONTROL son 40.000€/ha y en la variante GIMU – 40.820€/ha (incluidos gastos de cosecha).



Tab. IV.13.10. Productividad y datos económicos del cultivo de tomate pera var. Caniles

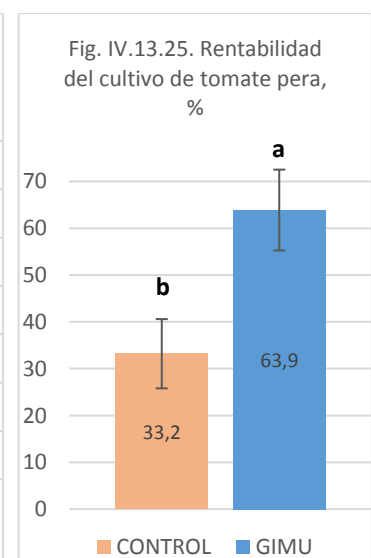
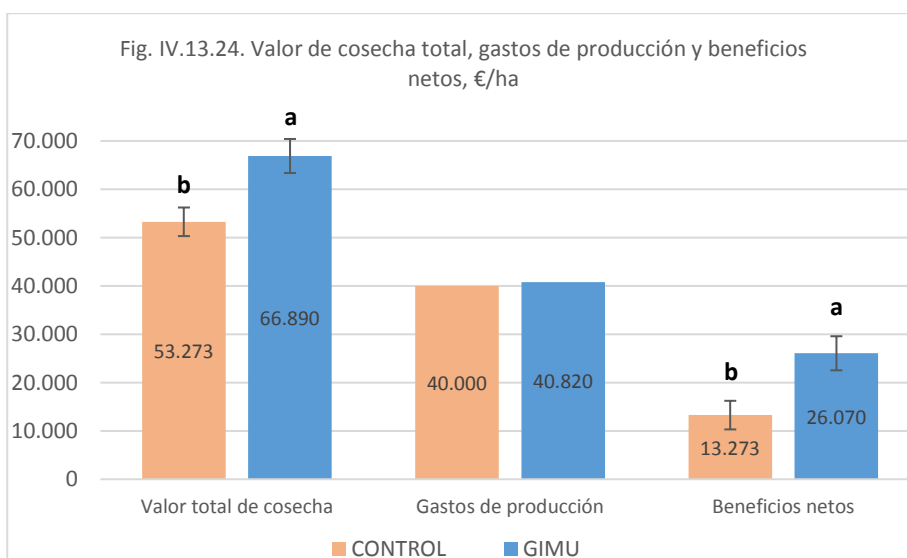
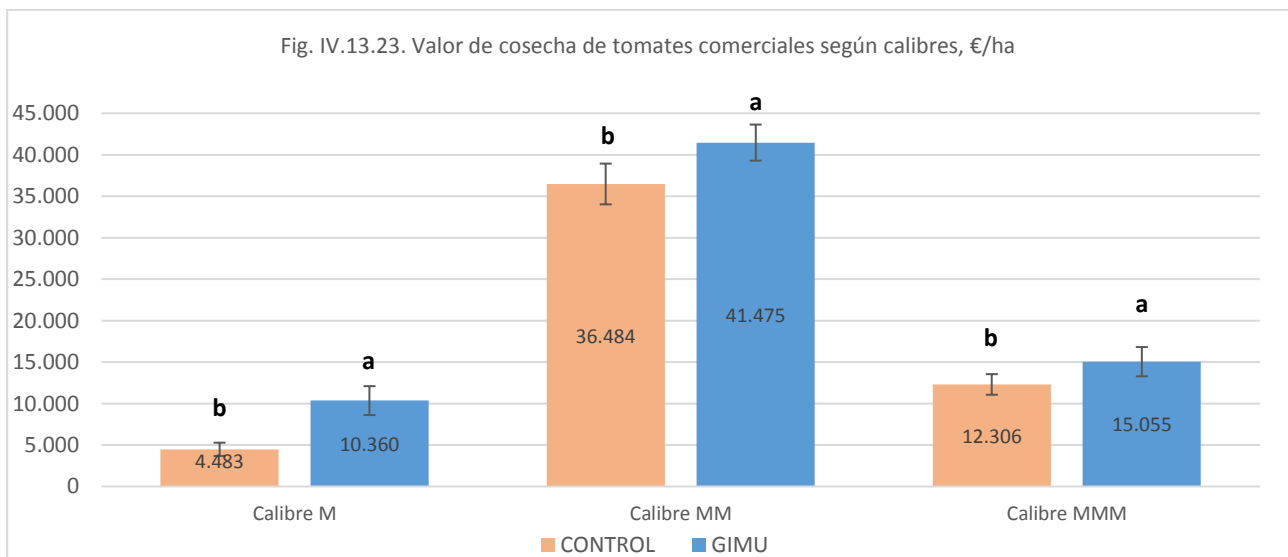
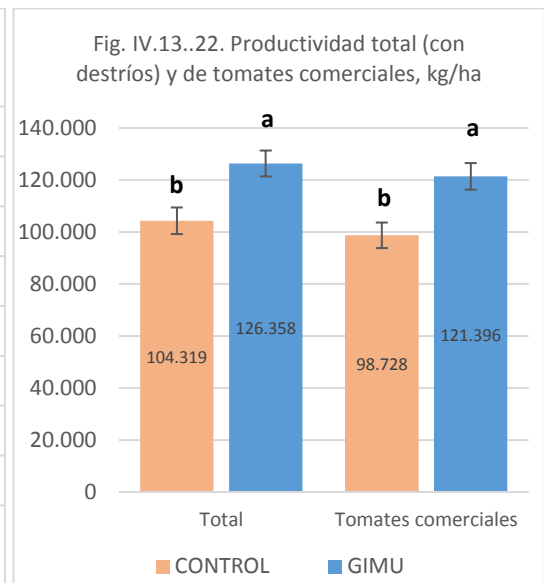
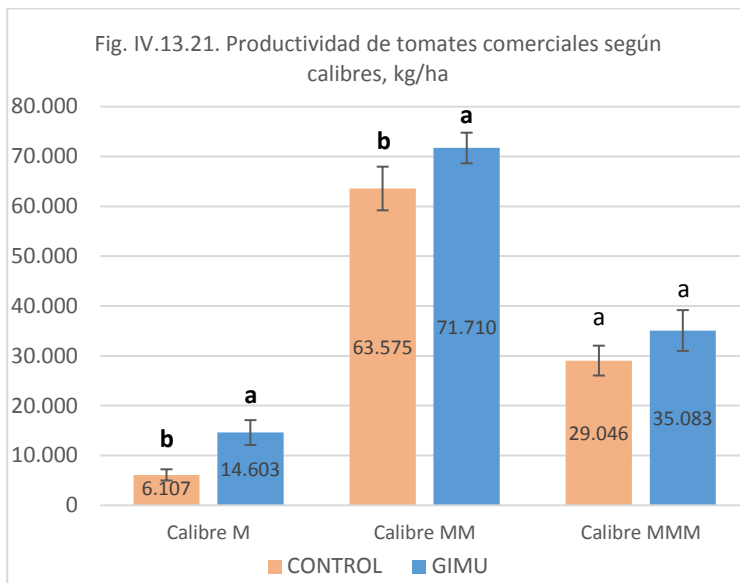
Variante	Producti- vidad total, kg/ha	Producti- vidad comer- ciales, kg/ha	Produc- ción de calibre M, kg/ha	Produc- ción de calibre MM, kg/ha	Produc- ción de calibre MMM, kg/ha	Valor de cosecha de calibre M, €/ha	Valor de cosecha de calibre MM, €/ha	Valor de cosecha de calibre MMM, €/ha	Valor de cosecha total, €/ha	Benefici- o neto, €/ha	Rentabi- lidad de cultivo, %
CONTROL	104.319	98.728	6.107	63.575	29.046	4.483	36.484	12.306	53.273	13.273	33,2
GIMU	126.358	121.396	14.603	71.710	35.083	10.360	41.475	15.055	66.890	26.070	63,9
Dif.abs. (G-C)	22.038	22.668	8.496	8.135	6.038	5.877	4.991	2.749	13.617	12.797	30,7
Dif.rel. (G/C), %	21,13	22,96	139,12	12,80	20,79	131,08	13,68	22,34	25,56	96,41	92,47
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05										
CONTROL (C)	b	b	b	b	a	b	b	b	b	b	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	5112,4	4916,1	1126	4382,2	2991,2	800,07	2459,9	1244,9	2959,1	2959,1	7,403
GIMU (G)	4977,3	5116,1	2493	3065,8	4093,1	1741,4	2176,5	1763,2	3523,7	3523,7	8,6275
Valor P	0,0001	0,0002	0,0126	0,0405	0,0558	0,0142	0,0174	0,0434	0,0007	0,001	0,0011

La productividad de tomates comerciales (Fig. IV.13.21, Tab. IV.13.10) fue mayor en la variante con GIMU en calibre M (+8.135 kg/ha o +139,1%) y en calibre MM (+8.135 kg/ha o + 12,8%). En calibre MMM no hubo diferencia significativa, aunque la media de GIMU supera al CONTROL en 20,8%.

La productividad total (Fig. IV.13.22, Tab. IV.13.10) fue mayor en la variante con GIMU (+22.038 kg/ha o +21,1%). La productividad de frutos comerciales gracias a la aplicación de GIMU aumentó en 22.668 kg/ha o en 23%.

El valor de la cosecha de tomates comerciales (Fig. IV.13.23, Tab. IV.13.10) fue mayor en la variante con GIMU en calibre M (+5.877 €/ha o +139,1%), en calibre MM (+4.991 €/ha o + 13,7%) y en calibre MMM (+2.749 €/ha o +22,3%).

El valor total de cosecha (Fig. IV.13.24, Tab. IV.13.10) fue mayor en la variante con GIMU (+13.617 €/ha o +25,6%). Aunque los gastos de cultivo subieron en 820€/ha en la variante con GIMU - los beneficios netos aumentaron en 12.797 €/ha o en 96,4% frente a CONTROL. La rentabilidad de cultivo de tomate de pera (Fig. IV.13.25, Tab. IV.13.10) subió en 92,5% gracias a la aplicación de GIMU.



IV.II.II. PIMIENTO

Ensayo 14. Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento california var. Melchor, producción integrada

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia del tratamiento con GIMU sobre el desarrollo vegetativo y la productividad del cultivo de pimiento california de la variedad Melchor cultivado en un invernadero con techo plano desde julio de 2014 hasta abril de 2015.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en 2014-2015 en un invernadero tipo parral plano situado en el municipio de Roquetas de Mar, provincia de Almería, España, con un cultivo integrado de pimiento tipo california (cuadrado), variedad Melchor, fecha de trasplante – 29/7/2014. La densidad de plantación fue 20.000 plantas/ha (con un marco de plantación de 1,5 y 0,5m entre filas por 0,5m dentro de filas). El suelo es franco arcilloso (arena 32%, limo 31%, arcilla 37%), pH – 7,8, conductividad eléctrica a 20°C –474 μ S/cm, materia orgánica – 0,43%; N total – 1440 mg/kg; P disponible – 42,5 mg/kg; K – 469 mg/kg. En el invernadero se realiza el riego por goteo con la solución nutritiva típica para un cultivo integrado de pimiento de invernadero en Almería. A lado de cada planta se sitúa un gotero.

El año anterior (2013) fue realizada la desinfección del terreno por medio de la solarización con la aplicación de metam sodio. El suelo es típico de la zona con estructura arcillosa. Los cultivos existentes en los últimos cuatro años han sido pimientos. El ciclo del cultivo de pimiento suele ser desde principios de agosto hasta mayo (9-10 meses).

Antes de la plantación el plástico del invernadero ha sido blanqueado con cal. Los tratamientos fitosanitarios se realizan tanto vía riego como vía foliar. El cultivo es de producción integrada con la aplicación de ácaros fitoseidos beneficiosos *Amblyseius swirskii* que controlan las poblaciones de mosca blanca y de trips. Para reforzar su actuación se utilizan las bandas plásticas adhesivas cromáticas que atraen y atrapan a las plagas.

En octubre de 2014 el agricultor quitó el blanqueo del plástico de invernadero según la práctica habitual de la zona de cultivo. Justo después hubo un tiempo de subida brusca de temperaturas debido a condiciones climáticas inusuales lo que provocó un choque térmico muy acusado dentro del invernadero (temperaturas a mediodía subieron por encima de 40°C). Una semana después el agricultor volvió a blanquear, pero el cultivo de pimiento ya sufrió un estrés fuerte abortando una cantidad importante de flores y frutos cuajados.

El ensayo tuvo tres variantes: CONTROL 0 (C), ABONADO INICIAL (A) y GIMU (G), 1L/ha (Tab. IV.14.1, Fig. IV.14.2).

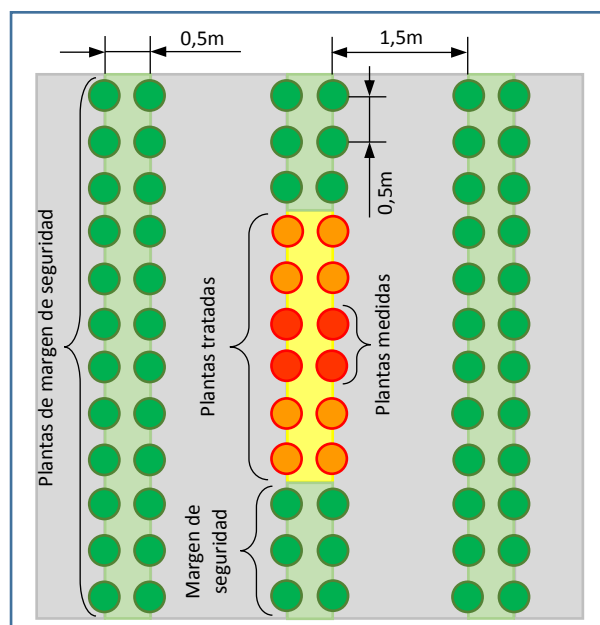
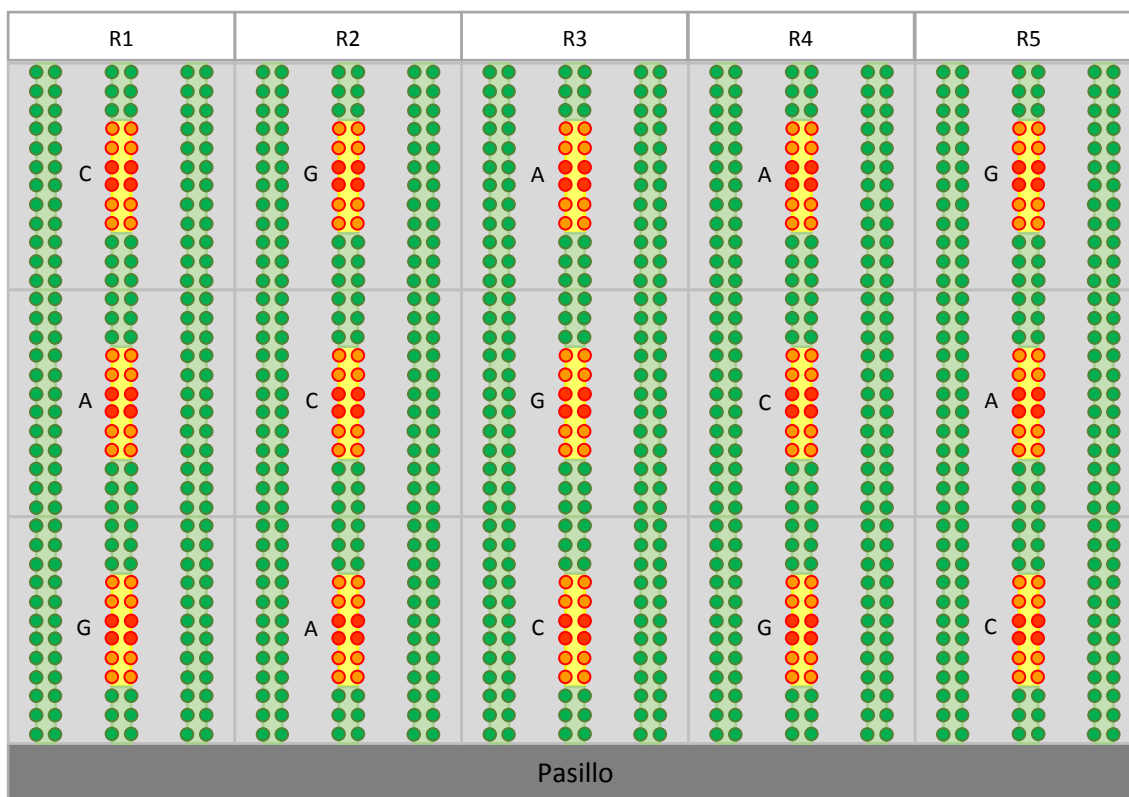


Fig. IV.14.1. Aspecto de la unidad experimental del ensayo. Los círculos naranjas y rojos representan las plantas tratadas, los verdes – las plantas de margen de seguridad para evitar las contaminaciones cruzadas entre los tratamientos. Los círculos rojos representan las plantas en las cuales han sido realizadas las mediciones. Estas unidades experimentales han sido agrupadas en bloques (repeticiones) con la distribución aleatoria de variantes dentro de cada bloque (Fig. IV.14.2)

Tab. IV.14.1. Variantes de ensayo

Variante	Modo y dosis de aplicación	Fecha
CONTROL 0 (C)	Aplicación de ácidos húmicos una semana después del inicio del ensayo, 20L/ha, y no aplicación de otros abonos en las dos primeras semanas desde inicio del ensayo. Luego se realizó el abonado típico del cultivo de pimientos en invernaderos en Almería.	-----
ABONADO (A)	Igual que CONTROL 0 más 6 aplicaciones del abono NPK 12-36-12, 10 kg/ha por aplicación, en las dos primeras semanas desde el inicio del ensayo. 0,5 g/planta de abono se diluyeron en 80 ml de agua y se aplicaron cerca de goteros a lado de las plantas con adición posterior de 1L de agua para simular la aplicación a través de fertirriego por goteo	1, 4, 6, 10, 12, 14 DDT (días después de trasplante)
GIMU (G)	Igual que CONTROL 0 más la aplicación de GIMU, 1L/ha (0,05 ml/planta en 80 cc de agua) con un riego posterior con solo agua 1L/planta simulando el riego por goteo.	30/7/2015 (1DDT)

La unidad experimental consistía en 12 plantas tratadas y 4 plantas centrales medidas. En total hubo 5 repeticiones de 3 variantes dispuestas en bloques al azar (Fig. IV.14.1, IV.14.2), resultados de las cuales se analizaron estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”. Cada tratamiento en un bloque estuvo separado de otros tratamientos por una distancia de seguridad de unos 5 metros y medio entre las filas y 3 m dentro de las filas. Todas las plantas medidas tenían la altura y los diámetros de tallo similares al inicio del ensayo.



IV.14.2. Esquema de la parcela del ensayo con 5 bloques (R1, R2, R3, R4, R5) y 3 variantes distribuidas aleatoriamente dentro de cada bloque: C – CONTOL 0; A – ABONADO en primeras dos semanas; G – GIMU.



Fig. IV.14.3. Aspecto del cultivo de pimiento al inicio del ensayo (1DDT).

Los parámetros medidos en el ensayo 14 fueron los siguientes: Temperaturas mínimas y máximas del aire en el exterior del invernadero, °C; Grado de micorrización, %; Altura de las plantas, cm; Diámetro de tallo a 20 cm del suelo, mm; Cantidad de flores activas, unidades/planta; Cantidad de frutos recién cuajados, unidades/planta; Cantidad de frutos en fase de engorde (con calibre ≤50mm), unidades/planta; Cantidad de frutos con fisiopatías >50mm, unidades/planta; Frutos verdes con calibre >50mm, unidades/planta; Frutos rojos recolectados, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad total de frutos comerciales (rojos más verdes), unidades/planta; Cantidad total de frutos con peso medido (comerciales + con fisiopatías + engorde), unidades/planta; Cantidad total de frutos sin abortar incluyendo cuajados, unidades/planta; Cantidad de frutos y flores abortados, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad de frutos y flores sin abortar, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados), unidades/planta (datos acumulativos); Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %; Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos (rojos, verdes, con fisiopatías, engorde, comerciales totales) frente a todos frutos con peso medido, %; Productividad total de frutos (rojos, verdes, con

fisiopatías, engorde, comerciales totales, todos con peso medido), kg/ha; Proporción por peso frente a todos frutos con peso medido (rojos, verdes, con fisiopatías, engorde, comerciales totales), %; Productividad de frutos rojos por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Productividad de frutos verdes por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Productividad de todos frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Valor de cosechas total (beneficios brutos), €/ha; Gastos totales, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad del cultivo, %.

Resultados del ensayo 14

El ensayo ha durado 275 días (desde 29 de julio de 2014 hasta 30 de abril de 2015). El plástico del invernadero desde inicio del ensayo estuvo cubierto con una capa de cal (blanqueado) hasta 14 de octubre de 2014 (77 días después de trasplante) (Tab. IV.14.2). El blanqueo sirve para regular la temperatura interna dentro del invernadero. Este día (14/10/14) el agricultor quitó el blanqueo (Fig. IV.14.4) porque consideró que las temperaturas máximas del aire exterior bajaron hasta los niveles en los cuales la presencia de blanqueo es contraproducente – provoca la reducción excesiva de la temperatura interior y del nivel de la insolación de las plantas, y que estas temperaturas seguirán bajando. La mayor parte de los agricultores de la zona hicieron lo mismo – quitaron el blanqueo. Sin embargo, en los días posteriores hubo una subida brusca de las temperaturas máximas del aire exterior (desde 20,7°C el día 14/10/14 hasta 24,1°C el día siguiente y 29,3°C para el día 20/10/14). Con la subida de temperaturas exteriores del aire y sin blanqueo las temperaturas máximas dentro del invernadero subieron por encima de 40°C llegando en algunos días superar 45°C. Las plantas sufrieron el estrés térmico fuerte y empezaron a abortar flores y frutos cuajados. El agricultor quiso volver a blanquear el invernadero un par de días después del inicio de estrés térmico. Pero no pudo hacerlo enseguida ya que dependía del servicio externo que realiza el blanqueo de los invernaderos. Debido a que muchos otros agricultores de la zona también solicitaron este servicio, que no era capaz satisfacer tal alta demanda enseguida, el agricultor tuvo que esperar varios días más. Finalmente, 7 días después de quitar el blanqueo, el día 21/10/2014 el blanqueo del invernadero ha sido realizado. Pero el daño al cultivo ya fue producido – varios frutos cuajados en las partes bajas de las plantas se abortaron.

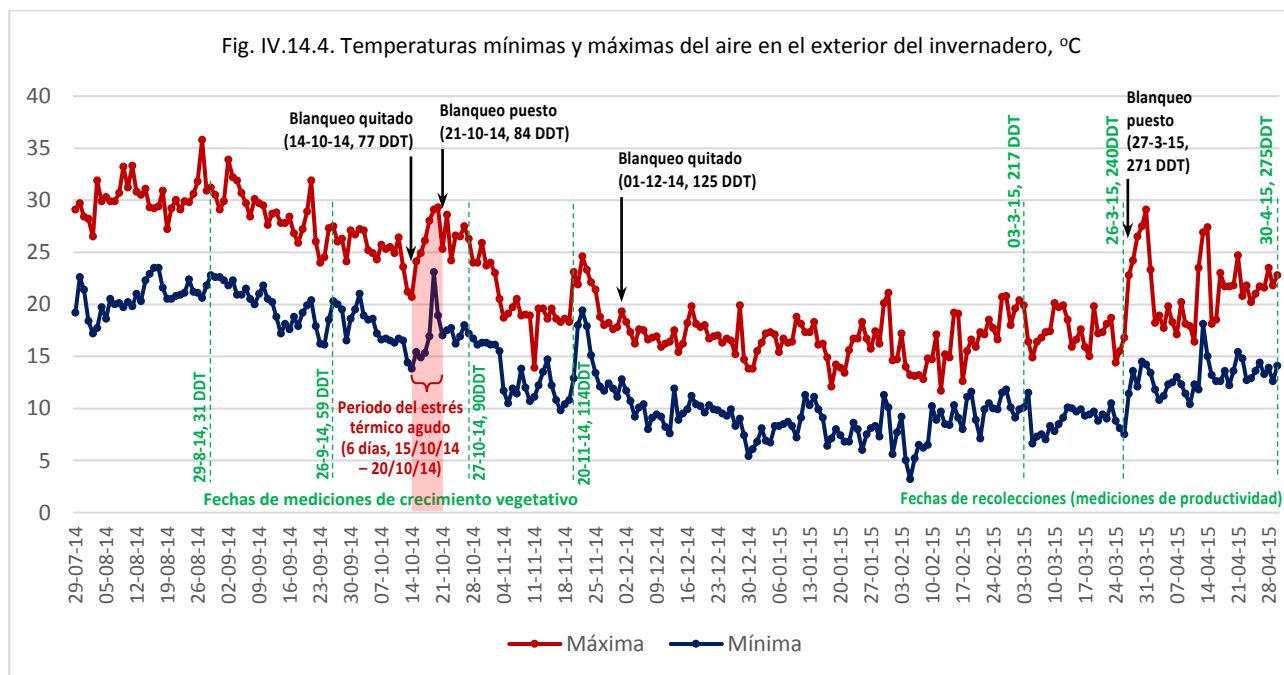


Fig. IV.14.5. Aspecto de la parcela de ensayo los a 31, 59 y 114 DDT (29/8/14, 26/9/14, 20/11/14).

Tab. IV.14.2. Temperaturas en el exterior del invernadero durante el ensayo (el color azul claro de celdas indica días con blanqueo del plástico del invernadero, el color rojo de celdas indica días sin blanqueo del invernadero con estrés térmico agudo). Datos obtenidos de la página web: <https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/ria/servlet/FrontController> (estación de La Mojonera).

DDT*	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C
0	29-07-14	19,2	29,1	69	06-10-14	17,2	24,3	138	14-12-14	8,9	15,4	207	21-02-15	7,1	17,3
1	30-07-14	22,6	29,7	70	07-10-14	16,6	25,7	139	15-12-14	9,5	16,2	208	22-02-15	9,9	17,1
2	31-07-14	21,4	28,4	71	08-10-14	16,7	25,3	140	16-12-14	9,9	18,2	209	23-02-15	10,5	18,5
3	01-08-14	18,4	28,2	72	09-10-14	16,5	25,5	141	17-12-14	11,2	19,8	210	24-02-15	10	17,7
4	02-08-14	17,2	26,5	73	10-10-14	16,3	24,9	142	18-12-14	10,4	18,1	211	25-02-15	9,9	16,6
5	03-08-14	17,7	31,9	74	11-10-14	16,7	26,4	143	19-12-14	10,2	17,8	212	26-02-15	11,5	20,7
6	04-08-14	19,7	29,9	75	12-10-14	16,5	23,6	144	20-12-14	9,6	18	213	27-02-15	11,8	20,8
7	05-08-14	18,6	30,3	76	13-10-14	14,4	21,2	145	21-12-14	10,3	16,7	214	28-02-15	10,1	18
8	06-08-14	20,5	29,9	77	14-10-14	13,8	20,7	146	22-12-14	9,9	16,9	215	01-03-15	9,1	19,6
9	07-08-14	20	29,9	78	15-10-14	15,4	24,1	147	23-12-14	9,8	17	216	02-03-15	9,9	20,4
10	08-08-14	20,1	30,7	79	16-10-14	14,9	24,9	148	24-12-14	9,5	16,3	217	03-03-15	10,1	19,9
11	09-08-14	19,7	33,2	80	17-10-14	15,3	26,1	149	25-12-14	9,3	16,7	218	04-03-15	11,5	16,4
12	10-08-14	20,2	31,2	81	18-10-14	16,9	28	150	26-12-14	9,9	16,5	219	05-03-15	6,6	14,9
13	11-08-14	19,8	33,3	82	19-10-14	23,1	29,1	151	27-12-14	8,3	15,2	220	06-03-15	7,3	16,4
14	12-08-14	21	30,8	83	20-10-14	18,9	29,3	152	28-12-14	9	19,9	221	07-03-15	7,5	16,8
15	13-08-14	20,3	30,5	84	21-10-14	17	25,3	153	29-12-14	7,4	14,7	222	08-03-15	7	17,3
16	14-08-14	22,3	31,1	85	22-10-14	17,5	28,6	154	30-12-14	5,4	13,8	223	09-03-15	8,3	17,4
17	15-08-14	22,9	29,3	86	23-10-14	17,7	24,2	155	31-12-14	6,1	13,8	224	10-03-15	7,8	20,1
18	16-08-14	23,5	29,2	87	24-10-14	16,2	26,6	156	01-01-15	6,8	15,5	225	11-03-15	8,5	19,7
19	17-08-14	23,5	29,4	88	25-10-14	16,9	26,5	157	02-01-15	8,1	16,3	226	12-03-15	9,1	19,9
20	18-08-14	21,6	30,9	89	26-10-14	18	27,5	158	03-01-15	6,9	17,2	227	13-03-15	10,1	18,5
21	19-08-14	20,5	27,2	90	27-10-14	17,2	26,3	159	04-01-15	6,7	17,3	228	14-03-15	10	15,9
22	20-08-14	20,5	29,2	91	28-10-14	16,7	24	160	05-01-15	8,3	17,1	229	15-03-15	9,7	16,6
23	21-08-14	20,8	30	92	29-10-14	16,1	24	161	06-01-15	8,3	15,4	230	16-03-15	9,9	17,6
24	22-08-14	20,9	29,1	93	30-10-14	16,3	25,9	162	07-01-15	8,5	16,7	231	17-03-15	9,3	15,9
25	23-08-14	21,1	29,9	94	31-10-14	16,3	23,7	163	08-01-15	8,7	16,3	232	18-03-15	9,4	15
26	24-08-14	22,4	29,8	95	01-11-14	16,1	24	164	09-01-15	8,3	16,4	233	19-03-15	9,7	19,8
27	25-08-14	21,2	30,6	96	02-11-14	16,1	23	165	10-01-15	7,2	18,8	234	20-03-15	8,8	17,2
28	26-08-14	21,1	31,8	97	03-11-14	15,5	20,5	166	11-01-15	9,1	18,1	235	21-03-15	9,4	17,3
29	27-08-14	20,6	35,8	98	04-11-14	11,7	18,7	167	12-01-15	11,3	17,3	236	22-03-15	9	18,1
30	28-08-14	21,8	30,9	99	05-11-14	10,5	19,1	168	13-01-15	10,3	17,3	237	23-03-15	10,5	18,7
31	29-08-14	22,8	31,2	100	06-11-14	11,9	19,7	169	14-01-15	11,1	18,3	238	24-03-15	8,8	14,4
32	30-08-14	22,6	30,5	101	07-11-14	11,4	20,5	170	15-01-15	9,9	16,1	239	25-03-15	8,1	15,5
33	31-08-14	22,6	29,1	102	08-11-14	13,8	18,9	171	16-01-15	9,1	16,2	240	26-03-15	7,5	16,8
34	01-09-14	22,3	29,9	103	09-11-14	12	19	172	17-01-15	6,4	14,9	241	27-03-15	11,4	22,8
35	02-09-14	21,8	33,9	104	10-11-14	10,7	18,9	173	18-01-15	7,1	12,1	242	28-03-15	13,6	24,2
36	03-09-14	22,3	32,2	105	11-11-14	11,1	13,9	174	19-01-15	8	14,2	243	29-03-15	12,1	26,5
37	04-09-14	20,9	31,9	106	12-11-14	12,2	19,6	175	20-01-15	7,4	13,9	244	30-03-15	14,5	27,5
38	05-09-14	20,9	30,7	107	13-11-14	13,5	19,6	176	21-01-15	6,8	13,4	245	31-03-15	14,2	29,1
39	06-09-14	21,5	29,7	108	14-11-14	14,7	18,6	177	22-01-15	6,8	15,6	246	01-04-15	13,4	23,3
40	07-09-14	20,5	28,4	109	15-11-14	12,2	19,6	178	23-01-15	8,6	16,7	247	02-04-15	11,8	18,2
41	08-09-14	20	30,1	110	16-11-14	10,8	18,6	179	24-01-15	8	16,7	248	03-04-15	10,8	18,9
42	09-09-14	21	29,7	111	17-11-14	9,8	18,3	180	25-01-15	6	18,3	249	04-04-15	11,2	17,7
43	10-09-14	21,8	29,5	112	18-11-14	10,4	18,6	181	26-01-15	7,5	16,7	250	05-04-15	12,3	19,8
44	11-09-14	20,5	27,6	113	19-11-14	10,8	18,3	182	27-01-15	8,1	15,7	251	06-04-15	12,5	18,3
45	12-09-14	20,2	28,7	114	20-11-14	12,9	23,1	183	28-01-15	8,3	17,4	252	07-04-15	13	17,1
46	13-09-14	18,8	28,8	115	21-11-14	18	21,9	184	29-01-15	7,3	16,2	253	08-04-15	12,3	20,2
47	14-09-14	17,2	27,8	116	22-11-14	19,4	24,6	185	30-01-15	11,3	20,1	254	09-04-15	11,4	18,1
48	15-09-14	18,1	27,8	117	23-11-14	17,9	23,3	186	31-01-15	10,1	21,1	255	10-04-15	10,4	17,9
49	16-09-14	17,6	28,4	118	24-11-14	15,1	22,1	187	01-02-15	5,6	14,6	256	11-04-15	12,3	16,4
50	17-09-14	18,8	26,8	119	25-11-14	13,4	21,4	188	02-02-15	7,7	14,7	257	12-04-15	11,8	23,5
51	18-09-14	17,9	25,9	120	26-11-14	12,1	18,8	189	03-02-15	9,2	17,2	258	13-04-15	18,1	26,9
52	19-09-14	19,2	27,2	121	27-11-14	11,7	18	190	04-02-15	5	14	259	14-04-15	15	27,4
53	20-09-14	19,9	28,9	122	28-11-14	12,4	18,2	191	05-02-15	3,2	13,2	260	15-04-15	13,2	18,1
54	21-09-14	20,4	31,9	123	29-11-14	11,9	17,6	192	06-02-15	5,2	13,1	261	16-04-15	12,6	18,5
55	22-09-14	17,9	26	124	30-11-14	11,1	17,8	193	07-02-15	6,5	13,2	262	17-04-15	12,6	23
56	23-09-14	16,2	24	125	01-12-14	12,8	19,3	194	08-02-15	6,2	12,8	263	18-04-15	13,6	21,7
57	24-09-14	16,1	24,5	126	02-12-14	11,7	18,3	195	09-02-15	6,5	14,8	264	19-04-15	12,2	21,7
58	25-09-14	18,5	27,3	127	03-12-14	10,7	17,3	196	10-02-15	10,2	14,7	265	20-04-15	13,6	21,8
59	26-09-14	20,3	27,5	128	04-12-14	9,2	16,2	197	11-02-15	8,9	17,1	266	21-04-15	15,4	24,7
60	27-09-14	20	26	129	05-12-14	10,1	17,6	198	12-02-15	9,7	11,7	267	22-04-15	14,8	20,8
61	28-09-14	19,5	26,3	130	06-12-14	10,4	17,5	199	13-02-15	8,5	15,2	268	23-04-15	12,7	21,8
62	29-09-14	16,5	24,1	131	07-12-14	8	16,6	200	14-02-15	8,4	14,9	269	24-04-15	12,9	20,2
63	30-09-14	18,6	27,1	132	08-12-14	9,1	16,8	201	15-02-15	10,3	19,2	270	25-04-15	13,6	21
64	01-10-14	19,5	26,7	133	09-12-14	9,4	16,9	202	16-02-15	9,1	19,1	271	26-04-15	14,4	21,7
65	02-10-14	21	27,2	134	10-12-14	9,2	15,9	203	17-02-15	8	12,6	272	27-04-15	13,3	21,6
66	03-10-14	18,9	27,1	135	11-12-14	8,2	16,2	204	18-02-15	11,1	15,5	273	28-04-15	13,9	23,5
67	04-10-14	18,5	25,2	136	12-12-14	7,6	16,4	205	19-02-15	11,6	16,6	274	29-04-15	12,6	21,8
68	05-10-14	18,6	24,9	137	13-12-14	11,9	17,5	206	20-02-15	8,9	15,9	275	30-04-15	14,1	22,8

*DDT – días después de trasplante.

Tab. IV.14.3. Grado de micorrización, altura, diámetro de tallo y cantidad de flores activa por planta

Parámetro:	Grado de micorrización, %	Altura de plantas, cm				Diámetro de tallo a 20 cm del suelo, mm		Cantidad de flores activas por una planta			
Fecha:	30/4/15 275DDT*	29/8/14 31DDT	26/9/14 59DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	27/10/14 90DDT	30/4/15 275DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT
CONTROL (C)	0	45,8	105,0	182,4	207,2	13,9	26,1	13,1	8,0	4,8	9,5
ABONADO (A)	0	50,6	116,4	194,2	217,5	14,7	26,8	13,1	8,2	5,3	9,5
GIMU (G)	0	49,5	113,7	191,0	214,6	15,1	28,2	14,7	9,0	5,7	11,6
Dif.abs. G-C	0	3,7	8,7	8,6	7,4	1,2	2,1	1,65	1,0	0,9	2,1
Dif.abs. G-A	0	-1,1	-2,7	-3,2	-2,85	0,4	1,4	1,6	0,8	0,4	2,1
Dif.rel. G/C, %	NA**	8,14	8,26	4,74	3,57	8,63	8,07	12,64	13,21	18,95	21,58
Dif.rel. G/A, %	NA	-2,22	-2,30	-1,65	-1,31	2,70	5,26	12,21	10,43	7,62	22,22

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL (C)	a	b	b	b	b	c	c	b	a	b	b
ABONADO (A)	a	a	a	a	a	b	b	b	a	ab	b
GIMU (G)	a	a	a	a	ab	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	0	1,1484	1,1674	1,2908	1,2879	0,1384	0,4506	0,1458	0,5443	0,2739	0,6567
ABONADO (A)	0	0,9245	1,8678	2,7092	2,561	0,0494	0,6326	0,1871	0,4783	0,25	0,3391
GIMU (G)	0	0,8876	1,7276	2,0418	3,0655	0,1054	0,4395	0,3391	0,1768	0,3221	0,2894

Valor P	-	0,0023	0,0005	0,012	0,0578	<0,00005	0,0003	0,0027	0,1379	0,0308	0,0024
---------	---	--------	--------	-------	--------	----------	--------	--------	--------	--------	--------

*DDT – días después de trasplante. **NA – cálculo no admitido.

Fig. IV.14.6. Altura de plantas, cm

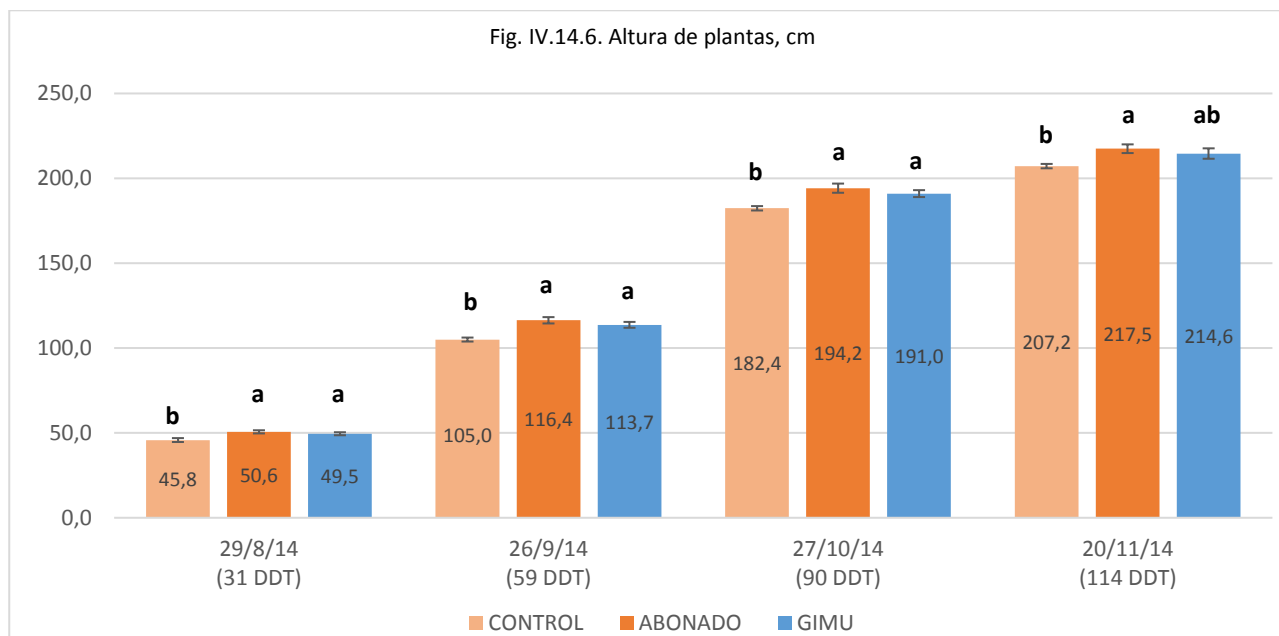
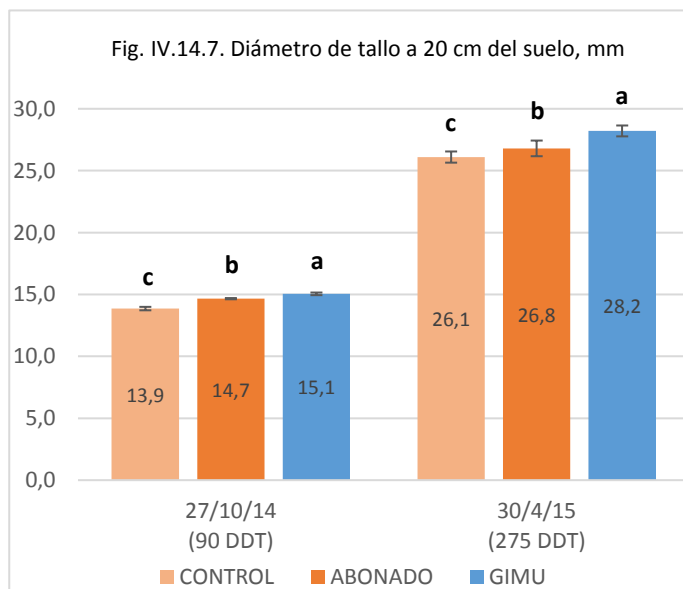


Fig. IV.14.7. Diámetro de tallo a 20 cm del suelo, mm



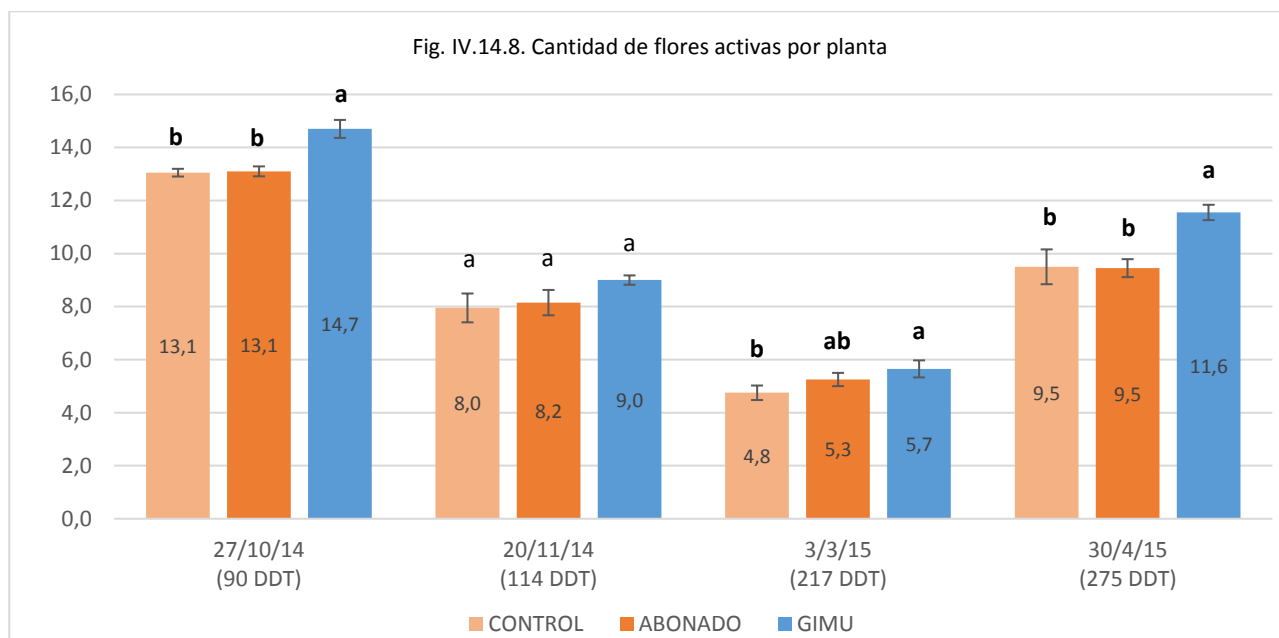
En este ensayo no han sido detectadas micorrizas en ninguna variante (Tab. IV.14.3). Este hecho se podría explicar por un muestreo inadecuado (las muestras de raíces se cogieron cerca de la planta 5-20 cm de la distancia del tronco y a una profundidad de 0 a 15 cm), donde las micorrizas podrían estar presentes en otras zonas del sistema radicular más alejadas del tronco. La otra versión es que no hay micorrizas en ninguna raíz de pimientos muestreados debido a una concentración excesiva de fosfatos solubles a la hora de aplicar GIMU y en 14 días posteriores después de su aplicación. Las concentraciones altas de fosfatos solubles afectan negativamente el establecimiento de micorrizas en las plantas. Cuanto más altas es la concentración – menor presencias de micorrizas se observa hasta

llegar a un nivel cuando la colonización micorrícica puede ser nula. La concentración alta de fosfatos puede quedar

después del ciclo de cultivo anterior o con la aplicación de abonos fosfóricos por agricultor en las fechas indicadas, pero no comunicadas. También la aplicación de fungicidas vía riego en estas mismas fechas podría provocar la muerte de los propágulos del hongo micorrízico arbuscular de GIMU.

En 4 fechas (31, 59, 90 y 114 DDT) se realizaron las mediciones de la altura de plantas (Fig. IV.14.5, IV.14.6). La menor altura tuvo la variante CONTROL, la mayor – las variantes ABONADO y GIMU. La aplicación de GIMU permite tener una altura de plantas estadísticamente similar a la aplicación de abonos fosforados en primeras dos semanas de cultivo (Fig. IV.14.6).

El diámetro de tronco ha sido el mayor con la aplicación de GIMU (Fig. IV.14.7), seguida por variante ABONADO y luego por CONTROL.



Tab. IV.14.4. Cantidad de frutos cuajados, en fase de engorde y con fisiopatías por planta

Parámetro:	Cantidad de frutos recién cuajados por planta				Cantidad de frutos en fase de engorde (con calibre ≤50mm) por planta				Cantidad de frutos con fisiopatías (con calibre >50mm) por planta
	Fecha: 27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	30/4/15 275DDT
CONTROL (C)	6,6	7,5	3,2	4,1	7,4	13,1	12,1	5,3	5,3
ABONADO (A)	6,9	7,7	3,2	4,3	8,0	13,0	11,5	5,4	5,4
GIMU (G)	7,8	8,2	3,4	4,7	8,7	14,5	12,3	4,5	5,0
Dif.abs. G-C	1,2	0,7	0,2	0,6	1,3	1,4	0,2	-0,8	-0,3
Dif.abs. G-A	0,9	0,5	0,2	0,4	0,7	1,5	0,8	-0,9	-0,4
Dif.rel. G/C, %	19,08	9,33	6,25	14,63	17,57	10,31	1,66	-15,24	-5,66
Dif.rel. G/A, %	13,87	6,49	7,94	10,59	8,75	11,15	6,52	-17,59	-6,54

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05								
CONTROL (C)	b	b	a	a	b	a	a	ab	ab
ABONADO (A)	b	b	a	a	ab	a	a	a	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	b	b

Variante	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL (C)	0,3742	0,285	0,2784	0,2693	0,4228	0,6255	0,3298	0,5	0,3482
ABONADO (A)	0,2806	0,2669	0,3317	0,285	0,4108	0,8254	0,8839	0,6874	0,3317
GIMU (G)	0,2291	0,0935	0,1871	0,2151	0,3657	0,4962	0,9937	0,6195	0,3536

Valor P	0,0029	0,0286	0,6629	0,1736	0,0108	0,3831	0,5392	0,0543	0,0596
---------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------

*DDT – días después de trasplante.

En 4 fechas (90, 114, 217 y 275 DDT) se realizaron las mediciones de la cantidad de flores activas (Fig. IV.14.8, IV.14.9), frutos recién cuajados (Fig. IV.14.9), frutos en fase de engorde (con calibre ≤50mm) (Fig. IV.14.10), frutos verdes con calibre >50mm (Fig. IV.14.14), frutos y flores abortados (Fig. IV.14.18), frutos y flores sin abortar (Fig. IV.14.19), frutos y flores totales producidos por una planta (Fig. IV.14.20). También se midieron la cantidad de frutos con fisiopatías (>50 mm, 275 DDT, Fig. IV.14.12, IV.14.13) y frutos rojos comerciales (217 y 275 DDT, Fig. IV.14.15, IV.14.16).

La mayor cantidad de flores activas se observó en la variante GIMU (Fig. 8) en tres fechas de mediciones (90, 217, 275 DDT). A 114 DDT no hubo diferencias estadísticamente significativas entre todas variantes. Entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa en las cuatro fechas de mediciones.

La mayor cantidad de frutos recién cuajados se observó en la variante GIMU (Tab. IV.14.4, Fig. IV.14.9, IV.14.10) en dos fechas de mediciones (90 y 114 DDT). A 217 y 275 DDT no hubo diferencias estadísticamente significativas entre todas variantes. Entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa en las cuatro fechas de mediciones.

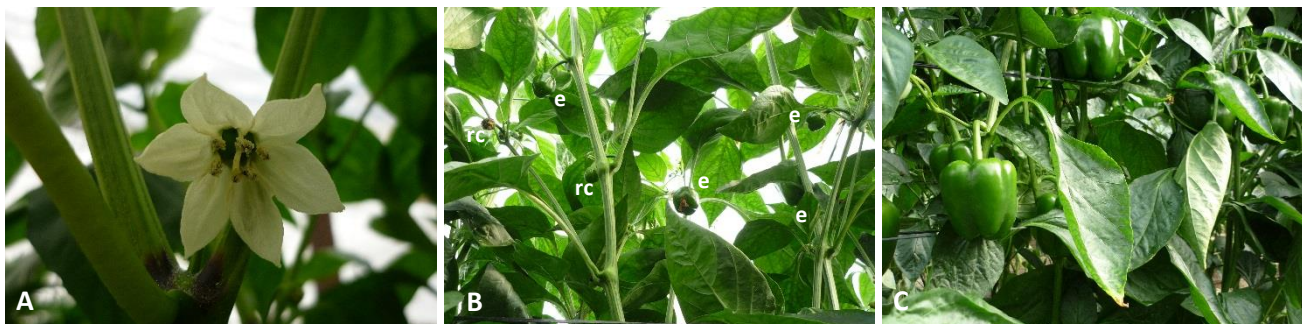


Fig. IV.14.9. Aspecto de las plantas de pimientos con sus órganos reproductivos: A – flor activa, B – frutos recién cuajados (rc) y frutos en fase de engorde (e), C – frutos verdes con calibres >50mm.

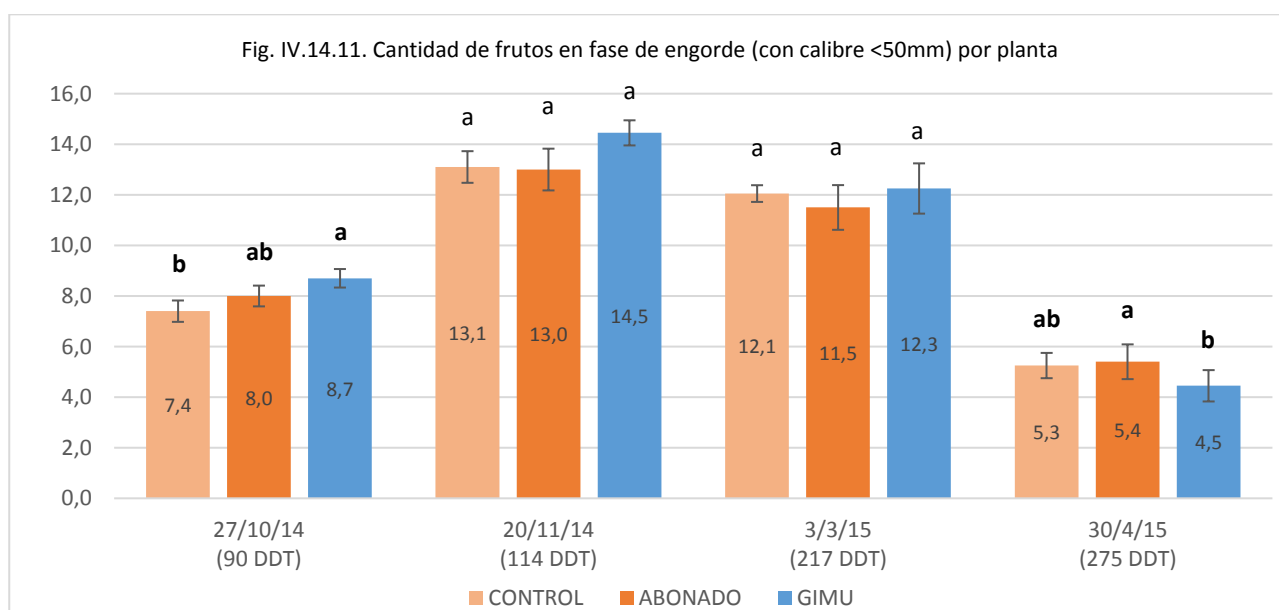
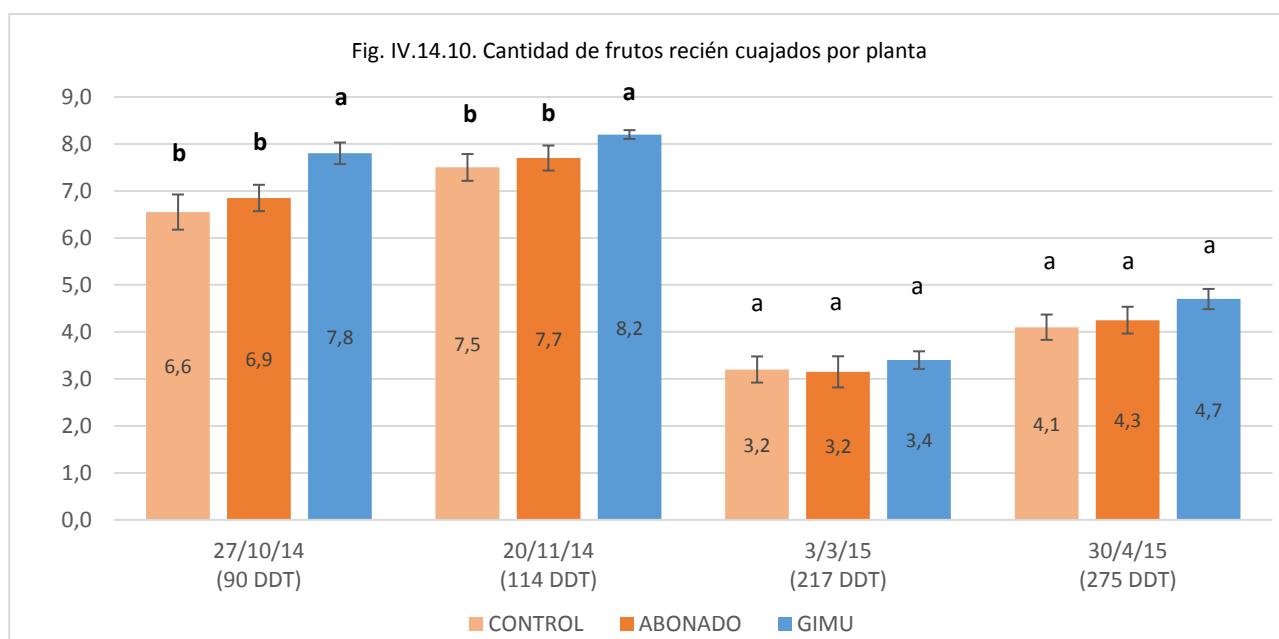




Fig. IV.14.12. Aspecto del cultivo de pimiento y los frutos en fase de engorde al final del ensayo (30/4/15, 275 DDT). Se aprecia el estado de agotamiento del cultivo y gran cantidad de frutos con fisiopatías (f) (deformaciones llamadas "galleta").

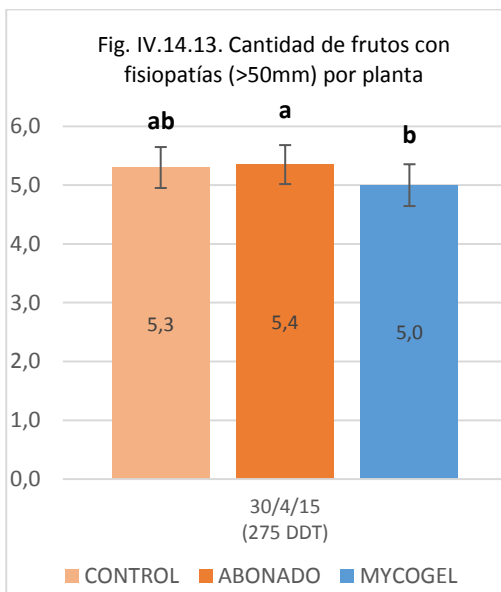


Fig. IV.14.14. Frutos con fisiopatías ("galletas") con calibre >50mm, marcados con flechas (30/4/15, 275 DDT).

Para el parámetro de la cantidad de frutos en fase de engorde con el calibre ≤ 50 mm en la primera fecha de mediciones (90 DDT) el mayor valor tuvo la variante GIMU y el menor – CONTROL (Fig. IV.14.11, IV.14.12). A 114 y 217 DDT no hubo diferencias estadísticamente significativas entre las variantes. Al final del ensayo (275 DDT) la variante GIMU tuvo la menor cantidad de frutos en fase de engorde y la variante ABONADO tuvo la mayor cantidad. Entre estos frutos hubo gran cantidad de frutos con fisiopatías (frutos deformados llamados "galletas") – no se contabilizaron por separado (Fig. IV.14.12).

La cantidad de frutos recolectados con fisiopatías (>50 mm) fue la mayor en la variante ABONADO y la menor – en la variante GIMU (Fig. IV.14.13, IV.14.14).

La cantidad de frutos verdes por planta (Tab. IV.14.5, Fig. IV.14.15) era nula en las tres variantes 90 DDT y la mayor en la variante GIMU en tres fechas posteriores (114, 217, 275 DDT). Las variantes CONTROL y ABONADO no tuvieron diferencias significativas entre ellas.

La cantidad de frutos rojos recolectados fue la mayor con GIMU en dos fechas de mediciones – 217, 275 DDT (Fig. IV.14.16, IV.14.17).

Las cantidades totales de frutos comerciales, frutos con peso medido, frutos sin abortar incluyendo cuajados fue la mayor para la variante GIMU (Fig. IV.14.18), mientras que entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencias significativas.

La cantidad de frutos y flores abortados por planta fue la menor en la variante GIMU (Tab. IV.14.6, Fig. IV.14.19) en las cuatro fechas de mediciones (90, 114, 217, 275 DDT) llegando hasta 35% por debajo de CONTROL y 31% por debajo de la variante ABONADO (114 DDT), en las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencias significativas. Estos datos demuestran el poder del tratamiento con GIMU fomentar las resistencias de las plantas contra estrés térmico (tanto de calor en el mes de octubre como de frío en los meses de invierno, Tab. IV.14.2, Fig. IV.14.4).

La cantidad de frutos y flores sin abortar por planta fue la mayor en la variante GIMU (Fig. IV.14.20) en las cuatro fechas de mediciones, entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencias significativas.

Tab. IV.14.5. Cantidad de frutos por planta

Parámetro:	Frutos verdes con calibre >50mm por planta				Frutos rojos recolectados por planta (datos acumulativos)		Cantidad total de frutos comerciales (rojos más verdes)	Cantidad total de frutos con peso medido (comerciales + fisiopatías + engorde)	Cantidad total de frutos sin abortar incluyendo cuajados
	Fecha:	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	30/4/15 275DDT	30/4/15 275DDT
Variante									
CONTROL (C)		0,0	7,9	10,0	5,5	9,3	14,1	19,5	30,1
ABONADO (A)		0,0	8,0	10,1	5,9	9,3	13,7	19,6	30,3
GIMU (G)		0,0	8,7	11,7	6,7	10,3	16,0	22,7	32,1
Dif.abs. G-C		0	0,8	1,7	1,2	1,0	1,9	3,2	2,0
Dif.abs. G-A		0	0,7	1,6	0,8	1,0	2,25	3,1	1,8
Dif.rel. G/C, %		NA	10,13	17,09	22,94	11,35	13,52	16,15	6,82
Dif.rel. G/A, %		NA	8,75	15,35	14,53	11,35	16,42	15,86	6,51

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$								
CONTROL (C)	a	b	b	b	b	b	b	b	b
ABONADO (A)	a	b	b	b	b	b	b	b	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL (C)	0	0,2318	0,7348	0,599	0,5646	0,4138	0,461	0,7	0,6782
ABONADO (A)	0	0,25	0,4228	0,4717	0,5701	0,3905	0,4287	0,6819	0,8639
GIMU (G)	0	0,3657	0,4975	0,4359	0,5668	0,5668	0,6103	0,8537	0,7391

Valor P	NA	0,0164	0,0157	0,0094	<0,00005	0,0002	0,0003	0,0057	0,0065
---------	----	--------	--------	--------	----------	--------	--------	--------	--------

*DDT – días después de trasplante. **NA – cálculo no admitido.

Fig. IV.14.15. Cantidad de frutos verdes con calibre >50mm por planta

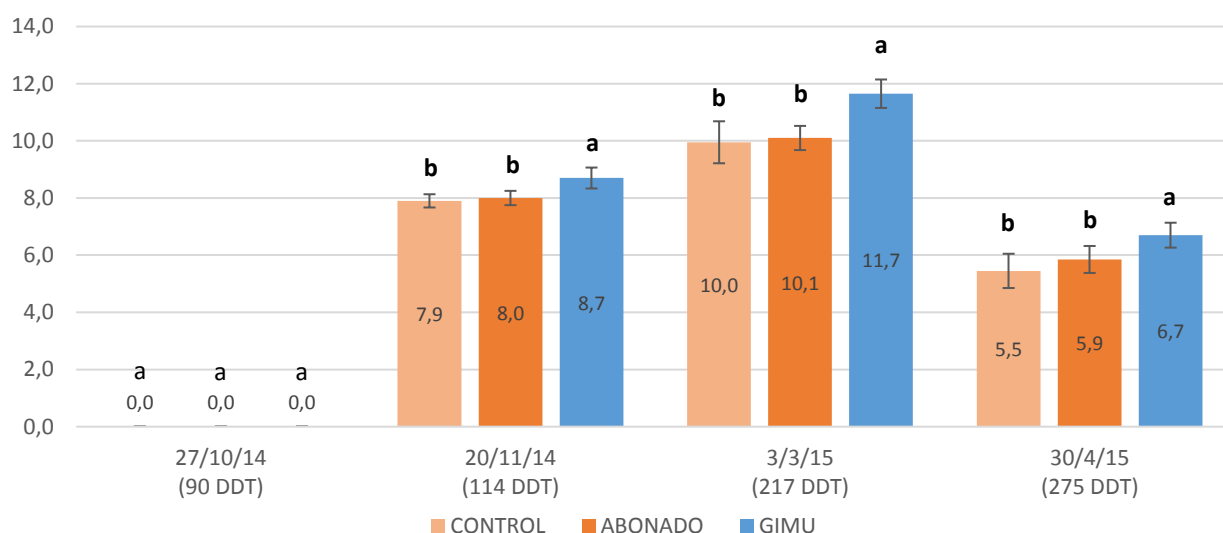


Fig. IV.14.16. Frutos rojos recolectados por planta (datos acumulativos)

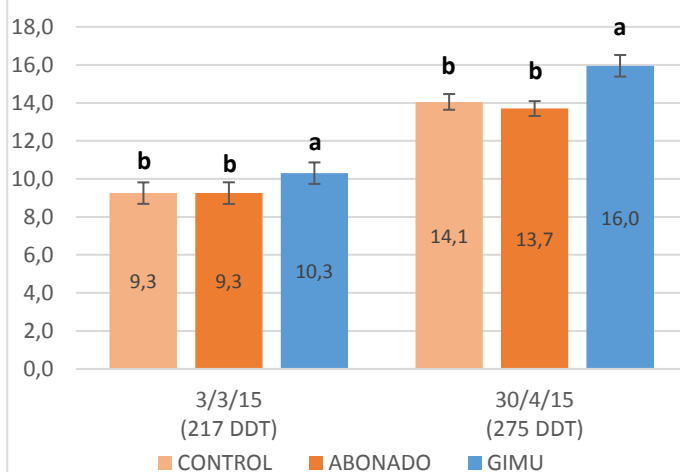
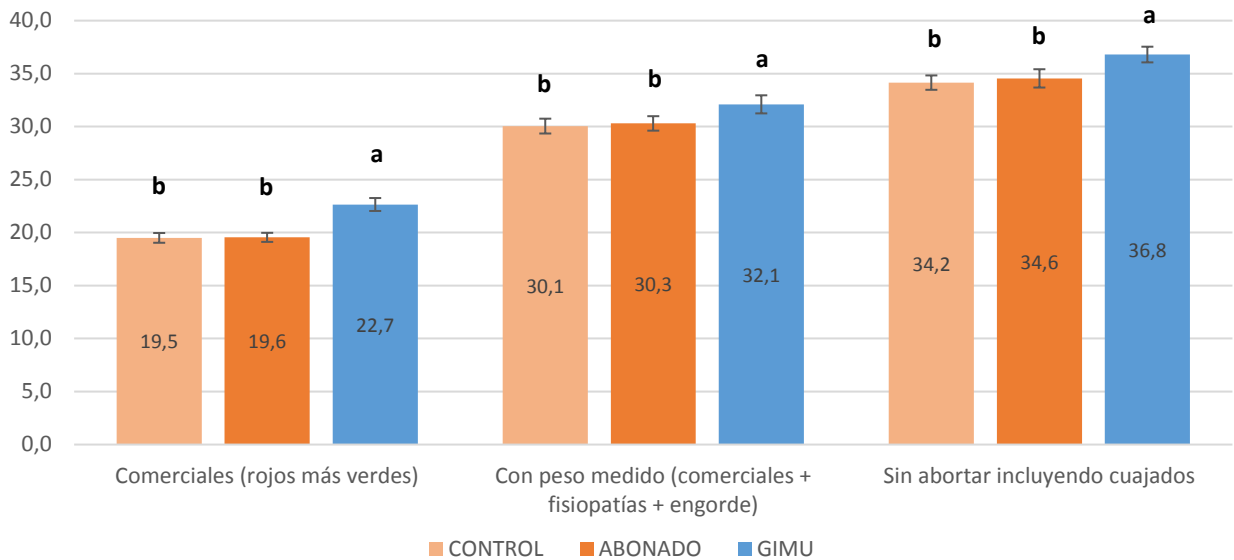


Fig. IV.14.17. Aspecto de los frutos recolectados el día 3 de marzo de 2015 (217 DDT).

Fig. IV.14.18. Cantidad total de frutos por planta



Tab. IV.14.6. Cantidad de frutos y flores sin abortar, abortados y total por planta según las fechas de mediciones

Parámetro:	Cantidad de frutos y flores abortados por planta (datos acumulativos)				Cantidad de frutos y flores sin abortar por planta (datos acumulativos)				Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta (datos acumulativos)			
	Fecha: 27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT
Variante												
CONTROL (C)	2,7	5,4	8,6	9,7	27,0	36,5	39,2	43,7	29,7	41,8	47,8	53,4
ABONADO (A)	2,5	5,1	8,3	9,3	28,0	36,9	39,3	44,0	30,5	42,0	47,6	53,3
GIMU (G)	1,8	3,5	6,3	7,1	31,2	40,4	43,3	48,4	33,0	43,9	49,5	55,4
Dif.abs. G-C	-0,9	-1,85	-2,3	-2,6	4,2	3,9	4,1	4,7	3,3	2,1	1,7	2,0
Dif.abs. G-A	-0,7	-1,6	-2,0	-2,2	3,25	3,5	4,0	4,4	2,5	1,9	1,95	2,1
Dif.rel. G/C, %	-33,96	-34,58	-27,33	-27,32	15,56	10,70	10,33	10,77	11,13	4,90	3,56	3,84
Dif.rel. G/A, %	-30,00	-31,37	-24,70	-24,19	11,63	9,50	10,19	9,89	8,21	4,53	4,10	3,94
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$											
CONTROL (C)	a	a	a	a	b	b	b	b	b	a	b	b
ABONADO (A)	ab	a	a	a	b	b	b	b	b	a	b	b
GIMU (G)	b	b	b	b	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)											
CONTROL (C)	0,2574	0,2031	0,1871	0,2	0,5303	0,8566	0,3742	0,5948	0,7053	0,7391	0,3984	0,528
ABONADO (A)	0,2739	0,2318	0,2151	0,2894	0,3102	0,6643	0,4677	0,7866	0,5268	0,4835	0,4287	0,6586
GIMU (G)	0,1768	0,2372	0,1936	0,1458	0,6955	0,516	0,7583	0,7689	0,7306	0,6828	0,7374	0,8124
Valor P	0,0546	0,0011	0,0001	0,0001	<0,00005	0,0057	0,0003	0,0007	0,0014	0,1013	0,0179	0,0114

*DDT – días después de trasplante.

Fig. IV.14.19. Cantidad de frutos y flores abortados por planta (datos acumulativos)

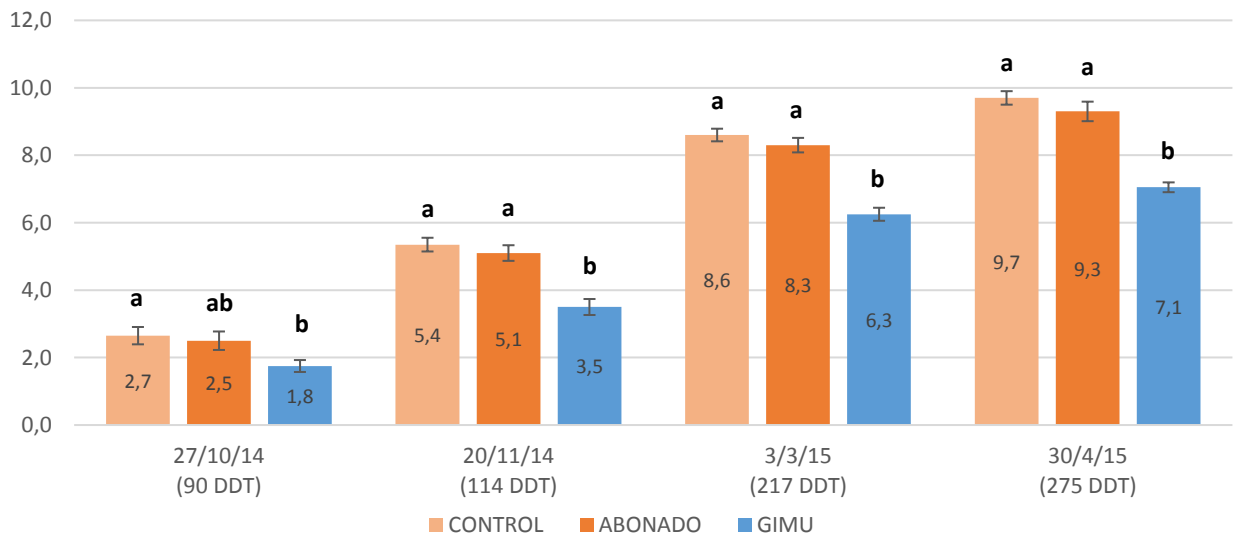
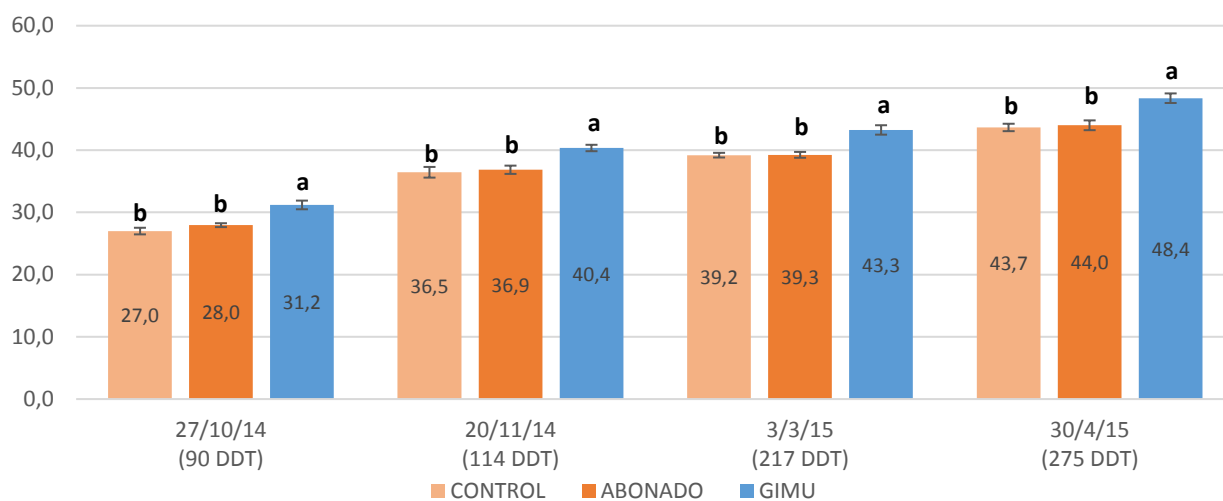
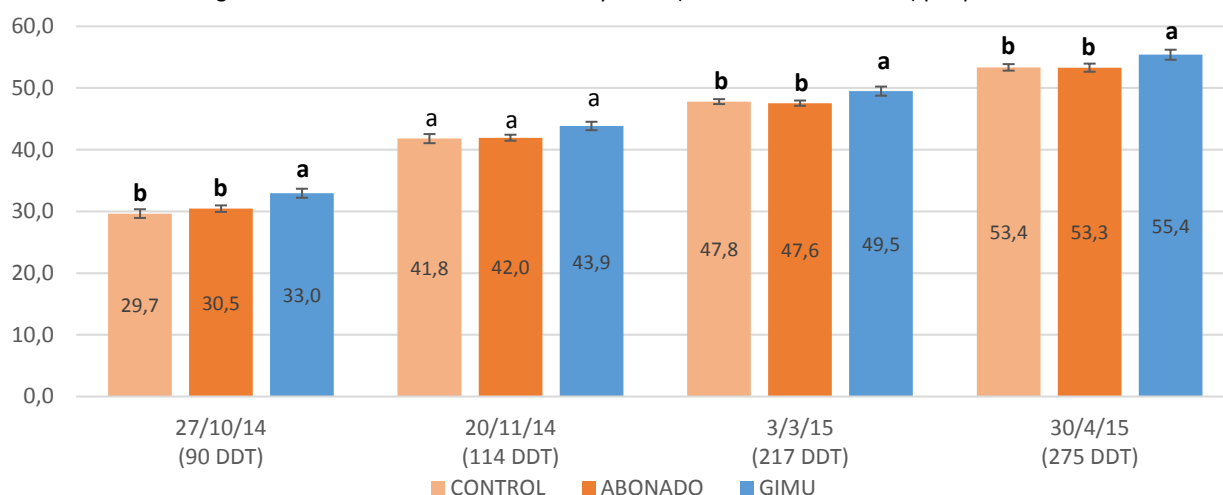


Fig. IV.14.20. Cantidad de frutos y flores sin abortar por planta (datos acumulativos)



La cantidad total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta fue la mayor en la variante GIMU para tres fechas de mediciones (90, 217, 275 DDT) y sin diferencias significativas entre CONTROL y ABONADO (Fig. IV.14.21). A 114 DDT no hubo diferencias significativas entre las variantes.

Fig. IV.14.21. Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta



Tab. IV.14.7. Proporciones de frutos y flores de diferentes categorías por cantidad

Parámetro:	Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %				Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos frente a todos frutos, en los cuales se midió el peso, %				
	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	3/3/15 217DDT	30/4/15 275DDT	Frutos rojos	Frutos verdes	Frutos con fisiopatías	Frutos en fase de engorde ≤50mm	Frutos comerciales (rojos + verdes)
CONTROL (C)	9,0	13,0	18,1	18,2	46,7	18,3	17,6	17,4	65,0
ABONADO (A)	8,4	12,3	17,5	17,5	45,3	19,4	17,7	17,7	64,6
GIMU (G)	5,3	8,0	12,6	12,8	49,7	21,0	15,6	13,7	70,7
Dif.abs. G-C	-3,7	-5,0	-5,5	-5,4	3,0	2,7	-2,0	-3,7	5,7
Dif.abs. G-A	-3,1	-4,3	-4,9	-4,7	4,4	1,6	-2,1	-4,0	6,1
Dif.rel. G/C, %	-40,48	-38,49	-30,11	-29,93	6,25	15,05	-11,62	-20,88	8,72
Dif.rel. G/A, %	-36,09	-35,22	-27,74	-27,10	9,77	8,46	-12,05	-22,23	9,38

Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05									
CONTROL (C)	a	a	a	a	b	b	a	a	b
ABONADO (A)	a	a	a	a	b	ab	a	a	b
GIMU (G)	b	b	b	b	a	a	b	b	a

Error estándar de media (SE Mean)									
CONTROL (C)	0,5839	0,6188	0,3614	0,4478	0,7074	2,2027	0,9433	1,2714	2,0325
ABONADO (A)	0,847	0,6692	0,4658	0,6496	1,1398	1,6925	1,186	1,9651	1,8482
GIMU (G)	0,5308	0,4457	0,3966	0,259	0,9513	1,7175	0,9293	1,5898	2,1514

Valor P	0,012	0,0006	<0,00005	0,0001	0,0033	0,0277	0,0038	0,0149	0,0004
---------	-------	--------	----------	--------	--------	--------	--------	--------	--------

*DDT – días después de trasplante.

Fig. IV.14.22. Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %

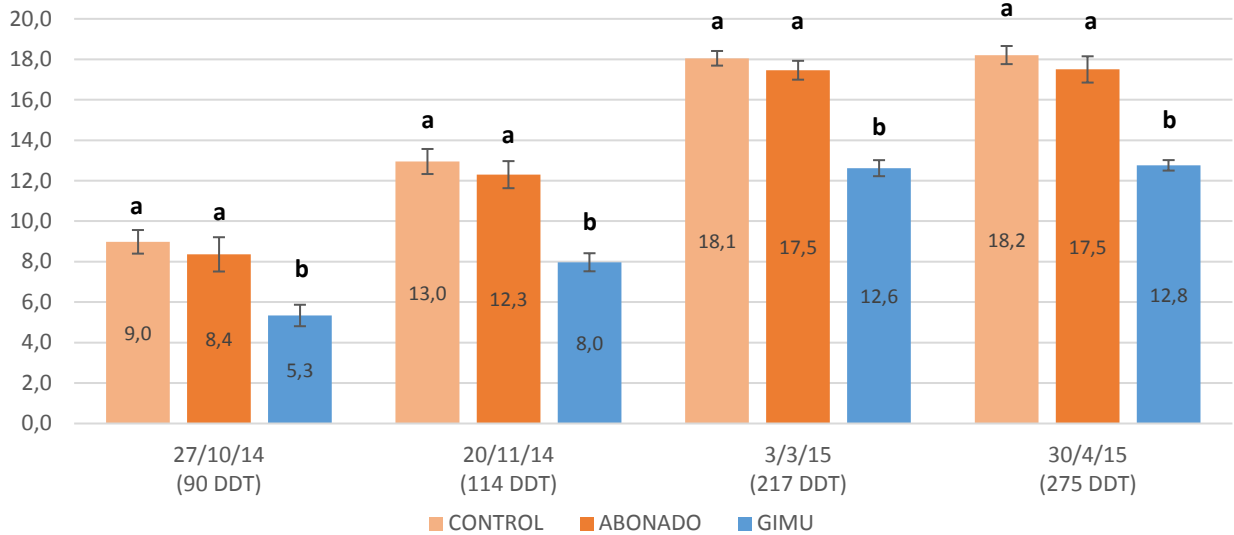


Fig. IV.14.23. Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos frente a todos frutos con peso medido, %

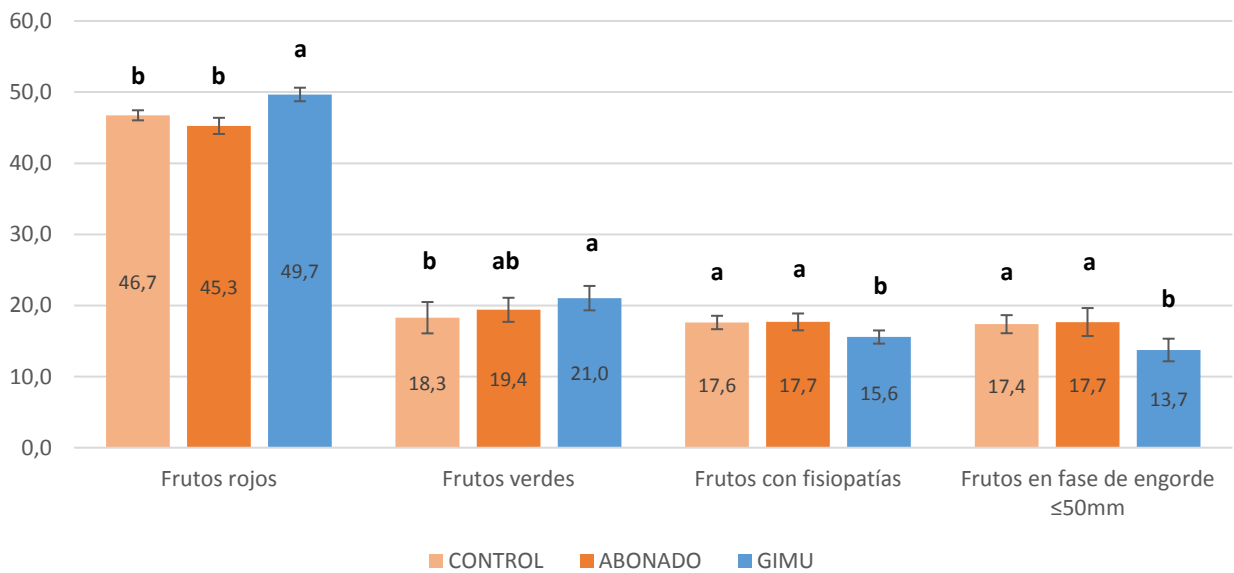


Fig. IV.14.24. Proporción por cantidad de frutos comerciales frente a todos frutos con peso medido, %

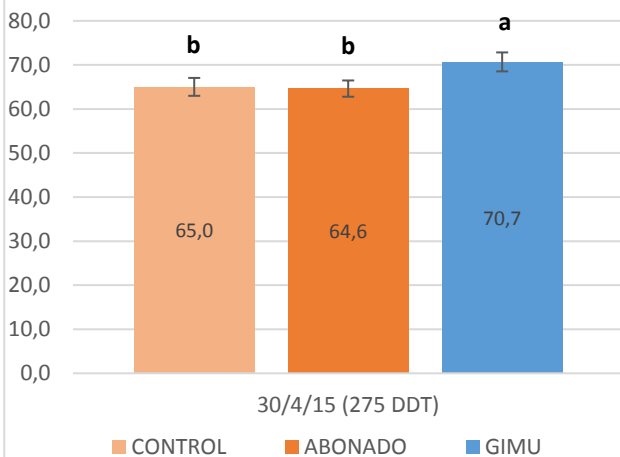
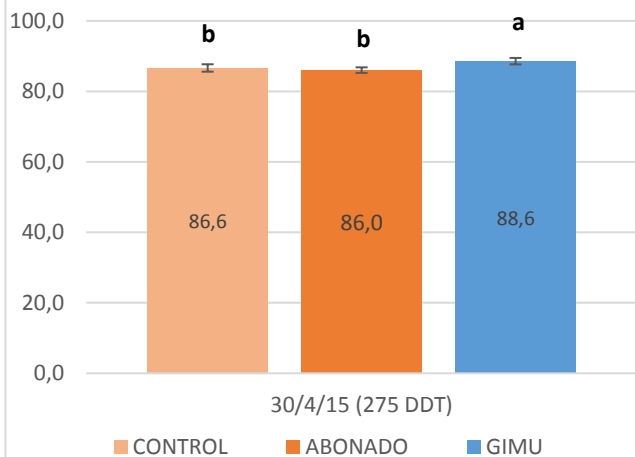


Fig. IV.14.25. Proporción por peso de frutos comerciales frente a todos frutos con peso medido, %



La proporción por cantidad de frutos y flores abortados (Tab. IV.14.7, Fig. IV.14.22) fue la menor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO.

La proporción por cantidad de frutos rojos y frutos verdes recolectados (Fig. IV.14.23) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO. La proporción por cantidad de frutos con fisiopatías y frutos en fase de engorde (Fig. IV.14.23) fue la menor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO. Estos datos demuestran mayor vigor de las plantas tratadas con GIMU frente a otras dos variantes.

La proporción por cantidad de frutos comerciales (Fig. IV.14.24, Tab. IV.14.7) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO. La proporción por peso de frutos comerciales (Fig. IV.14.25, Tab. IV.14.8) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO.

La productividad de frutos rojos recolectados (Fig. IV.14.26, Tab. IV.14.8) fue la mayor en la variante GIMU, mientras que para las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa. La productividad de frutos verdes fue la mayor para la variante GIMU (Fig. IV.14.26), seguida por variante ABONADO y luego por CONTROL. Para los parámetros de productividad de frutos con fisiopatías y frutos en fase de engorde (Fig. IV.14.26) no hubo diferencias significativas entre las variantes.

La productividad total de frutos con pesos medidos (comerciales + fisiopatías + en fase de engorde) fue la mayor para la variante GIMU (Fig. IV.14.27), seguida por variante ABONADO y luego por CONTROL. La productividad de frutos comerciales fue la mayor en la variante GIMU (Fig. IV.14.27) y sin diferencias significativas entre variantes ABONADO y CONTROL.

Tab. IV.14.8. Productividad y proporción por peso de los frutos pesados de diferentes categorías

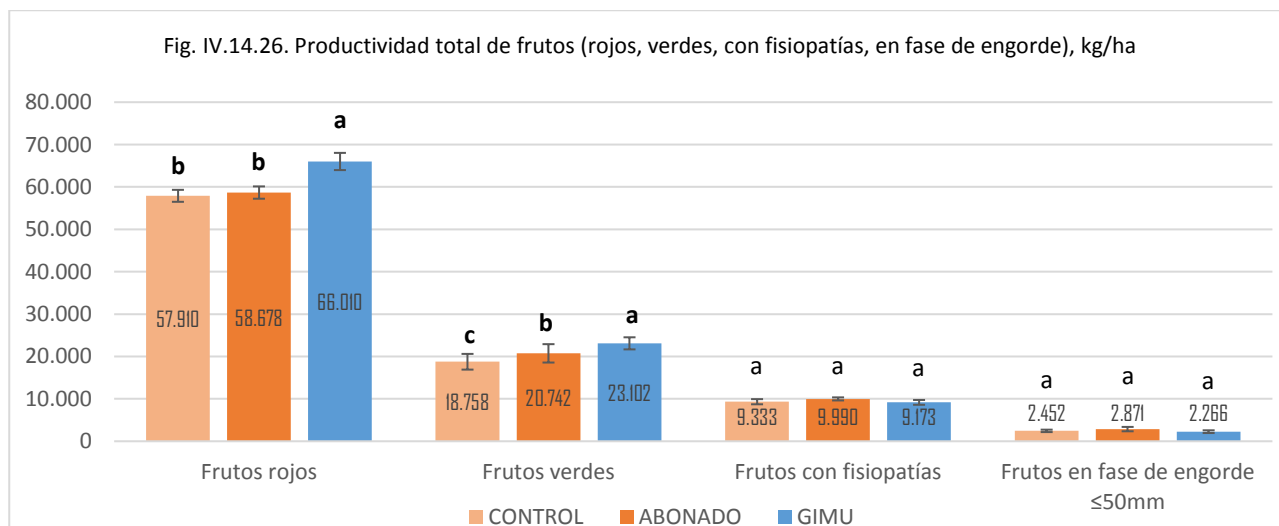
Parámetro:	Productividad total de frutos, kg/ha						Proporción por peso frente a todos frutos con peso medido, %				
Categoría:	Rojos	Verdes	Con fisiopatías	En fase de engorde	Todos con peso medido*	Comerciales (rojos + verdes)	Rojos	Verdes	Con fisiopatías	En fase de engorde	Comerciales (rojos + verdes)
Variante											
CONTROL (C)	57.910	18.758	9.333	2.452	88.453	76.668	65,5	21,1	10,6	2,8	86,6
ABONADO (A)	58.678	20.742	9.990	2.871	92.281	79.420	63,7	22,4	10,9	3,1	86,0
GIMU (G)	66.010	23.102	9.173	2.266	100.551	89.112	65,6	23,0	9,2	2,3	88,6
Dif.abs. G-C	8.100	4.344	-160	-186	12.098	12.444	0,1	1,9	-1,4	-0,5	2,0
Dif.abs. G-A	7.332	2.360	-817	-605	8.270	9.692	1,9	0,6	-1,7	-0,8	2,6
Dif.rel. G/C, %	13,99	23,16	-1,71	-7,59	13,68	16,23	0,15	8,68	-13,30	-18,80	2,23
Dif.rel. G/A, %	12,50	11,38	-8,18	-21,07	8,96	12,20	3,06	2,65	-15,68	-27,06	2,96

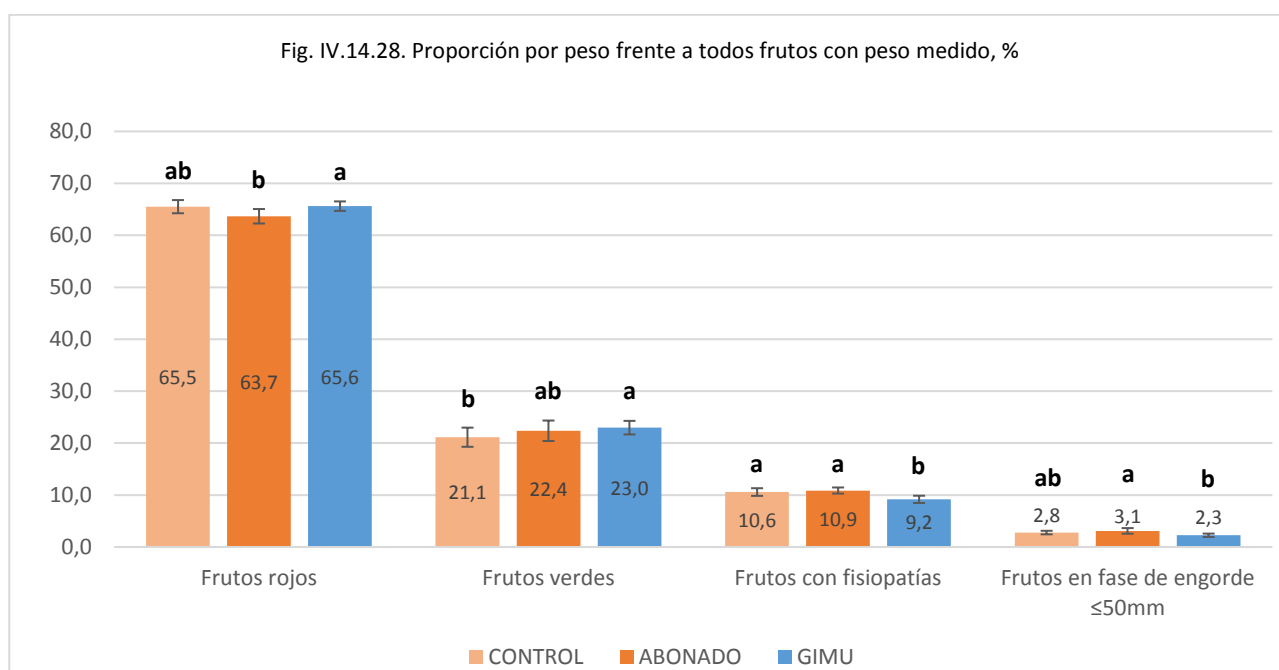
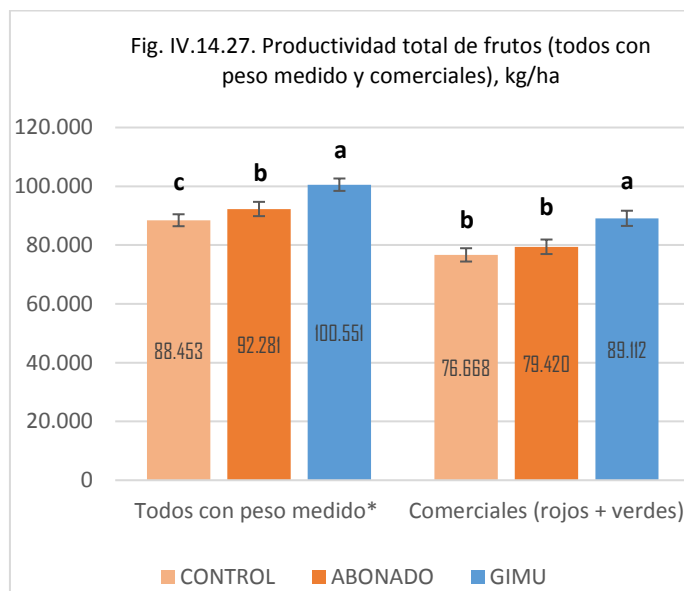
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL (C)	b	c	a	a	c	b	ab	b	a	ab	b
ABONADO (A)	b	b	a	a	b	b	b	ab	a	a	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	b	b	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	1414,8	1852	607,66	287,45	2033,4	2261,4	1,2698	1,8449	0,7355	0,3401	1,0515
ABONADO (A)	1452,1	2167,4	361,45	517,52	2426,2	2468,3	1,3896	1,9722	0,5878	0,5413	0,7881
GIMU (G)	2032	1425	569,56	320,45	2111,2	2586,9	0,9098	1,308	0,7037	0,3243	0,9148

Valor P	<0,00005	0,0031	0,1787	0,1337	<0,00005	<0,00005	0,0814	0,1205	0,0057	0,0635	0,0001
---------	----------	--------	--------	--------	----------	----------	--------	--------	--------	--------	--------

* Frutos rojos + frutos verdes + frutos con fisiopatías + frutos en fase de engorde en el último día del ensayo.





Tab. IV.14.9. Productividad según los calibres de los frutos

Parámetro:	Productividad de frutos rojos por calibres, kg/ha				Productividad de frutos verdes por calibres, kg/ha				Productividad de todos frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres, kg/ha			
	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M
Variante												
CONTROL	717	30.597	25.909	687	988	7.290	9.634	846	1.705	37.887	35.543	1.533
ABONADO	745	33.420	23.702	617	881	8.399	10.819	643	1.626	41.819	34.521	1.260
GIMU	739	35.870	28.807	594	541	10.026	11.516	1.019	1.280	45.896	40.323	1.613
Dif.abs. G-C	22	5.273	2.898	-93	-447	2.736	1.882	173	-425	8.009	4.780	80
Dif.abs. G-A	-6	2.450	5.105	-23	-340	1.627	697	376	-346	4.077	5.802	353
Dif.rel. G/C, %	3,07	17,23	11,19	-13,54	-45,24	37,53	19,53	20,45	-24,93	21,14	13,45	5,22
Dif.rel. G/A, %	-0,81	7,33	21,54	-3,73	-38,59	19,37	6,44	58,48	-21,28	9,75	16,81	28,02
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05											
CONTROL (C)	a	b	b	a	a	b	b	a	a	b	b	a
ABONADO (A)	a	ab	b	a	a	ab	ab	a	a	ab	b	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)											
CONTROL (C)	439,16	1515	1404	103,69	648,7	764,75	1428,4	313,66	509,39	1876,7	1877,5	381,66
ABONADO (A)	461,37	2679	2111,3	286,25	360,21	1669	839,96	298,25	498,85	3480,5	2403,3	400,02
GIMU (G)	452,74	2449,3	1615,8	175,48	340,78	878,98	1352,9	287,54	651,88	2860,6	2095,8	223,1
Valor P	0,999	0,0535	0,0063	0,9336	0,8404	0,0422	0,0488	0,6614	0,848	0,0132	0,0034	0,5452

Fig. IV.14.29. Productividad de frutos rojos por calibres, kg/ha

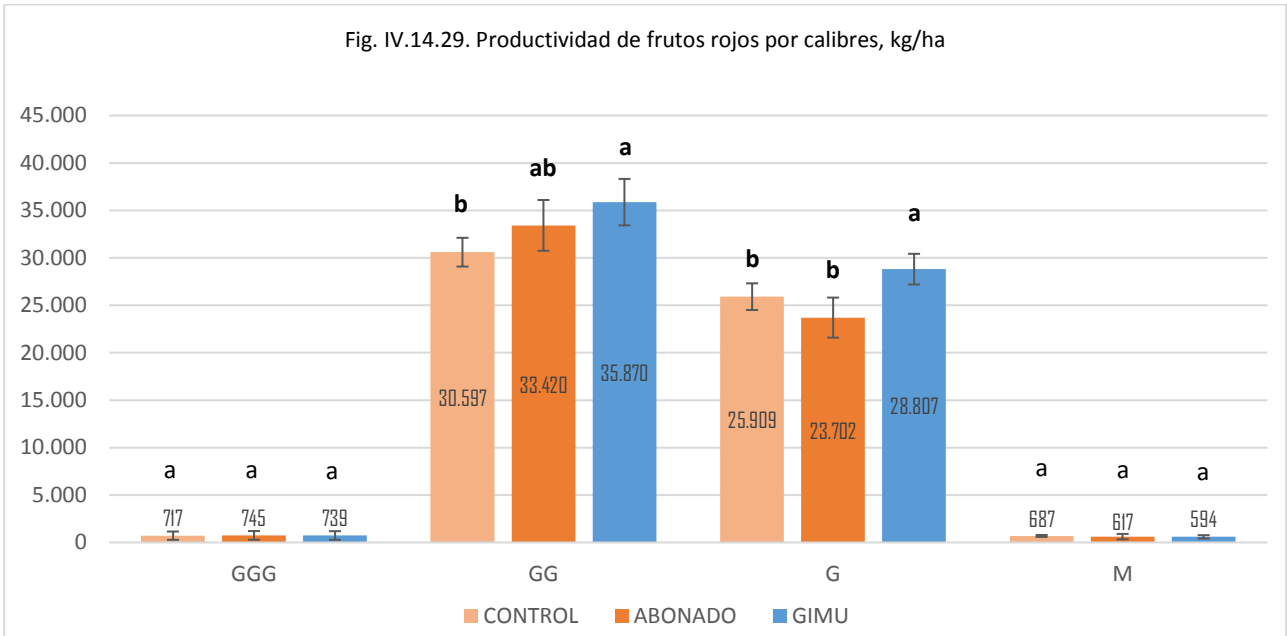


Fig. IV.14.30. Productividad de frutos verdes por calibres, kg/ha

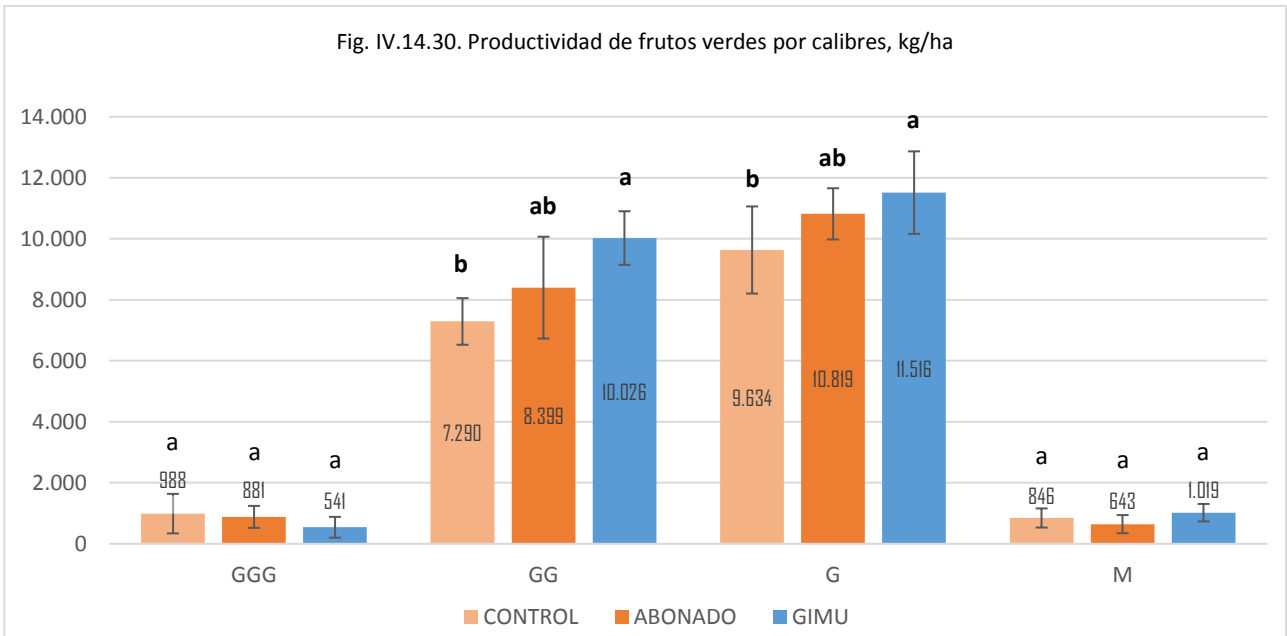
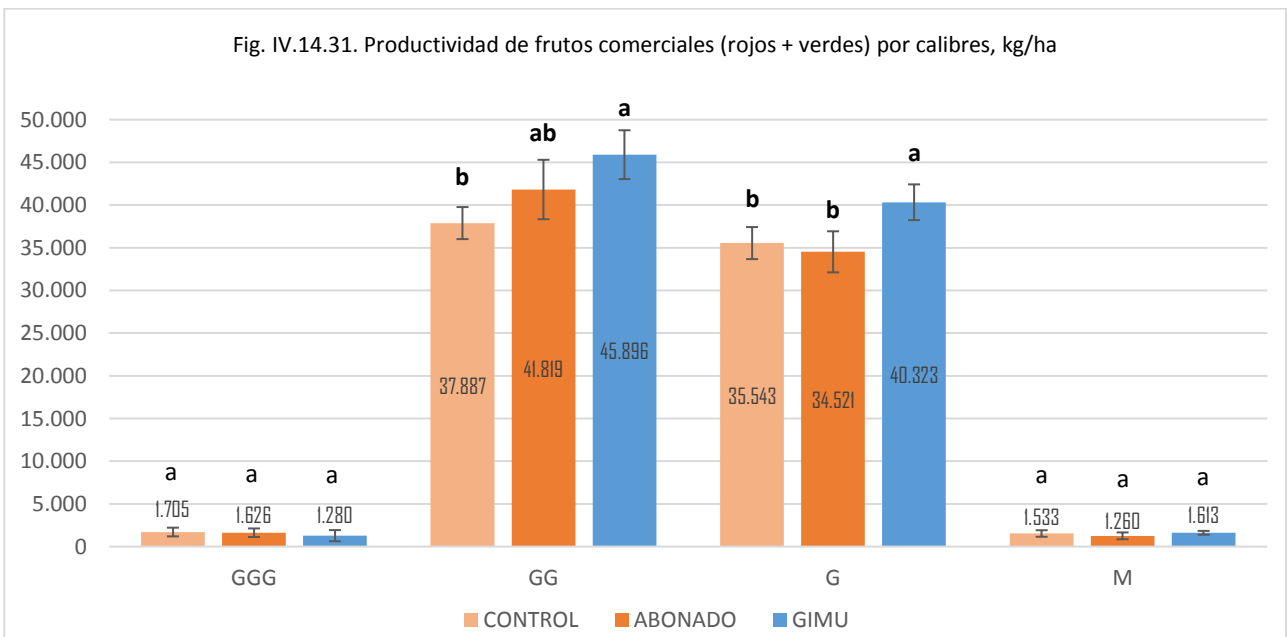


Fig. IV.14.31. Productividad de frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres, kg/ha



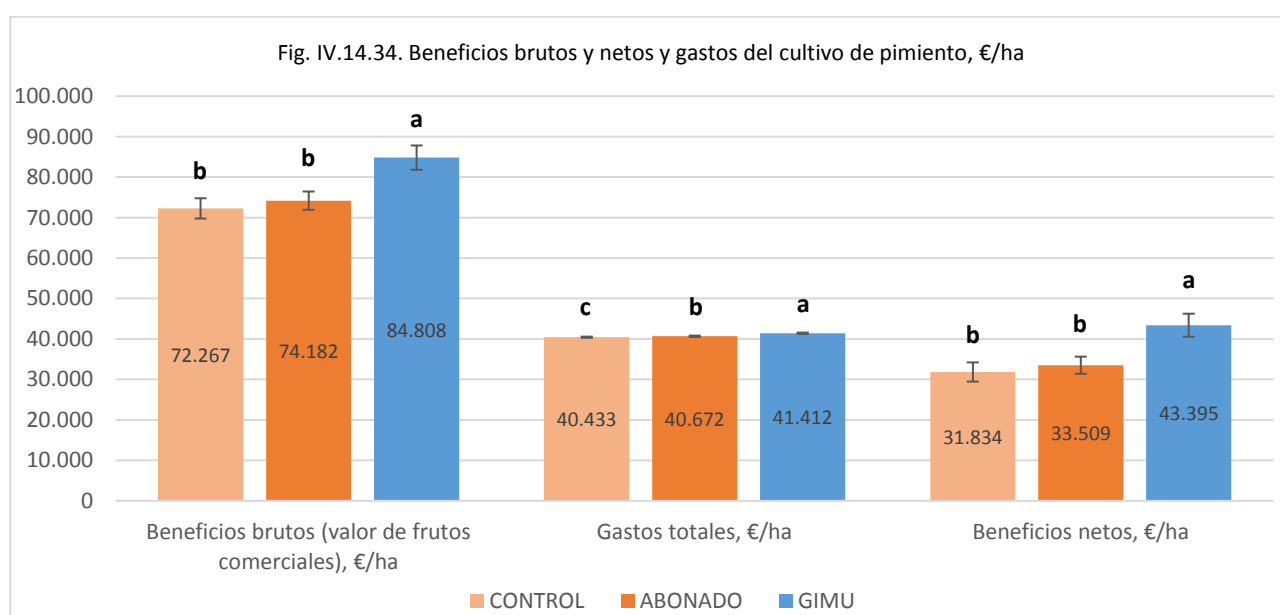
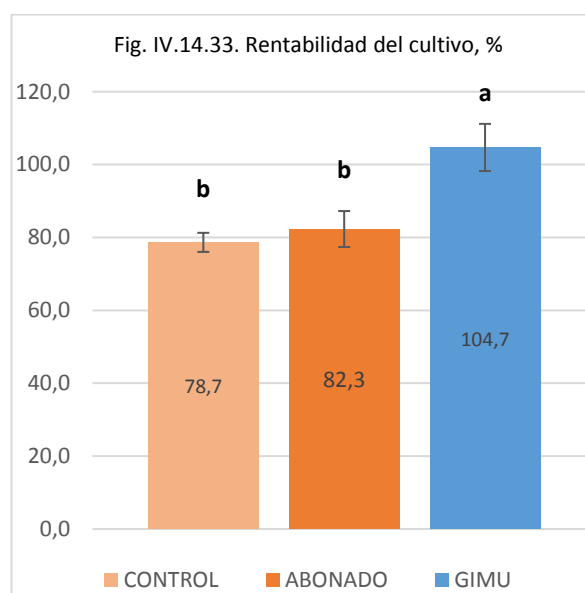
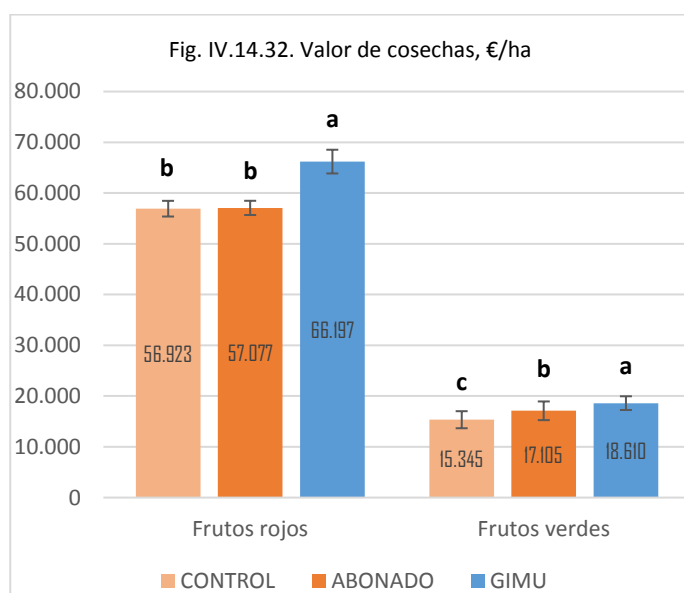
Tab. IV.14.10. Datos económicos del cultivo de pimienta de variedad Melchor

Parámetro:	Valor de cosechas total (beneficios brutos), €/ha			Gastos totales, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad del cultivo, %
Categorías: Variante	Frutos rojos	Frutos verdes	Frutos comerciales (rojos+ verdes)			
CONTROL (C)	56.923	15.345	72.267	40.433	31.834	78,7
ABONADO (A)	57.077	17.105	74.182	40.672	33.509	82,3
GIMU (G)	66.197	18.610	84.808	41.412	43.395	104,7
Dif.abs. G-C	9.275	3.266	12.540	979	11.561	26,0
Dif.abs. G-A	9.121	1.506	10.626	740	9.886	22,4
Dif.rel. G/C, %	16,29	21,28	17,35	2,42	36,80	33,09
Dif.rel. G/A, %	15,98	8,80	14,32	1,82	29,96	27,17

Variante	Comparaciones de pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL (C)	b	c	b	c	b	b
ABONADO (A)	b	b	b	b	b	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL (C)	1545	1680,4	2503	147	2374,6	2,619
ABONADO (A)	1399,6	1839,2	2264	160,4	2119	4,9302
GIMU (G)	2337	1354,8	3008,9	168,12	2848,6	6,4723

Valor P	0,0002	0,0013	0,0001	<0,00005	0,0001	0,0001
---------	--------	--------	--------	----------	--------	--------



La proporción por peso de frutos rojos frente a todos los frutos con peso medido (Fig. IV.14.28, Tab. IV.14.8) fue la mayor en la variante GIMU y la menor en la variante ABONADO. La proporción por peso de frutos verdes frente a todos los frutos con peso medido (Fig. IV.14.28, Tab. IV.14.8) fue la mayor en la variante GIMU y la menor en la variante CONTROL.

La proporción por peso de los frutos con fisiopatías y de los frutos en fase de engorde (Fig. IV.14.28) fue la menor en la variante con GIMU.

La productividad de frutos rojos por calibres (Fig. IV.14.29) fue sin diferencias significativas entre las variantes para calibres GGG y M. Para calibres GG y G la mayor productividad de frutos rojos fue en la variante GIMU.

La productividad de frutos verdes por calibres (Fig. IV.14.30) fue sin diferencias significativas entre las variantes para calibres GGG y M. Para calibres GG y G la mayor productividad de frutos rojos fue en la variante GIMU y la menor – en la variante CONTROL.

La productividad de frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres (Fig. IV.14.31) fue sin diferencias significativas entre las variantes para calibres GGG y M. Para calibres GG y G la mayor productividad de frutos rojos fue en la variante GIMU.

El valor de frutos rojos recolectados (Fig. IV.14.32, Tab. IV.14.10) fue el mayor en la variante GIMU, mientras que entre las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa. El valor de frutos verdes fue el mayor para la variante GIMU (Fig. IV.14.32), seguida por variante ABONADO y luego por CONTROL.

El valor total de frutos comerciales (beneficios brutos) fue el mayor en la variante GIMU (Fig. IV.14.34) y sin diferencias significativas entre las variantes CONTROL y ABONADO. Los gastos totales fueron los mayores en la variante GIMU (Fig. IV.14.34) superando en 979€/ha a CONTROL y en 740€/ha a la variante ABONADO. Los beneficios netos fueron los mayores en la variante GIMU (Fig. IV.14.34) superando en 11.561€/ha (37%) a CONTROL y en 9886€/ha (30%) a la variante ABONADO.

La rentabilidad del cultivo de pimiento (Fig. IV.14.33, Tab. IV.14.10) fue la mayor en la variante GIMU, mientras que entre las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa.

Ensayo 15. Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento lamuyo (pimiento español) var. Buque, producción integrada

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia del tratamiento con GIMU sobre el desarrollo vegetativo y la productividad del cultivo de pimiento lamuyo de la variedad Buque cultivado en un invernadero con techo plano desde julio de 2014 hasta abril de 2015.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó en 2014-2015 en un invernadero tipo parral plano situado en el municipio de Roquetas de Mar, provincia de Almería, España, con un cultivo integrado de pimiento tipo lamuyo (pimiento español largo), variedad Buque, fecha de trasplante – 29/7/2014. La densidad de plantación fue 20.000 plantas/ha (con un marco de plantación de 1,5 y 0,5m entre filas por 0,5m dentro de filas). El suelo es franco arcilloso (arena 30%, limo 36%, arcilla 34%), pH – 7,9, conductividad eléctrica a 20°C – 421 $\mu\text{S}/\text{cm}$, materia orgánica – 0,52%; N total – 1214 mg/kg; P disponible – 31,6mg/kg; K – 455 mg/kg. En el invernadero se realiza el riego por goteo con la solución nutritiva típica para un cultivo integrado de pimiento de invernadero en Almería. A lado de cada planta se sitúa un gotero.

El año anterior (2013) fue realizada la desinfección del terreno por medio de la solarización con la aplicación de metam sodio. El suelo es típico de la zona con estructura arcillosa. Los cultivos existentes en los últimos cuatro años han sido pimientos. El ciclo del cultivo de pimiento suele ser desde principios de agosto hasta mayo (9-10 meses).

Antes de la plantación el plástico del invernadero ha sido blanqueado con cal. Los tratamientos fitosanitarios se realizan tanto vía riego como vía foliar. El cultivo es de producción integrada con la aplicación de ácaros fitoseidos beneficiosos *Amblyseius swirskii* que controlan las poblaciones de mosca blanca y de trips. Para reforzar su actuación se utilizan las bandas plásticas adhesivas cromáticas (amarillas y azules) que atraen y atrapan a las plagas.

En octubre de 2014 el agricultor quitó el blanqueo del plástico de invernadero según la práctica habitual de la zona de cultivo. Justo después hubo un tiempo de subida brusca de temperaturas debido a condiciones climáticas inusuales lo que provocó un choque térmico muy acusado dentro del invernadero (temperaturas a mediodía subieron por encima de 40°C). Una semana después el agricultor volvió a blanquear, pero el cultivo de pimiento ya sufrió un estrés fuerte abortando una cantidad importante de flores y frutos cuajados.

El ensayo tuvo tres variantes: CONTROL 0 (C), ABONADO INICIAL (A) y GIMU (M), 1L/ha (Tab. IV.15.1, Fig. IV.15.2).

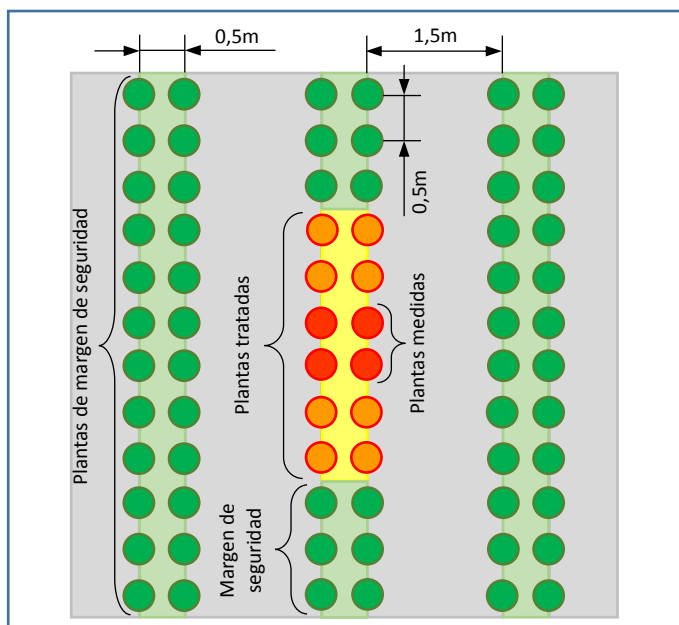


Fig. IV.15.1. Aspecto de la unidad experimental del ensayo. Los círculos naranjas y rojos representan las plantas tratadas, los verdes – las plantas de margen de seguridad para evitar las contaminaciones cruzadas entre los tratamientos. Los círculos rojos representan las plantas en las cuales han sido realizadas las mediciones. Estas unidades experimentales han sido agrupadas en bloques (repeticiones) con la distribución aleatoria de variantes dentro de cada bloque (Fig. IV.15.2)

Tab. IV.15.1. Descripción de los tratamientos en las variantes del ensayo 15.

Variante	Modo y dosis de aplicación	Fecha
CONTROL 0 (C)	Aplicación de ácidos húmicos una semana después del inicio del ensayo, 20L/ha, y no aplicación de otros abonos en las dos primeras semanas desde inicio del ensayo. Luego se realizó el abonado típico del cultivo de pimientos en invernaderos en Almería.	-----
ABONADO (A)	Igual que CONTROL 0 más 6 aplicaciones del abono NPK 12-36-12, 10 kg/ha por aplicación, en las dos primeras semanas desde el inicio del ensayo. 0,5 g/planta de abono se diluyeron en 80 ml de agua y se aplicaron cerca de goteros a lado de las plantas con adición posterior de 1L de agua para simular la aplicación a través de fertirriego por goteo	1, 4, 6, 10, 12, 14 DDT (días después de trasplante)
GIMU (G)	Igual que CONTROL 0 más la aplicación de GIMU, 1L/ha (0,05 ml/planta en 80 cc de agua) con un riego posterior con solo agua 1L/planta simulando el riego por goteo.	30/7/2015 (1DDT)

La unidad experimental consistía en 12 plantas tratadas y 4 plantas centrales medidas. En total hubo 5 repeticiones de 3 variantes dispuestas en bloques al azar (Fig. IV.15.1, IV.15.2), resultados de las cuales se analizaron estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”. Cada tratamiento en un bloque estuvo separado de otros tratamientos por una distancia de seguridad de unos 5 metros y medio entre las filas y 3 m dentro de las filas. Todas las plantas medidas tenían la altura y los diámetros de tallo similares al inicio del ensayo.

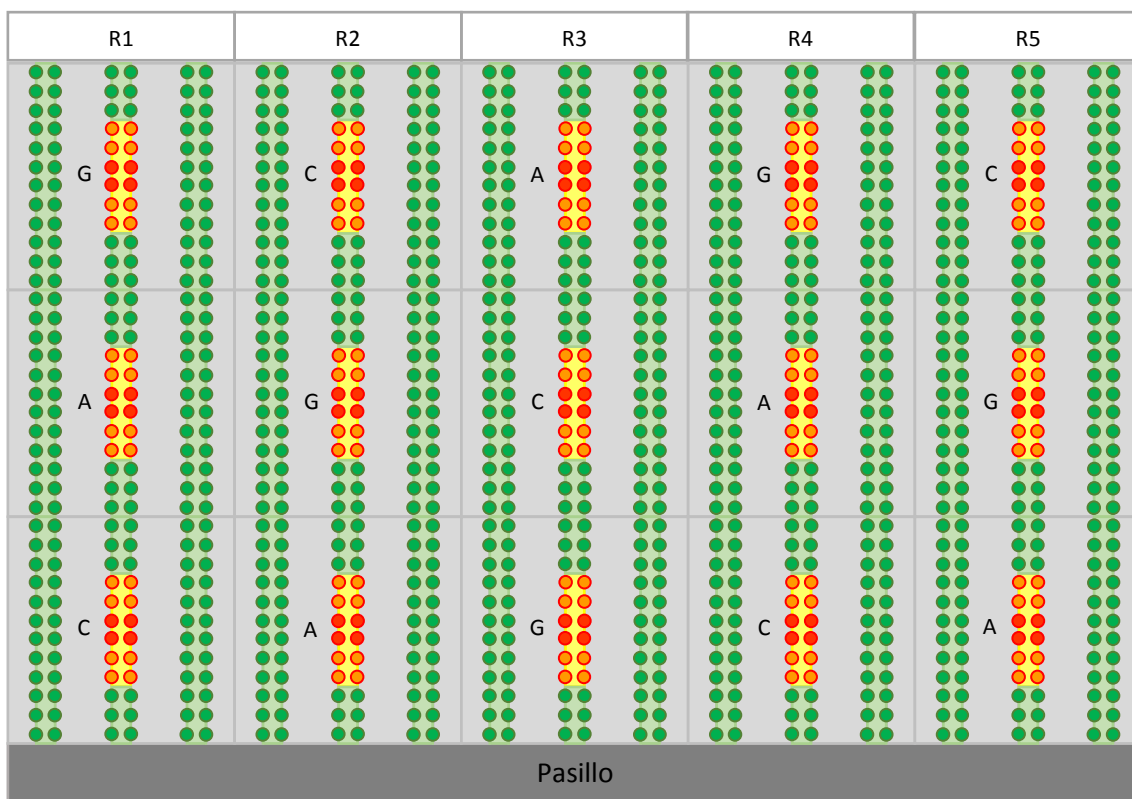


Fig. IV.15.2. Esquema de la parcela del ensayo con 5 bloques (R1, R2, R3, R4, R5) y 3 variantes distribuidos aleatoriamente dentro de cada bloque: C – CONTROL 0; A – ABONADO en primeras dos semanas; G – GIMU.



Fig. IV.15.3. Aspecto del cultivo de pimiento al inicio del ensayo (1DDT).

Los parámetros medidos en el ensayo 15 fueron los siguientes: Temperaturas mínimas y máximas del aire en el exterior del invernadero, °C; Grado de micorrización, %; Altura de las plantas, cm; Diámetro de tallo a 20 cm del suelo, mm; Cantidad de flores activas, unidades/planta; Cantidad de frutos recién cuajados, unidades/planta; Cantidad de frutos en fase de engorde (con calibre ≤ 60 mm), unidades/planta; Cantidad de frutos-destríos > 60 mm, unidades/planta; Frutos verdes con calibre > 60 mm, unidades/planta; Frutos rojos recolectados, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad total de frutos comerciales (rojos más verdes), unidades/planta; Cantidad total de frutos con peso medido (comerciales + destríos + engorde), unidades/planta; Cantidad total de frutos sin abortar incluyendo cuajados, unidades/planta; Cantidad de frutos y flores abortados, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad de frutos y flores sin abortar, unidades/planta (datos acumulativos); Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados), unidades/planta (datos acumulativos); Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %; Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos (rojos, verdes, destríos, engorde, comerciales

totales) frente a todos frutos con peso medido, %; Productividad total de frutos (rojos, verdes, destríos, engorde, comerciales totales, todos con peso medido), kg/ha; Proporción por peso frente a todos frutos con peso medido (rojos, verdes, destríos, engorde, comerciales totales), %; Productividad de frutos rojos por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Productividad de frutos verdes por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Productividad de todos frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres (GGG, GG, G, M), kg/ha; Valor de cosechas total (beneficios brutos), €/ha; Gastos totales, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad del cultivo, %.

Resultados del ensayo 15

El ensayo ha durado 266 días (desde 29 de julio de 2014 hasta 21 de abril de 2015). El plástico del invernadero desde inicio del ensayo estuvo cubierto con una capa de cal (blanqueado) hasta 14 de octubre de 2014 (77 DDT) (Tab. IV.15.2). El blanqueo sirve para regular la temperatura interna dentro del invernadero. Este día (14/10/14) el agricultor quitó el blanqueo (Fig. IV.15.4) porque consideró que las temperaturas máximas del aire exterior bajaron hasta los niveles en los cuales la presencia de blanqueo es contraproducente – reducción excesiva de la temperatura interior y del nivel de la insolación de las plantas, y que estas temperaturas seguirán bajando. La mayor parte de los agricultores de la zona hicieron lo mismo – quitaron el blanqueo. Sin embargo, en los días posteriores hubo una subida brusca de las temperaturas máximas del aire exterior (desde 20,7°C el día 14/10/14 hasta 24,1°C el día siguiente y 29,3°C para el día 20/10/14). Con la subida de temperaturas exteriores del aire y sin blanqueo las temperaturas máximas dentro del invernadero subieron por encima de 40°C llegando en algunos días superar 45°C. Las plantas sufrieron el estrés térmico fuerte y empezaron a abortar flores y frutos cuajados. El agricultor quiso volver a blanquear el invernadero un par de días después del inicio de estrés térmico. Pero no pudo hacerlo enseguida ya que dependía del servicio externo que realiza el blanqueo de los invernaderos. Debido a que muchos otros agricultores de la zona también solicitaron este servicio que no era capaz satisfacer tal alta demanda enseguida, el agricultor tuvo que esperar varios días más. Finalmente, 7 días después de quitar el blanqueo, el día 21/10/2014 el blanqueo del invernadero ha sido realizado. Pero el daño al cultivo ya fue producido – varios frutos cuajados en las partes bajas de las plantas se abortaron.

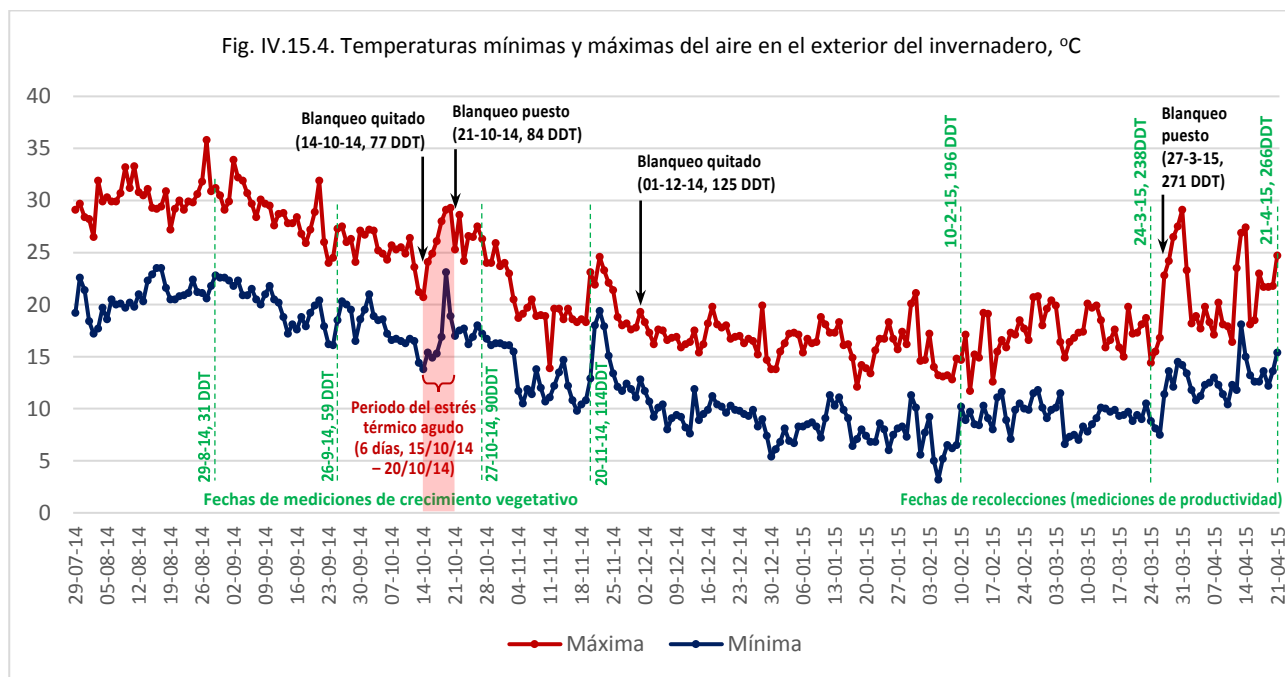


Fig. IV.15.5. Aspecto de la parcela de ensayo los a 31, 59 y 114 DDT (29/8/14, 26/9/14, 20/11/14).

Tab. IV.15.2. Temperaturas en el exterior del invernadero durante el ensayo (el color azul claro de celdas indica días con blanqueo del plástico del invernadero, el color rojo de celdas indica días sin blanqueo del invernadero con estrés térmico agudo). Datos obtenidos de la página web: <https://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/ifapa/ria/servlet/FrontController> (estación de La Mojonera).

DDT*	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C
0	29-07-14	19,2	29,1	67	04-10-14	18,5	25,2	134	10-12-14	9,2	15,9	201	15-02-15	10,3	19,2				
1	30-07-14	22,6	29,7	68	05-10-14	18,6	24,9	135	11-12-14	8,2	16,2	202	16-02-15	9,1	19,1				
2	31-07-14	21,4	28,4	69	06-10-14	17,2	24,3	136	12-12-14	7,6	16,4	203	17-02-15	8	12,6				
3	01-08-14	18,4	28,2	70	07-10-14	16,6	25,7	137	13-12-14	11,9	17,5	204	18-02-15	11,1	15,5				
4	02-08-14	17,2	26,5	71	08-10-14	16,7	25,3	138	14-12-14	8,9	15,4	205	19-02-15	11,6	16,6				
5	03-08-14	17,7	31,9	72	09-10-14	16,5	25,5	139	15-12-14	9,5	16,2	206	20-02-15	8,9	15,9				
6	04-08-14	19,7	29,9	73	10-10-14	16,3	24,9	140	16-12-14	9,9	18,2	207	21-02-15	7,1	17,3				
7	05-08-14	18,6	30,3	74	11-10-14	16,7	26,4	141	17-12-14	11,2	19,8	208	22-02-15	9,9	17,1				
8	06-08-14	20,5	29,9	75	12-10-14	16,5	23,6	142	18-12-14	10,4	18,1	209	23-02-15	10,5	18,5				
9	07-08-14	20	29,9	76	13-10-14	14,4	21,2	143	19-12-14	10,2	17,8	210	24-02-15	10	17,7				
10	08-08-14	20,1	30,7	77	14-10-14	13,8	20,7	144	20-12-14	9,6	18	211	25-02-15	9,9	16,6				
11	09-08-14	19,7	33,2	78	15-10-14	15,4	24,1	145	21-12-14	10,3	16,7	212	26-02-15	11,5	20,7				
12	10-08-14	20,2	31,2	79	16-10-14	14,9	24,9	146	22-12-14	9,9	16,9	213	27-02-15	11,8	20,8				
13	11-08-14	19,8	33,3	80	17-10-14	15,3	26,1	147	23-12-14	9,8	17	214	28-02-15	10,1	18				
14	12-08-14	21	30,8	81	18-10-14	16,9	28	148	24-12-14	9,5	16,3	215	01-03-15	9,1	19,6				
15	13-08-14	20,3	30,5	82	19-10-14	23,1	29,1	149	25-12-14	9,3	16,7	216	02-03-15	9,9	20,4				
16	14-08-14	22,3	31,1	83	20-10-14	18,9	29,3	150	26-12-14	9,9	16,5	217	03-03-15	10,1	19,9				
17	15-08-14	22,9	29,3	84	21-10-14	17	25,3	151	27-12-14	8,3	15,2	218	04-03-15	11,5	16,4				
18	16-08-14	23,5	29,2	85	22-10-14	17,5	28,6	152	28-12-14	9	19,9	219	05-03-15	6,6	14,9				
19	17-08-14	23,5	29,4	86	23-10-14	17,7	24,2	153	29-12-14	7,4	14,7	220	06-03-15	7,3	16,4				
20	18-08-14	21,6	30,9	87	24-10-14	16,2	26,6	154	30-12-14	5,4	13,8	221	07-03-15	7,5	16,8				
21	19-08-14	20,5	27,2	88	25-10-14	16,9	26,5	155	31-12-14	6,1	13,8	222	08-03-15	7	17,3				
22	20-08-14	20,5	29,2	89	26-10-14	18	27,5	156	01-01-15	6,8	15,5	223	09-03-15	8,3	17,4				
23	21-08-14	20,8	30	90	27-10-14	17,2	26,3	157	02-01-15	8,1	16,3	224	10-03-15	7,8	20,1				
24	22-08-14	20,9	29,1	91	28-10-14	16,7	24	158	03-01-15	6,9	17,2	225	11-03-15	8,5	19,7				
25	23-08-14	21,1	29,9	92	29-10-14	16,1	24	159	04-01-15	6,7	17,3	226	12-03-15	9,1	19,9				
26	24-08-14	22,4	29,8	93	30-10-14	16,3	25,9	160	05-01-15	8,3	17,1	227	13-03-15	10,1	18,5				
27	25-08-14	21,2	30,6	94	31-10-14	16,3	23,7	161	06-01-15	8,3	15,4	228	14-03-15	10	15,9				
28	26-08-14	21,1	31,8	95	01-11-14	16,1	24	162	07-01-15	8,5	16,7	229	15-03-15	9,7	16,6				
29	27-08-14	20,6	35,8	96	02-11-14	16,1	23	163	08-01-15	8,7	16,3	230	16-03-15	9,9	17,6				
30	28-08-14	21,8	30,9	97	03-11-14	15,5	20,5	164	09-01-15	8,3	16,4	231	17-03-15	9,3	15,9				
31	29-08-14	22,8	31,2	98	04-11-14	11,7	18,7	165	10-01-15	7,2	18,8	232	18-03-15	9,4	15				
32	30-08-14	22,6	30,5	99	05-11-14	10,5	19,1	166	11-01-15	9,1	18,1	233	19-03-15	9,7	19,8				
33	31-08-14	22,6	29,1	100	06-11-14	11,9	19,7	167	12-01-15	11,3	17,3	234	20-03-15	8,8	17,2				
34	01-09-14	22,3	29,9	101	07-11-14	11,4	20,5	168	13-01-15	10,3	17,3	235	21-03-15	9,4	17,3				
35	02-09-14	21,8	33,9	102	08-11-14	13,8	18,9	169	14-01-15	11,1	18,3	236	22-03-15	9	18,1				
36	03-09-14	22,3	32,2	103	09-11-14	12	19	170	15-01-15	9,9	16,1	237	23-03-15	10,5	18,7				
37	04-09-14	20,9	31,9	104	10-11-14	10,7	18,9	171	16-01-15	9,1	16,2	238	24-03-15	8,8	14,4				
38	05-09-14	20,9	30,7	105	11-11-14	11,1	13,9	172	17-01-15	6,4	14,9	239	25-03-15	8,1	15,5				
39	06-09-14	21,5	29,7	106	12-11-14	12,2	19,6	173	18-01-15	7,1	12,1	240	26-03-15	7,5	16,8				
40	07-09-14	20,5	28,4	107	13-11-14	13,5	19,6	174	19-01-15	8	14,2	241	27-03-15	11,4	22,8				
41	08-09-14	20	30,1	108	14-11-14	14,7	18,6	175	20-01-15	7,4	13,9	242	28-03-15	13,6	24,2				
42	09-09-14	21	29,7	109	15-11-14	12,2	19,6	176	21-01-15	6,8	13,4	243	29-03-15	12,1	26,5				
43	10-09-14	21,8	29,5	110	16-11-14	10,8	18,6	177	22-01-15	6,8	15,6	244	30-03-15	14,5	27,5				
44	11-09-14	20,5	27,6	111	17-11-14	9,8	18,3	178	23-01-15	8,6	16,7	245	31-03-15	14,2	29,1				
45	12-09-14	20,2	28,7	112	18-11-14	10,4	18,6	179	24-01-15	8	16,7	246	01-04-15	13,4	23,3				
46	13-09-14	18,8	28,8	113	19-11-14	10,8	18,3	180	25-01-15	6	18,3	247	02-04-15	11,8	18,2				
47	14-09-14	17,2	27,8	114	20-11-14	12,9	23,1	181	26-01-15	7,5	16,7	248	03-04-15	10,8	18,9				
48	15-09-14	18,1	27,8	115	21-11-14	18	21,9	182	27-01-15	8,1	15,7	249	04-04-15	11,2	17,7				
49	16-09-14	17,6	28,4	116	22-11-14	19,4	24,6	183	28-01-15	8,3	17,4	250	05-04-15	12,3	19,8				
50	17-09-14	18,8	26,8	117	23-11-14	17,9	23,3	184	29-01-15	7,3	16,2	251	06-04-15	12,5	18,3				
51	18-09-14	17,9	25,9	118	24-11-14	15,1	22,1	185	30-01-15	11,3	20,1	252	07-04-15	13	17,1				
52	19-09-14	19,2	27,2	119	25-11-14	13,4	21,4	186	31-01-15	10,1	21,1	253	08-04-15	12,3	20,2				
53	20-09-14	19,9	28,9	120	26-11-14	12,1	18,8	187	01-02-15	5,6	14,6	254	09-04-15	11,4	18,1				
54	21-09-14	20,4	31,9	121	27-11-14	11,7	18	188	02-02-15	7,7	14,7	255	10-04-15	10,4	17,9				
55	22-09-14	17,9	26	122	28-11-14	12,4	18,2	189	03-02-15	9,2	17,2	256	11-04-15	12,3	16,4				
56	23-09-14	16,2	24	123	29-11-14	11,9	17,6	190	04-02-15	5	14	257	12-04-15	11,8	23,5				
57	24-09-14	16,1	24,5	124	30-11-14	11,1	17,8	191	05-02-15	3,2	13,2	258	13-04-15	18,1	26,9				
58	25-09-14	18,5	27,3	125	01-12-14	12,8	19,3	192	06-02-15	5,2	13,1	259	14-04-15	15	27,4				
59	26-09-14	20,3	27,5	126	02-12-14	11,7	18,3	193	07-02-15	6,5	13,2	260	15-04-15	13,2	18,1				
60	27-09-14	20	26	127	03-12-14	10,7	17,3	194	08-02-15	6,2	12,8	261	16-04-15	12,6	18,5				
61	28-09-14	19,5	26,3	128	04-12-14	9,2	16,2	195	09-02-15	6,5	14,8	262	17-04-15	12,6	23				
62	29-09-14	16,5	24,1	129	05-12-14	10,1	17,6	196	10-02-15	10,2	14,7	263	18-04-15	13,6	21,7				
63	30-09-14	18,6	27,1	130	06-12-14	10,4	17,5	197	11-02-15	8,9	17,1	264	19-04-15	12,2	21,7				
64	01-10-14	19,5	26,7	131	07-12-14	8	16,6	198	12-02-15	9,7	11,7	265	20-04-15	13,6	21,8				
65	02-10-14	21	27,2	132	08-12-14	9,1	16,8	199	13-02-15	8,5	15,2	266	21-04-15	15,4	24,7				
66	03-10-14	18,9	27,1	133	09-12-14	9,4	16,9	200	14-02-15	8,4	14,9								

*DDT – días después de trasplante.

Tab. IV.15.3. Grado de micorrización, altura, diámetro de tallo y cantidad de flores activa por planta

Parámetro:	Grado de micorrización, %	Altura de plantas, cm				Diámetro de tallo a 20 cm del suelo, mm		Cantidad de flores activas por una planta			
Fecha:	21/4/15 266DDT*	29/8/14 31DDT	26/9/14 59DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	27/10/14 90DDT	21/4/15 266DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT
CONTROL (C)	0	50,0	121,0	191,9	219,5	14,3	26,6	12,5	5,1	3,4	5,6
ABONADO (A)	0	55,1	127,4	198,5	225,3	14,8	27,1	12,8	5,3	3,5	5,7
GIMU (G)	1,48	54,3	127,5	201,0	226,4	15,2	28,6	13,4	5,8	3,7	6,9
Dif.abs. G-C	1,48	4,3	6,5	9,1	6,9	0,9	2,0	0,9	0,7	0,3	1,3
Dif.abs. G-A	1,48	-0,7	0,1	2,5	1,1	0,4	1,5	0,6	0,5	0,2	1,2
Dif.rel. G/C, %	NA**	8,61	5,44	4,77	3,14	6,07	7,31	7,20	13,73	8,82	24,32
Dif.rel. G/A, %	NA	-1,31	0,12	1,25	0,50	2,53	5,43	5,10	10,48	7,25	21,05

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL (C)	a	b	b	b	a	b	b	a	b	a	b
ABONADO (A)	a	a	a	a	a	a	b	a	b	a	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	0	0,6625	1,9392	1,7295	1,287	0,1198	0,4113	0,4183	0,0612	0,1275	0,3102
ABONADO (A)	0	1,2338	2,2274	2,7071	2,3835	0,1125	0,5685	0,5184	0,1369	0,1458	0,2424
GIMU (G)	1,0874	1,5199	2,7334	2,9969	3,1639	0,1009	0,4759	0,2031	0,1658	0,1458	0,2915

Valor P	0,2182	0,0379	0,0157	0,0071	0,1207	0,003	0,0002	0,1369	0,0072	0,206	<0,00005
---------	--------	--------	--------	--------	--------	-------	--------	--------	--------	-------	----------

*DDT – días después de trasplante. **NA – cálculo no admitido.

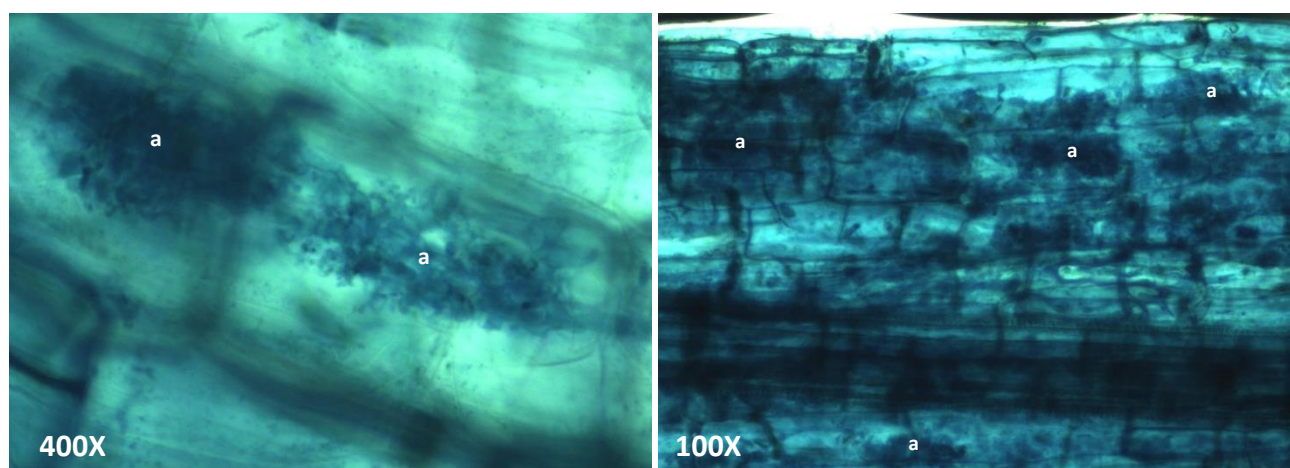
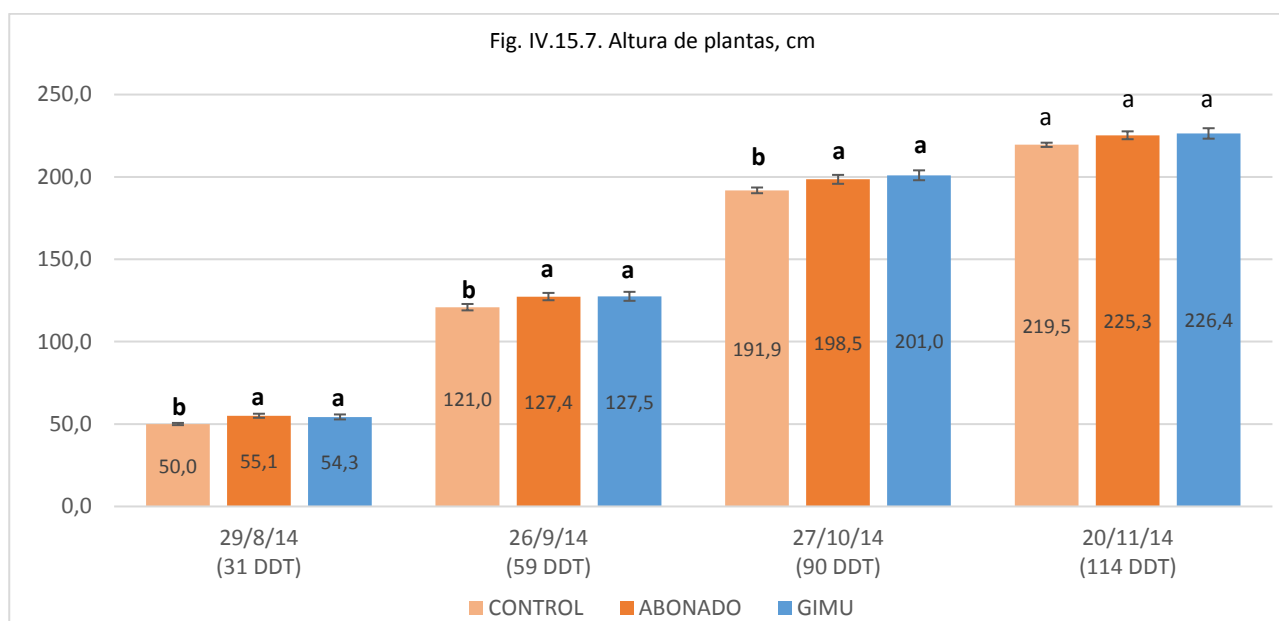


Fig. IV.15.6. Aspecto de los arbusculos (a) de la micorriza arbuscular dentro de las raíces de pimienta tratada con GIMU (21/4/2015, 266 DDT).

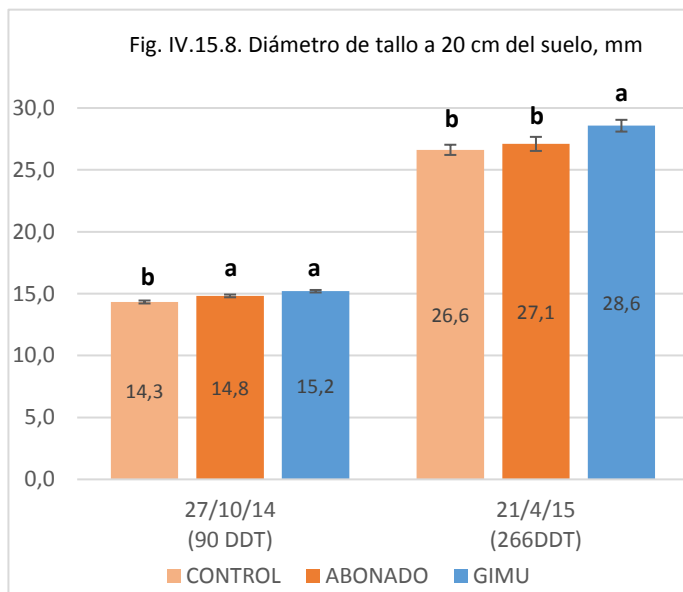


En este ensayo las micorrizas arbusculares han sido detectadas solo en la variante de GIMU (Tab. IV.15.3) en cantidades relativamente bajas (1,5% del volumen de córtex de raíces finas, solo en 2 repeticiones de 5), pero con arbusculos jóvenes y vigorosos a final del ensayo (Fig. IV.15.6).

En 4 fechas (31, 59, 90 y 114 DDT) se realizaron las mediciones de la altura de plantas (Fig. IV.15.5, IV.15.7). La menor altura tuvo la variante CONTROL, la mayor – las variantes ABONADO y GIMU en tres fechas de mediciones- 31, 59 y 90 DDT. En la última medición (114 DDT) no hubo diferencias estadísticamente significativas (Fisher LSD, $\alpha=0,05$) entre las variantes. La aplicación de GIMU permite tener una altura de plantas estadísticamente similar a la aplicación de abonos fosforados en primeras dos semanas de cultivo (Fig. IV.15.6).

El diámetro de tronco ha sido el mayor con la aplicación de GIMU (Fig. IV.15.8) al final del ensayo (266 DDT). La variante CONTROL tuvo el menor diámetro de tronco en la primera medición (90 DDT) y un diámetro similar a la variante ABONADO al final del ensayo (266 DDT).

En 4 fechas (90, 114, 217 y 266 DDT) se realizaron las mediciones de la cantidad de flores activas (Fig. IV.15.9,



IV.15.10), frutos recién cuajados (Fig. IV.15.11), frutos en fase de engorde (con calibre ≤ 60 mm) (Fig. IV.15.12), frutos verdes con calibre >60 mm (Fig. IV.15.16), frutos y flores abortados (Fig. IV.15.21), frutos y flores sin abortar (Fig. IV.15.22), frutos y flores totales producidos por una planta (Fig. IV.15.23). También se midieron la cantidad de frutos-destríos (calibres MMM, MM y con fisiopatías, 266 DDT, Fig. IV.15.14, IV.15.15) y frutos rojos comerciales (196 y 266 DDT, Fig. IV.15.17, IV.15.18).

La mayor cantidad de flores activas se observó en la variante GIMU (Fig. IV.15.9) en dos fechas de mediciones (114 y 266 DDT). A 90 y 196 DDT no hubo diferencias estadísticamente significativas entre todas variantes. Entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa en las cuatro fechas de mediciones.

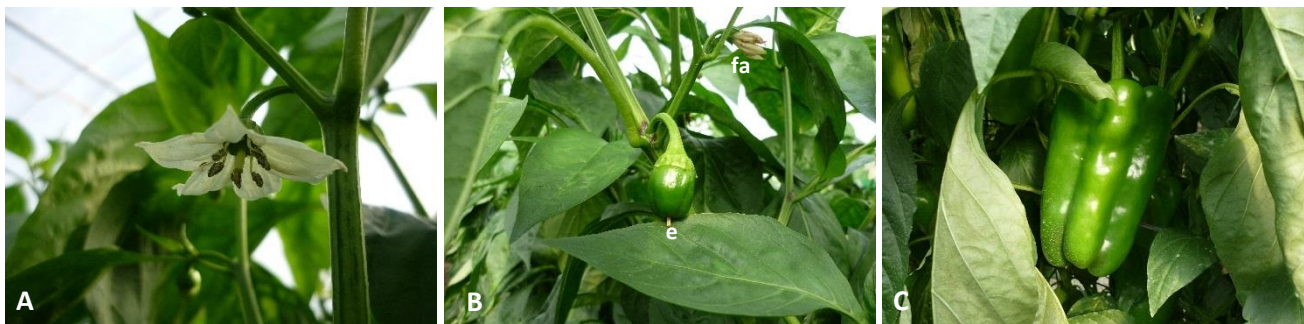
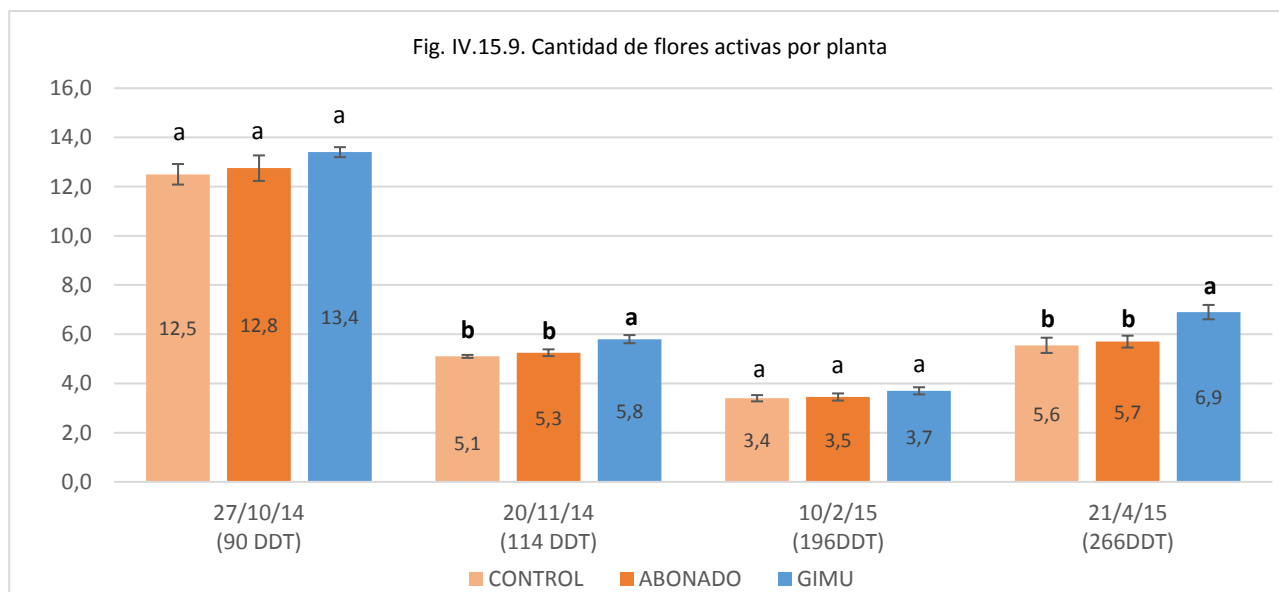
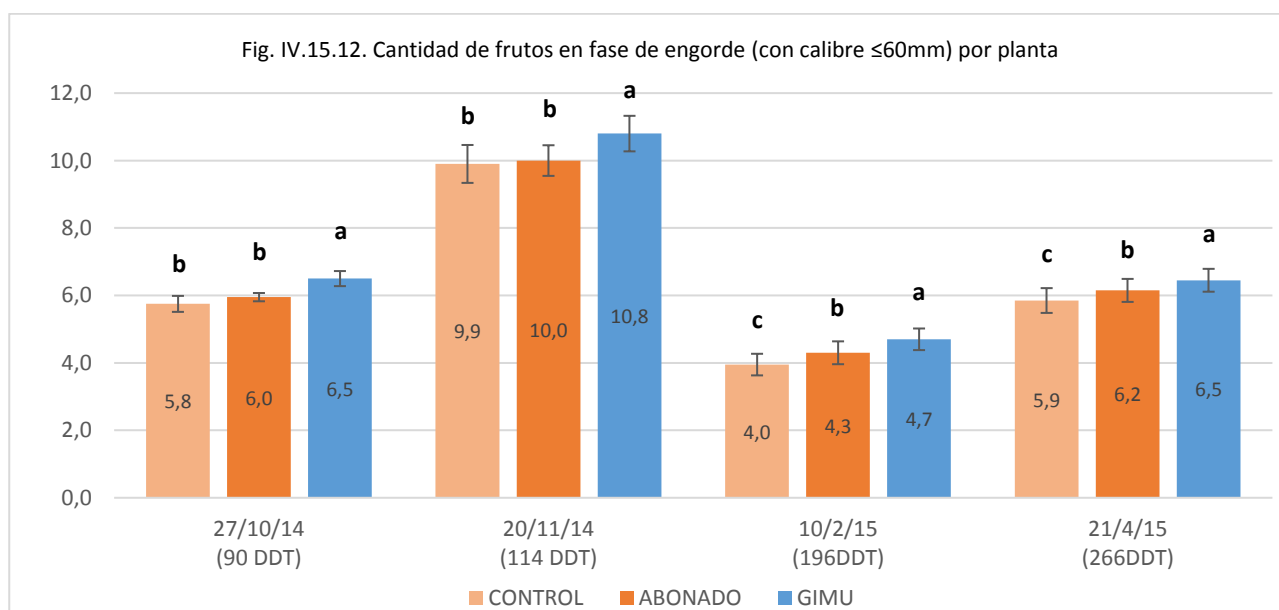
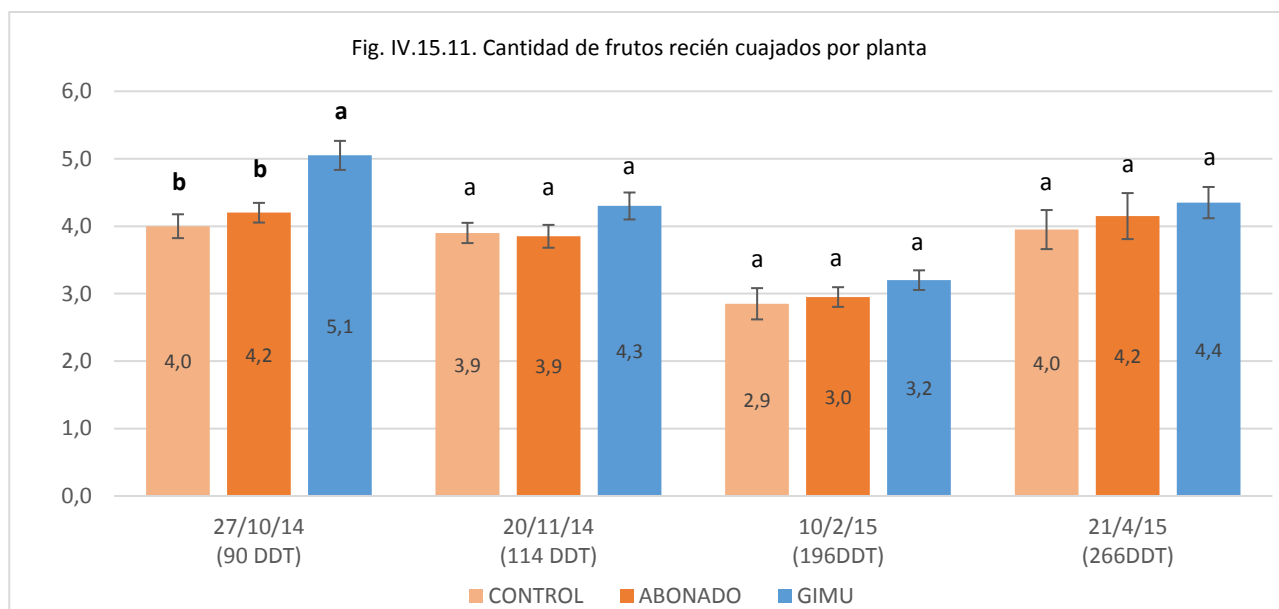


Fig. IV.15.10. Aspecto de las plantas de pimientos con sus órganos reproductivos: A – flor activa, B – fruto al inicio de la fase de engorde (e) y una flor abortada (fa), C – fruto verde con calibres >60 mm.

Tab. IV.15.4. Cantidad de frutos cuajados, en fase de engorde y frutos-destríos por planta

Parámetro:	Cantidad de frutos recién cuajados por planta				Cantidad de frutos en fase de engorde (con calibre ≤60mm) por planta				Cantidad de frutos-destríos >60mm por planta
Fecha:	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	21/4/15 266DDT
Variante									
CONTROL (C)	4,0	3,9	2,9	4,0	5,8	9,9	4,0	5,9	3,3
ABONADO (A)	4,2	3,9	3,0	4,2	6,0	10,0	4,3	6,2	3,4
GIMU (G)	5,1	4,3	3,2	4,4	6,5	10,8	4,7	6,5	2,9
Dif.abs. G-C	1,1	0,4	0,3	0,4	0,7	0,9	0,7	0,6	-0,4
Dif.abs. G-A	0,9	0,4	0,2	0,2	0,5	0,8	0,4	0,3	-0,5
Dif.rel. G/C, %	26,25	10,26	12,28	10,13	13,04	9,09	18,99	10,26	-12,12
Dif.rel. G/A, %	20,24	11,69	8,47	4,82	9,24	8,00	9,30	4,88	-13,43
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05								
CONTROL (C)	b	a	a	a	b	b	c	c	a
ABONADO (A)	b	a	a	a	b	b	b	b	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	b
Variante	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL (C)	0,1768	0,15	0,2318	0,2894	0,2372	0,5624	0,3202	0,3674	0,0935
ABONADO (A)	0,1458	0,1696	0,1458	0,341	0,1225	0,4541	0,3391	0,341	0,2031
GIMU (G)	0,2151	0,2	0,1458	0,2318	0,2236	0,5268	0,3202	0,3391	0,1275
Valor P	0,0011	0,1343	0,2076	0,5736	0,0028	0,0069	0,0003	0,0008	0,0178

*DDT – días después de trasplante.



La mayor cantidad de frutos recién cuajados se observó en la variante GIMU (Tab. IV.15. 4, Fig. IV.15.11) en la primera fecha de mediciones (90 DDT). A 114, 217 y 266 DDT no hubo diferencias estadísticamente significativas entre todas variantes. Entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa en las cuatro fechas de mediciones.

Para el parámetro de la cantidad de frutos en fase de engorde con el calibre $\leq 60\text{mm}$ la variante GIMU mostró los mayores valores en las 4 fechas de mediciones (Fig. IV.15.12) y CONTROL tuvo los menores valores en dos fechas (196 y 266 DDT). En primeras dos mediciones no hubo diferencias estadísticamente significativas entre CONTROL y ABONADO.

La cantidad de frutos-destríos ($>60\text{ mm}$ con fisiopatías y/o calibres MMM, MM) fue la mayor en las variantes ABONADO y CONTROL, y la menor – en la variante GIMU (Fig. IV.15.14, IV.15.15).



Fig. IV.15.13. Aspecto del cultivo de pimiento los días 10/2/2015 (196 DDT) y 21/4/2015 (266 DDT, final del ensayo).

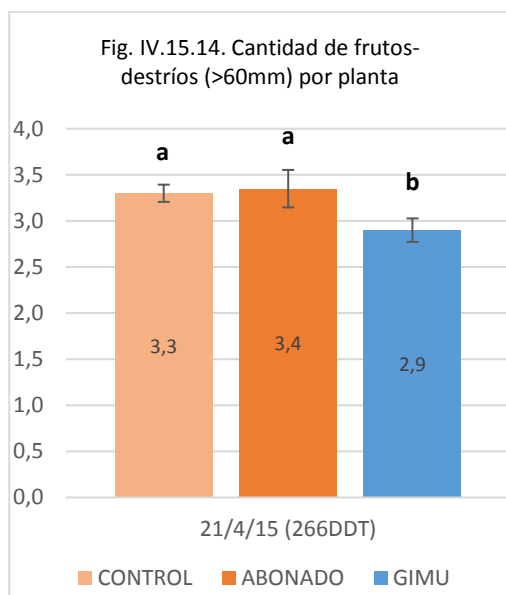


Fig. IV.15.15. Frutos con fisiopatías: "pico", piel deformada, forma de fruto deformada, marcados con flechas (21/4/15, 266 DDT).

La cantidad de frutos verdes por planta con calibre $>60\text{mm}$ (Tab. IV.15.5, Fig. IV.15.16) era nula en las tres variantes 90 DDT y la mayor en la variante GIMU en dos últimas fechas de mediciones (196, 266 DDT). A 114 DDT no hubo diferencia estadísticamente significativa entre las variantes. Las variantes CONTROL y ABONADO no tuvieron diferencias significativas entre ellas.

La cantidad de frutos rojos recolectados fue la mayor con GIMU en dos fechas de mediciones – 196, 266 DDT (Fig. IV.15.17, IV.15.18, IV.15.19).

Las cantidades totales de frutos comerciales, frutos con peso medido, frutos sin abortar incluyendo cuajados fue la mayor para la variante GIMU (Fig. IV.15.20), mientras que la variante CONTROL tuvo la menor cantidad de frutos con peso medido y frutos sin abortar incluyen cuajados. Entre las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencias significativas para el parámetro de la cantidad de frutos comerciales recolectados.

Tab. IV.15.5. Cantidad de frutos por planta

Parámetro:	Frutos verdes con calibre >60mm por planta				Frutos rojos recolectados por planta (datos acumulativos)		Cantidad total de frutos comerciales (rojos más verdes)	Cantidad total de frutos con peso medido (comerciales + destriós + engorde)	Cantidad total de frutos sin abortar incluyendo cuajados
	Fecha:	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	21/4/15 266DDT	21/4/15 266DDT
Variante									
CONTROL (C)		0,0	5,4	10,6	1,5	5,3	11,5	13,0	22,2
ABONADO (A)		0,0	5,5	10,9	1,7	5,6	12,0	13,7	23,2
GIMU (G)		0,0	6,1	11,4	2,2	6,4	13,0	15,2	24,5
Dif.abs. G-C		0	0,7	0,8	0,7	1,1	1,5	2,2	2,3
Dif.abs. G-A		0	0,6	0,5	0,5	0,8	1,0	1,5	1,6
Dif.rel. G/C, %		NA	12,04	7,08	46,67	19,81	12,61	16,54	10,61
Dif.rel. G/A, %		NA	10,00	4,13	33,33	14,41	7,92	10,99	5,68

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05								
CONTROL (C)	a	a	b	b	b	b	b	c	c
ABONADO (A)	a	a	b	b	b	b	b	b	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL (C)	0	0,2915	0,2693	0,1118	0,2669	0,0791	0,0791	0,4912	0,4514
ABONADO (A)	0	0,3791	0,2318	0,2031	0,3742	0,1768	0,3122	0,4912	0,5327
GIMU (G)	0	0,2669	0,2806	0,1458	0,2574	0,3	0,2806	0,5969	0,5397

Valor P	NA	0,1132	0,01	0,0004	0,0038	0,0018	0,0003	0,0001	0,0013
---------	----	--------	------	--------	--------	--------	--------	--------	--------

*DDT – días después de trasplante. **NA – cálculo no admitido.

Fig. IV.15.16. Cantidad de frutos verdes con calibre >60mm por planta

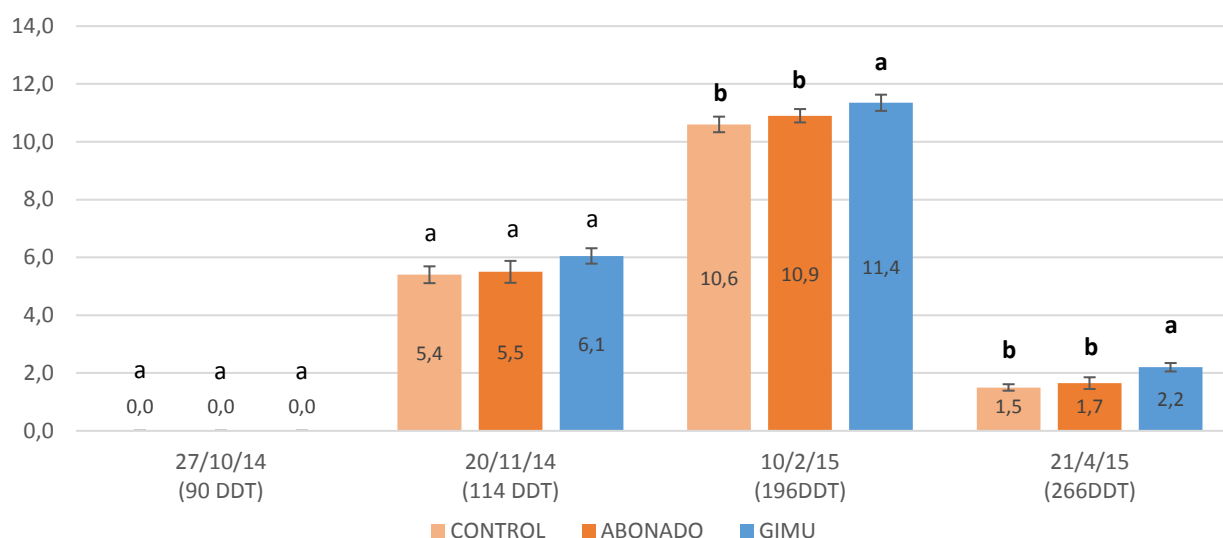


Fig. IV.15.17. Frutos rojos recolectados por planta (datos acumulativos)

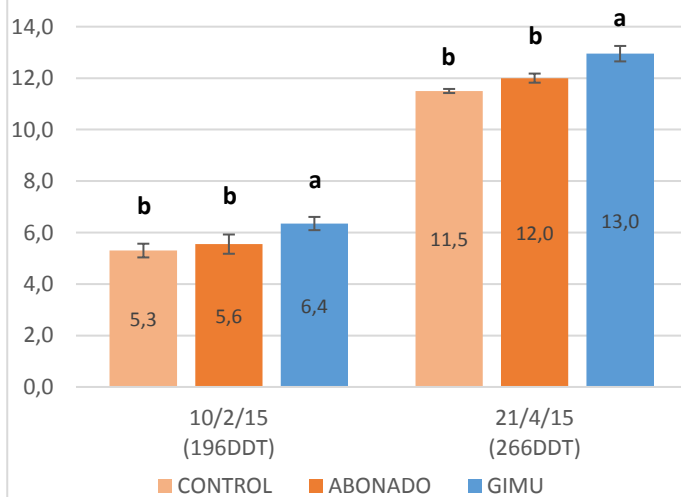
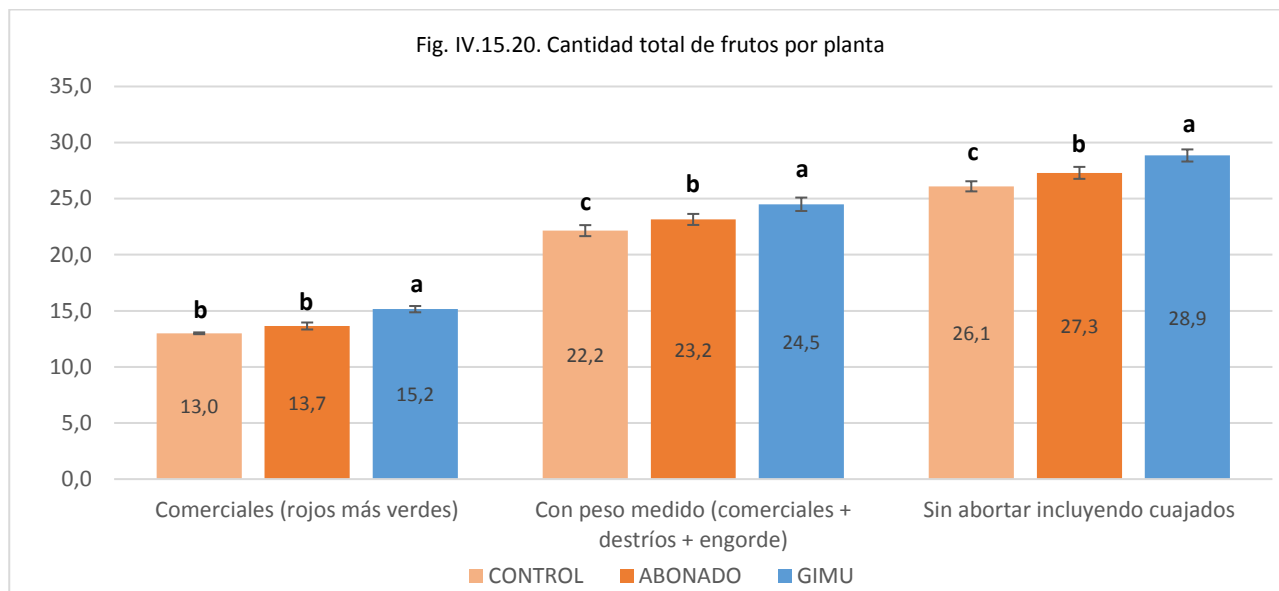


Fig. IV.15.18. Frutos recolectados el día 10/2/2015 (196 DDT).



Fig. IV.15.19. Frutos de la primera recolección en tres variantes – 10/2/2015 (196 DDT).



Tab. IV.15.6. Cantidad de frutos y flores sin abortar, abortados y total por planta según las fechas de mediciones

Parámetro:	Cantidad de frutos y flores abortados por planta (datos acumulativos)				Cantidad de frutos y flores sin abortar por planta (datos acumulativos)				Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta (datos acumulativos)			
	Fecha: 27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	27/10/14 90DDT	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT
CONTROL (C)	2,4	5,0	8,1	9,1	22,3	24,3	26,1	31,7	24,7	29,3	34,2	40,7
ABONADO (A)	2,5	4,9	7,8	8,9	22,9	24,6	27,2	33,0	25,4	29,5	35,0	41,9
GIMU (G)	1,8	3,3	6,1	6,9	25,0	27,0	29,3	35,8	26,8	30,3	35,4	42,6
Dif.abs. G-C	-0,6	-1,7	-2,0	-2,2	2,7	2,7	3,2	4,1	2,1	1,0	1,2	1,9
Dif.abs. G-A	-0,7	-1,6	-1,7	-2,0	2,1	2,4	2,1	2,8	1,4	0,8	0,4	0,7
Dif.rel. G/C, %	-25,00	-33,33	-24,22	-24,31	12,13	10,91	12,07	12,95	8,52	3,42	3,51	4,67
Dif.rel. G/A, %	-26,53	-31,96	-21,79	-22,60	8,95	9,55	7,73	8,33	5,52	2,72	1,14	1,79
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$											
CONTROL (C)	a	a	a	a	b	b	c	c	b	b	b	b
ABONADO (A)	a	a	a	a	b	b	b	b	b	b	a	ab
GIMU (G)	b	b	b	b	a	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)											
CONTROL (C)	0,1696	0,2894	0,2	0,2151	0,4402	0,9165	0,551	0,4077	0,6052	1,0124	0,6052	0,3824
ABONADO (A)	0,1458	0,2915	0,2669	0,3758	0,5568	0,7689	0,4975	0,5244	0,6103	0,9728	0,5148	0,6643
GIMU (G)	0,0935	0,1837	0,0612	0,0612	0,3482	0,6955	0,6275	0,2958	0,326	0,7984	0,6548	0,3221
Valor P	0,0246	<0,00005	<0,00005	0,0001	0,0003	<0,00005	0,0001	0,0001	0,0079	0,0216	0,0075	0,033

*DDT – días después de trasplante.

La cantidad de frutos y flores abortados por planta fue la menor en la variante GIMU (Tab. IV.15.6, Fig. IV.15.21) en las cuatro fechas de mediciones (90, 114, 196 y 266 DDT) llegando hasta 33% por debajo de CONTROL y 32% por debajo de la variante ABONADO (114 DDT), en las variantes CONTROL y ABONADO no hubo diferencias significativas en las 4 fechas de mediciones. Estos datos demuestran el poder del tratamiento con GIMU fomentar las resistencias de las plantas contra estrés térmico (tanto de calor en el mes de octubre como de frío en los meses de invierno, Tab. IV.15.2, Fig. IV.15.4).

La cantidad de frutos y flores sin abortar por planta fue la mayor en la variante GIMU (Fig. IV.15.22) en las cuatro fechas de mediciones. La cantidad total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta fue la mayor en la variante GIMU para las 4 fechas de mediciones (90, 114, 196 y 266 DDT) (Fig. IV.15.23).

Fig. IV.15.21. Cantidad de frutos y flores abortados por planta (datos acumulativos)

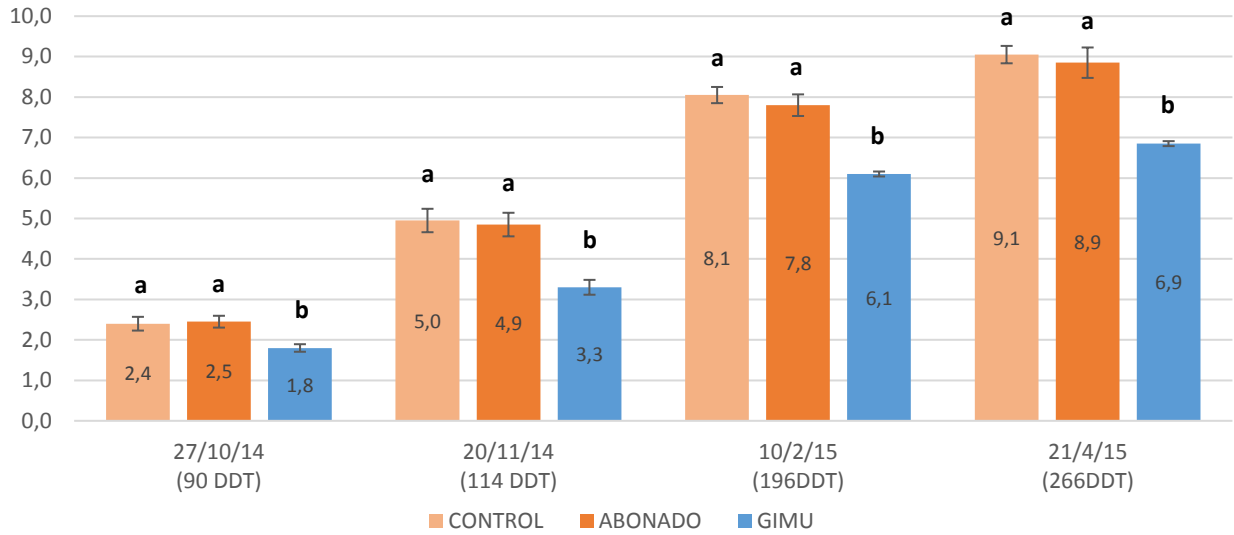


Fig. IV.15.22. Cantidad de frutos y flores sin abortar por planta (datos acumulativos)

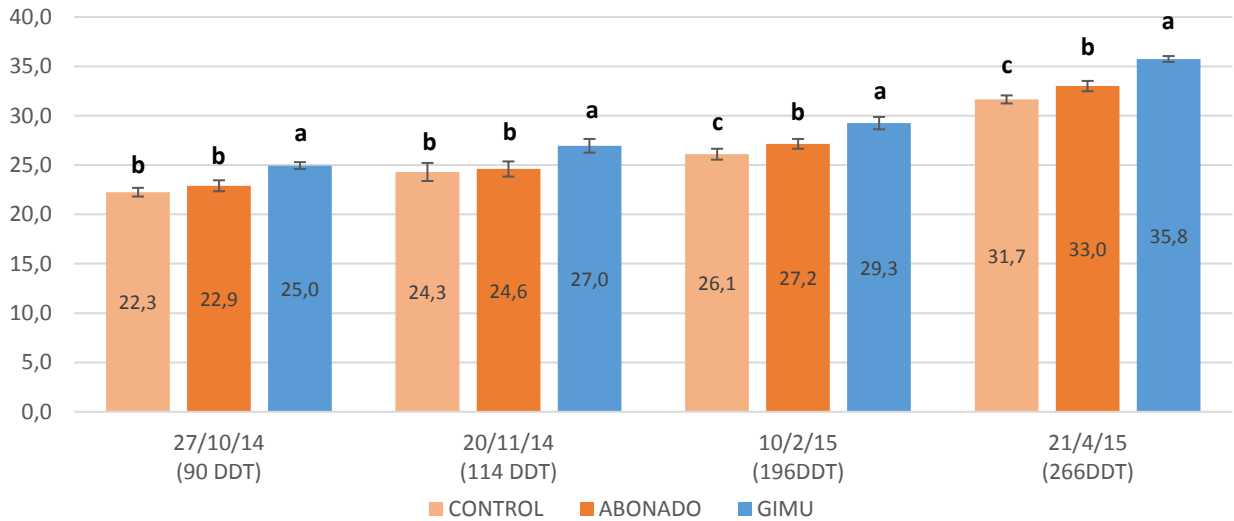
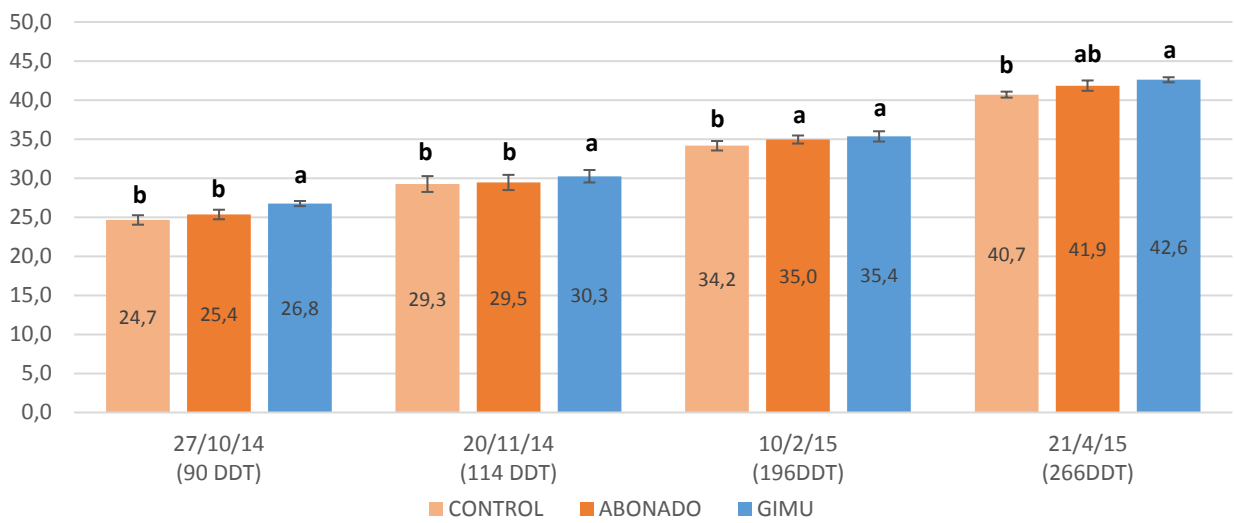


Fig. IV.15.23. Cantidad de total de frutos y flores (sin abortar + abortados) por planta



Tab. IV.15.7. Proporciones de frutos y flores de diferentes categorías por cantidad

Parámetro:	Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %				Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos frente a todos frutos con peso medido, %				
	27/10/14 90DDT*	20/11/14 114DDT	10/2/15 196DDT	21/4/15 266DDT	Frutos rojos	Frutos verdes	Frutos-destriós	Frutos en fase de engorde ≤60mm	Frutos comerciales (rojos + verdes)
Fecha o categoría: Variante									
CONTROL (C)	9,7	16,9	23,6	22,2	52,0	6,8	14,9	26,3	58,8
ABONADO (A)	9,8	16,6	22,5	21,1	51,9	7,1	14,5	26,5	59,0
GIMU (G)	6,6	11,0	17,3	16,0	52,9	9,0	11,9	26,3	61,9
Dif.abs. G-C	-3,1	-5,9	-6,3	-6,2	0,9	2,2	-3,0	-0,0	3,1
Dif.abs. G-A	-3,2	-5,6	-5,2	-5,1	1,00	1,9	-2,6	-0,2	2,9
Dif.rel. G/C, %	-31,98	-35,11	-26,95	-28,06	1,66	33,15	-20,49	-0,22	5,29
Dif.rel. G/A, %	-32,51	-33,87	-23,38	-24,07	1,93	26,35	-18,29	-0,87	4,89

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, α=0,05								
CONTROL (C)	a	a	a	a	a	b	a	a	b
ABONADO (A)	a	a	a	a	a	b	a	a	b
GIMU (G)	b	b	b	b	a	a	b	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL (C)	0,5009	0,8136	0,5237	0,4757	1,0742	0,4998	0,2759	0,108	1,0838
ABONADO (A)	0,4831	0,6782	0,7912	0,7206	0,5458	0,8844	0,934	0,9642	1,2873
GIMU (G)	0,3467	0,4755	0,3031	0,1361	0,484	0,7147	0,5059	0,8101	0,9118

Valor P	0,0026	<0,00005	<0,00005	<0,00005	0,3277	0,0013	0,0028	0,823	0,0029
---------	--------	----------	----------	----------	--------	--------	--------	-------	--------

*DDT – días después de trasplante.

Fig. IV.15.24. Proporción por cantidad de frutos y flores abortados frente a todos frutos y flores, %

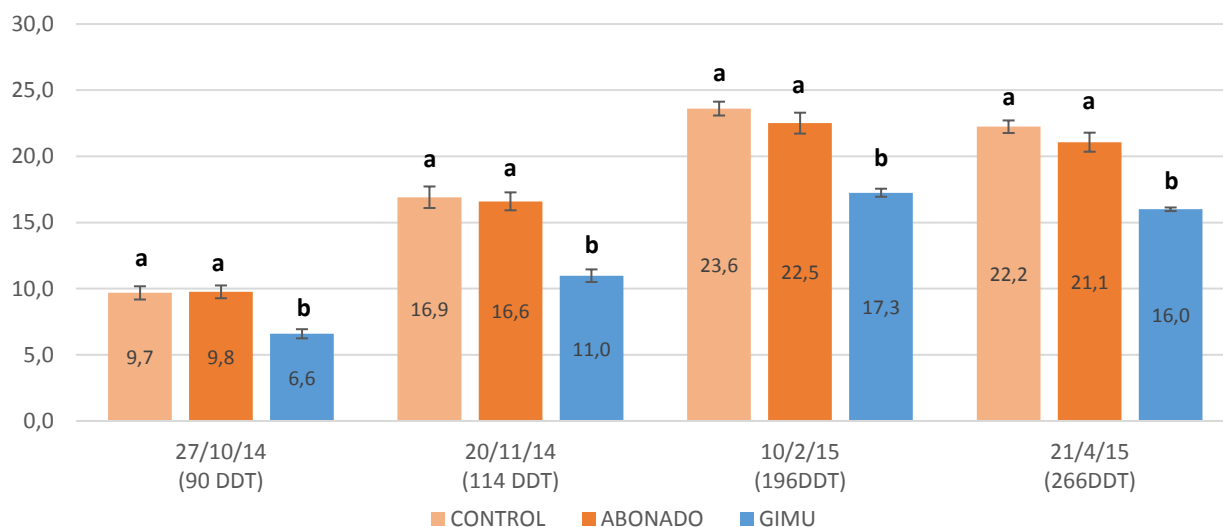
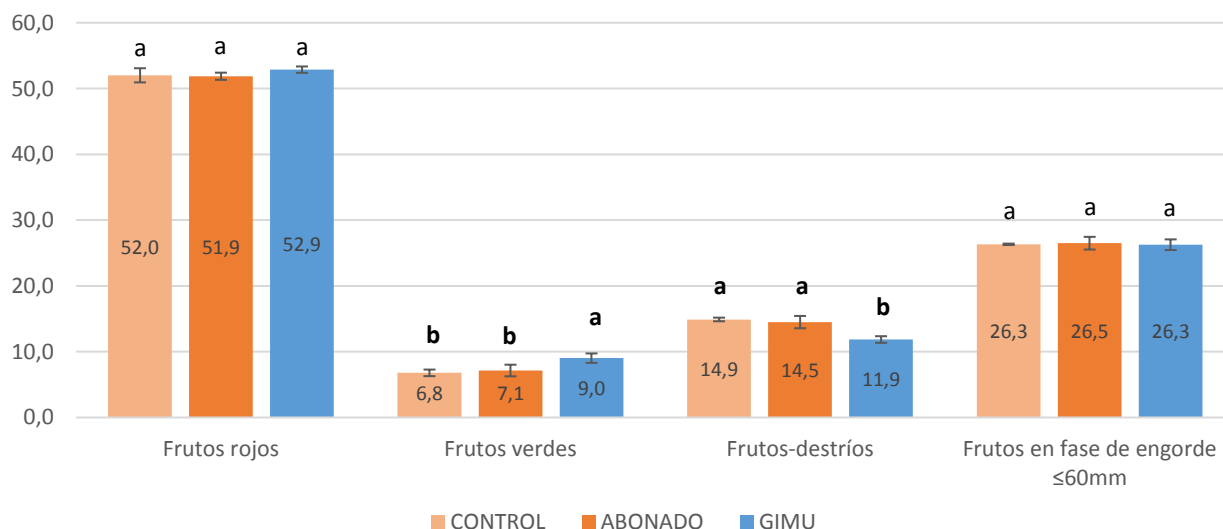
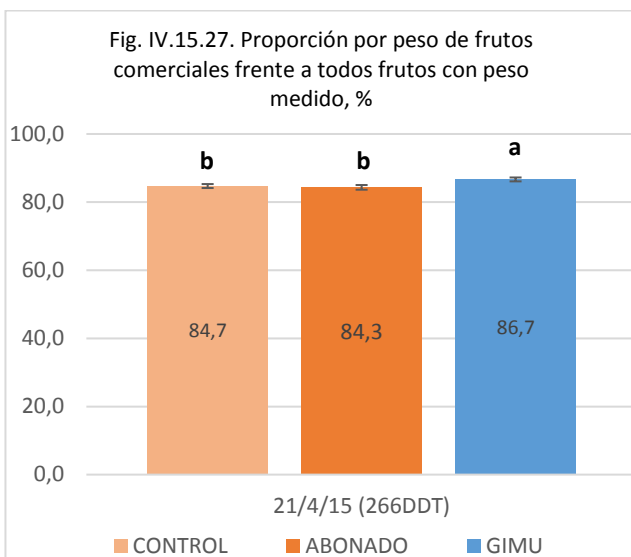
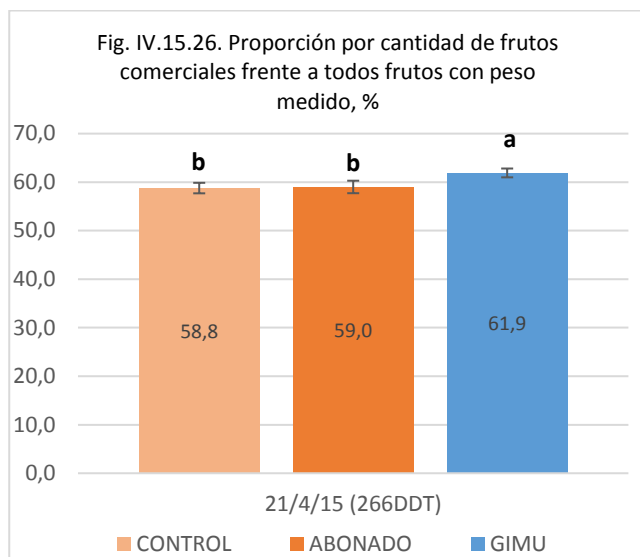


Fig. IV.15.25. Proporción por cantidad de diferentes categorías de frutos frente a todos frutos con peso medido, %





La proporción por cantidad de frutos y flores abortados (Tab. IV.15.7, Fig. IV.15.24) fue la menor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO en las cuatro fechas de mediciones.

La proporción por cantidad de frutos rojos (Fig. IV.15.25) fue similar entre las tres variantes. La proporción de frutos verdes recolectados (Fig. IV.15.25) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO. La proporción por cantidad de frutos-destríos fue la menor en la variante GIMU y sin diferencias estadísticamente significativas entre las variantes CONTROL y ABONADO. Las proporciones de frutos en fase de engorde (Fig. IV.15.25) fue similar en las tres variantes. Estos datos demuestran mayor vigor de las plantas tratadas con GIMU frente a otras dos variantes para los parámetros de proporción de frutos verdes de cuaje.

La proporción por cantidad de frutos comerciales (Fig. IV.15.26, Tab. IV.15.7) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO. La proporción por peso de frutos comerciales (Fig. IV.15.27, Tab. IV.15.8) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencias significativas en las variantes CONTROL y ABONADO.

La productividad de frutos rojos recolectados, frutos verdes recolectados, frutos en fase de engorde (Fig. IV.15.28, Tab. IV.15.8) fue la mayor en la variante GIMU, mientras que para las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa. La productividad de frutos-destríos fue la menor con GIMU (Fig. IV.15.28) y sin diferencias significativas para las variantes CONTROL y ABONADO.

La productividad total de frutos con pesos medidos (comerciales + destríos + en fase de engorde) fue la mayor para la variante GIMU (Fig. IV.15.29). La productividad de frutos comerciales fue la mayor en la variante GIMU (Fig. IV.15.29) y sin diferencias significativas entre variantes ABONADO y CONTROL.

Tab. IV.15.8. Productividad y proporción por peso de los frutos pesados de diferentes categorías

Parámetro:	Productividad total de frutos, kg/ha						Proporción por peso frente a todos frutos con peso medido, %				
Categoría:	Rojos	Verdes	Destríos	En fase de engorde	Todos con peso medido*	Comerciales (rojos + verdes)	Rojos	Verdes	Destríos	En fase de engorde	Comerciales (rojos + verdes)
Variante											
CONTROL (C)	62.614	4.202	6.122	5.928	78.866	66.816	79,4	5,3	7,8	7,5	84,7
ABONADO (A)	64.577	4.511	6.281	6.532	81.901	69.088	78,8	5,5	7,7	8,0	84,3
GIMU (G)	72.369	6.870	5.277	6.941	91.457	79.239	79,1	7,5	5,8	7,6	86,7
Dif.abs. G-C	9.755	2.668	-845	1.013	12.591	12.423	-0,28	2,2	-2,0	0,1	2,0
Dif.abs. G-A	7.792	2.359	-1.004	409	9.556	10.151	0,33	2,0	-1,9	-0,4	2,3
Dif.rel. G/C, %	15,58	63,49	-13,80	17,09	15,97	18,59	-0,36	42,11	-25,64	0,57	2,30
Dif.rel. G/A, %	12,07	52,29	-15,98	6,26	11,67	14,69	0,42	36,15	-24,99	-5,12	2,77
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$										
CONTROL (C)	b	b	a	b	b	b	a	b	a	a	b
ABONADO (A)	b	b	a	ab	b	b	a	b	a	a	b
GIMU (G)	a	a	b	a	a	a	a	a	b	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)										
CONTROL (C)	1296,8	423,09	198,47	366,1	1870,6	1682,5	0,425	0,4466	0,1851	0,4355	0,5799
ABONADO (A)	2040,9	610,21	421	263,41	2162,6	2062,5	0,5081	0,7488	0,5681	0,1954	0,6852
GIMU (G)	1572,1	549,86	258,93	533,06	1937,9	1509,4	0,5715	0,6303	0,2781	0,4761	0,5697
Valor P	0,0019	0,0007	0,0119	0,0875	0,0005	0,0004	0,7429	0,0058	0,0005	0,5937	0,004

* Frutos rojos + frutos verdes + frutos-destríos (calibres MMM, MM, fisiopatías) + frutos en fase de engorde en el último día del ensayo.

Fig. IV.15..28. Productividad total de frutos (rojos, verdes, con fisiopatías, en fase de engorde), kg/ha

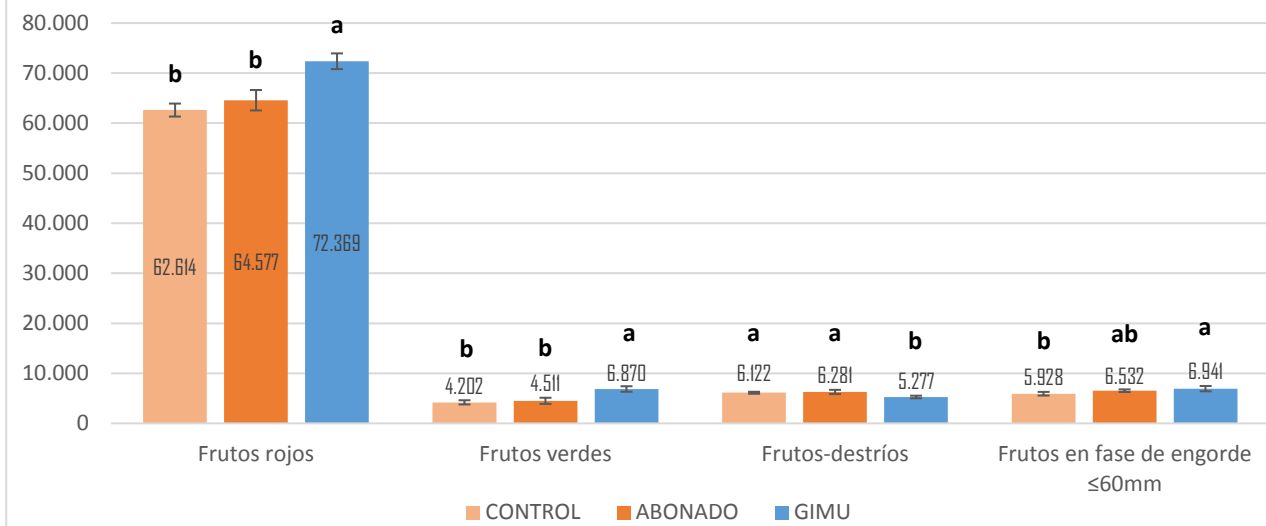
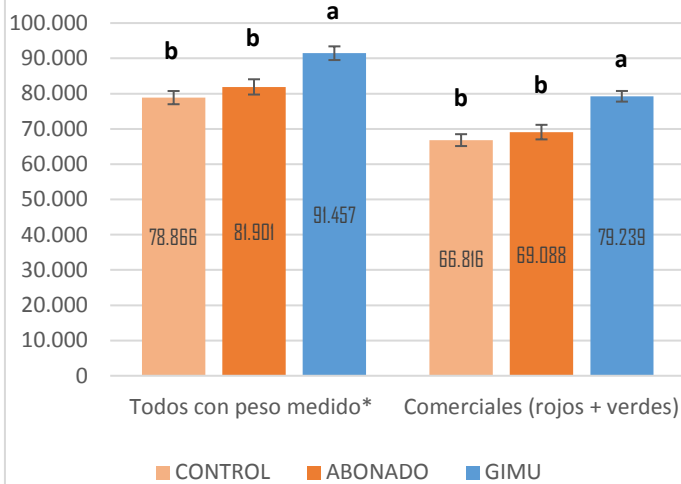
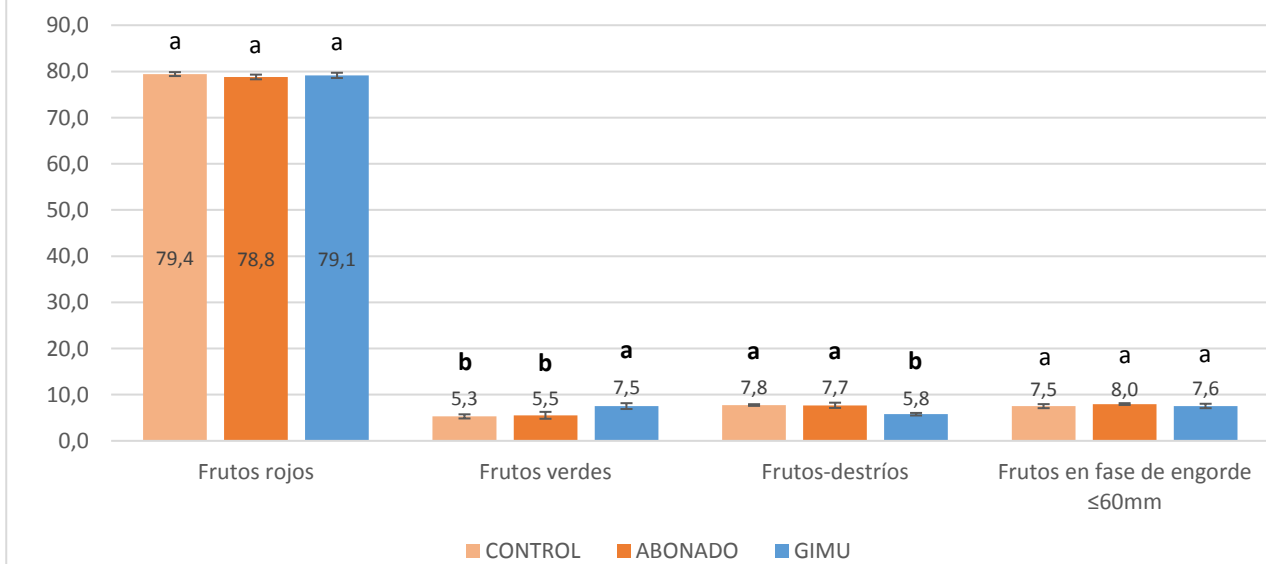


Fig. IV.15.29. Productividad total de frutos (todos con peso medido y comerciales)*, kg/ha



* Frutos rojos + frutos verdes + frutos-destroídos (calibres MMM, MM, fisiopatías) + frutos en fase de engorde en el último día del ensayo.

Fig. IV.15.30. Proporción por peso frente a todos frutos con peso medido, %



La proporción por peso de frutos rojos frente a todos frutos con peso medido (Fig. IV.15.30, Tab. IV.15.8) no tuvo diferencia significativa entre las variantes. La proporción por peso de frutos verdes frente a todos frutos con peso medido (Fig. IV.15.30, Tab. IV.15.8) fue la mayor en la variante GIMU y sin diferencia significativa entre las variantes CONTROL y ABONADO. La proporción por peso de los frutos-destríos (Fig. IV.15.30) fue la menor en la variante con GIMU. La proporción por peso de frutos en fase de engorde frente a todos frutos con peso medido (Fig. IV.15.30, Tab. IV.15.8) no tuvo diferencia significativa entre las variantes.

La productividad de frutos rojos por calibres (Fig. IV.15.31, Tab. IV.15.9) fue la mayor en la variante GIMU para el calibre GGG y sin diferencias significativas entre las variantes para calibres GG, G y M.

La productividad de frutos verdes por calibres (Fig. IV.15.30) fue la mayor en la variante GIMU para calibres GG y G. No hubo frutos verdes de calibre GGG. La mayor productividad de los frutos de calibre M fue en la variante abonado, seguida por el calibre CONTROL y con menor productividad en la variante GIMU.

La productividad de frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres (Fig. IV.15.33) fue la mayor en la variante GIMU para el calibre GGG y sin diferencias significativas entre las variantes para calibres GG, G y M.

Tab. IV.15.9. Productividad según los calibres de los frutos

Parámetro:	Productividad de frutos rojos por calibres, kg/ha				Productividad de frutos verdes por calibres, kg/ha				Productividad de todos frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres, kg/ha			
	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M
Calibre:	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M	GGG	GG	G	M
Variante												
CONTROL (C)	47.167	7.530	5.561	2.356	0	555	1.931	1.716	47.167	8.085	7.492	4.072
ABONADO (A)	46.782	10.540	5.071	2.184	0	404	1.794	2.313	46.782	10.944	6.865	4.497
GIMU (G)	57.033	8.869	4.512	1.955	0	2.104	3.796	970	57.033	10.973	8.308	2.925
<i>Dif.abs. G-C</i>	9.866	1.339	-1.049	-401	0	1.549	1.865	-746	9.866	2.888	816	-1.147
<i>Dif.abs. G-A</i>	10.251	-1.671	-559	-229	0	1.700	2.002	-1.343	10.251	29	1.443	-1.572
<i>Dif.rel. G/C, %</i>	20,92	17,78	-18,86	-17,02	n/a	279,10	96,58	-43,47	20,92	35,72	10,89	-28,17
<i>Dif.rel. G/A, %</i>	21,91	-15,85	-11,02	-10,49	n/a	420,79	111,59	-58,06	21,91	0,26	21,02	-34,96

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$											
CONTROL (C)	b	a	a	a	a	b	b	ab	b	a	a	a
ABONADO (A)	b	a	a	a	a	b	b	a	b	a	a	a
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)											
CONTROL (C)	2103,8	733,28	960,79	1063,3	0	227,31	376,17	278,77	2103,8	870,16	1231,6	1264,1
ABONADO (A)	3529,2	1314,3	333,77	666,55	0	248,39	471,73	563,85	3529,2	1445,5	594,47	636,58
GIMU (G)	1477	925,82	674,84	341,05	0	671,42	317,66	360,12	1477	1368,4	905,61	623,09

Valor P	0,0076	0,1873	0,6006	0,9026	M	0,0228	0,0157	0,0865	0,0076	0,2194	0,6119	0,3459
---------	--------	--------	--------	--------	---	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------

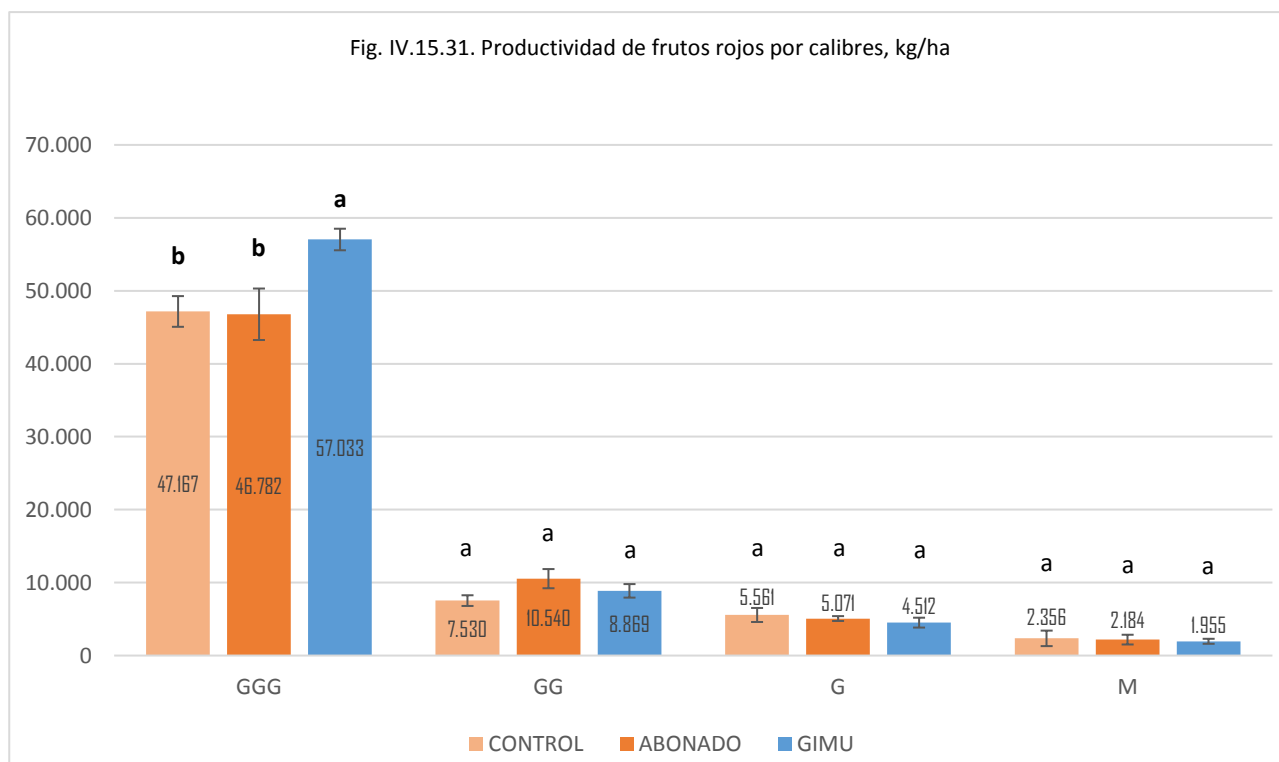


Fig. IV.15.32. Productividad de frutos verdes por calibres, kg/ha

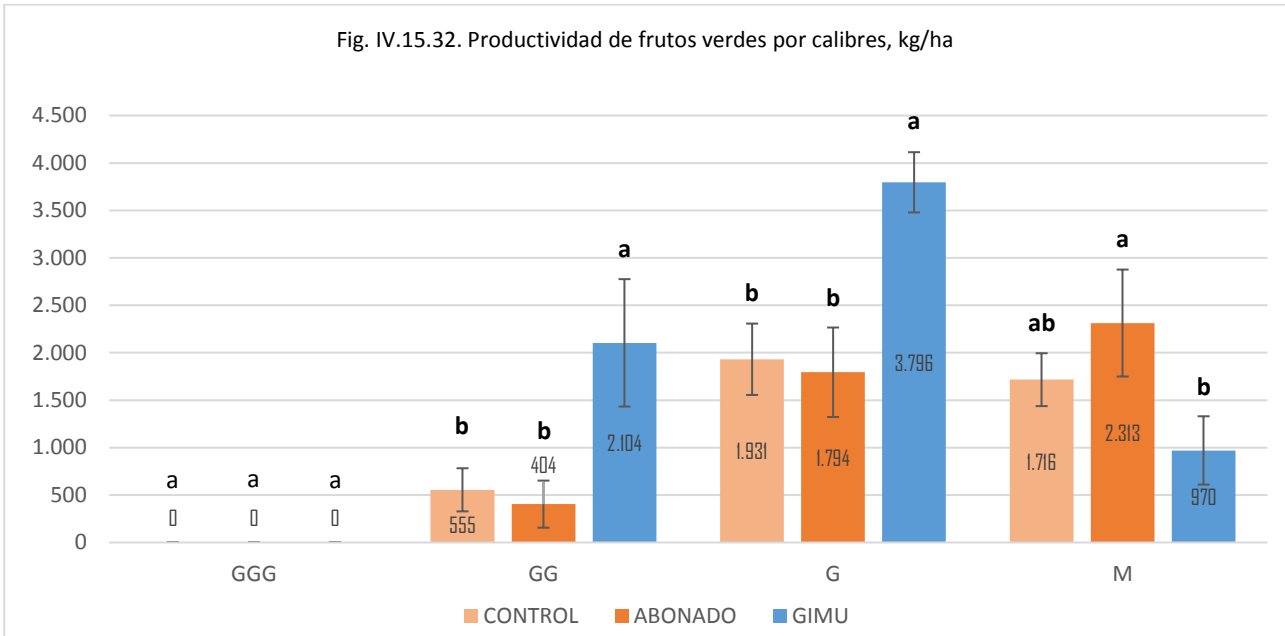
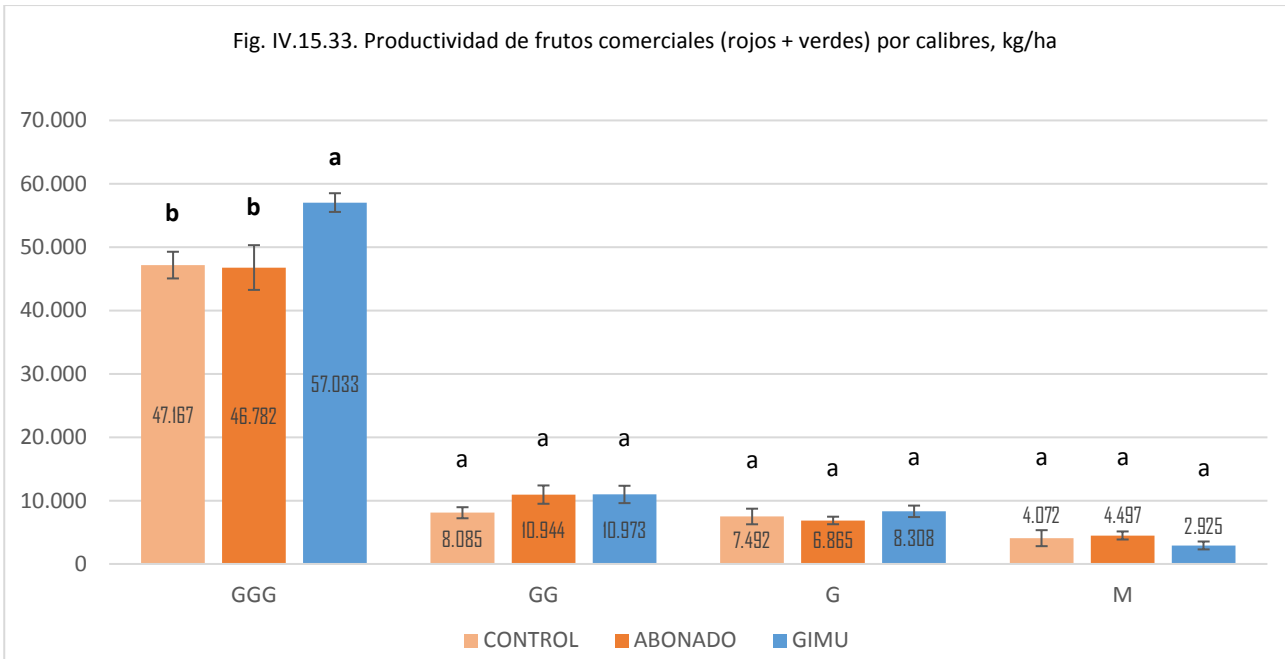
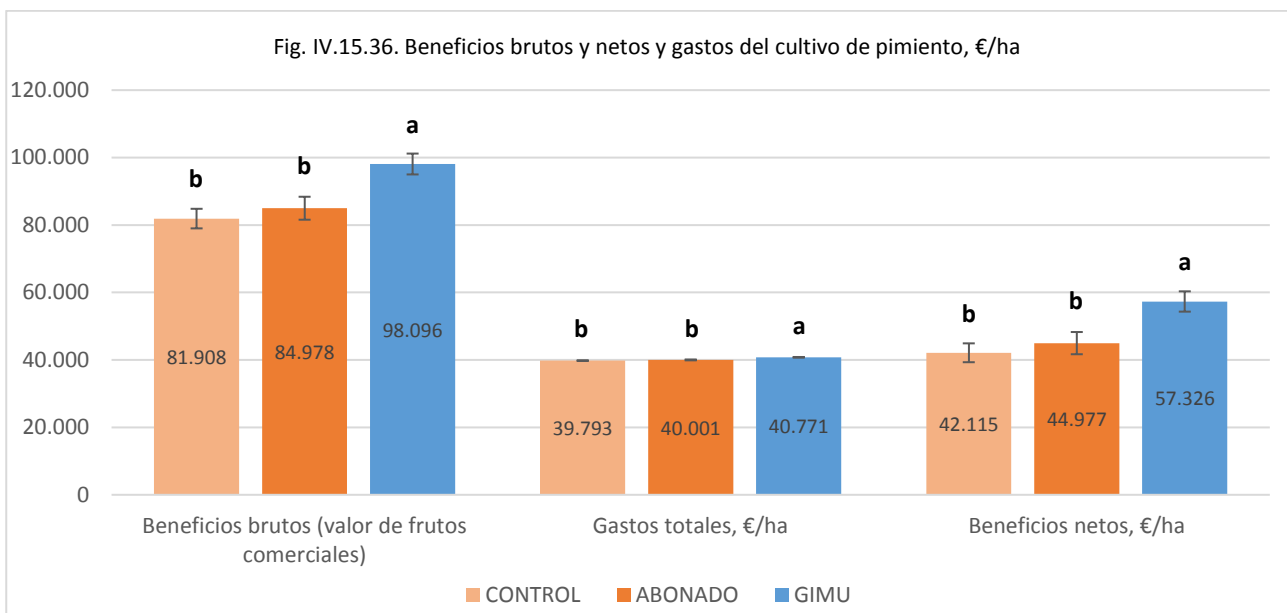
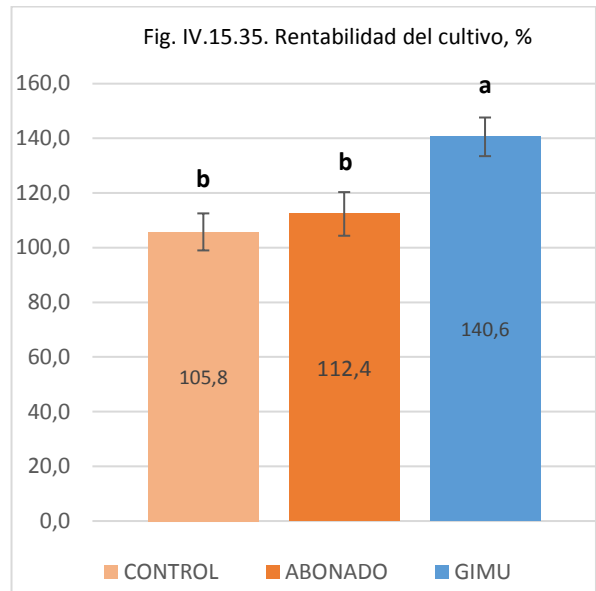
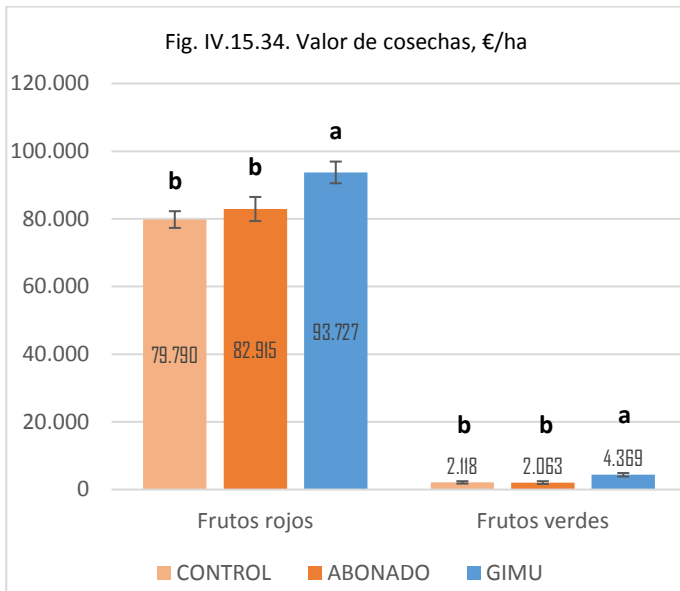


Fig. IV.15.33. Productividad de frutos comerciales (rojos + verdes) por calibres, kg/ha



Tab. IV.15.10. Datos económicos del cultivo

Parámetro:	Valor de cosechas total (beneficios brutos), €/ha			Gastos totales, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad del cultivo, %
	Categorías:					
Variante	Frutos rojos	Frutos verdes	Frutos comerciales (rojos+ verdes)			
CONTROL (C)	79.790	2.118	81.908	39.793	42.115	105,8
ABONADO (A)	82.915	2.063	84.978	40.001	44.977	112,4
GIMU (G)	93.727	4.369	98.096	40.771	57.326	140,6
Dif.abs. G-C	13.937	2.251	16.188	977	15.211	34,8
Dif.abs. G-A	10.812	2.306	13.119	770	12.349	28,2
Dif.rel. G/C, %	17,47	106,30	19,76	2,46	36,12	32,89
Dif.rel. G/A, %	13,04	111,79	15,44	1,92	27,46	25,10
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL (C)	b	b	b	b	b	b
ABONADO (A)	b	b	b	b	b	b
GIMU (G)	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL (C)	2471,5	359,83	2900,8	109,41	2797,5	6,7709
ABONADO (A)	3558,3	409,62	3406,2	133,92	3292,6	7,9849
GIMU (G)	3210,4	521,29	3093,8	98,178	3009,9	7,0658
Valor P	0,021	0,0027	0,0087	0,0001	0,0104	0,0137



El valor de frutos rojos y frutos verdes recolectados (Fig. IV.15.34, Tab. IV.15.10) fue el mayor en la variante GIMU, mientras que entre las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa.

El valor total de frutos comerciales (beneficios brutos) fue el mayor en la variante GIMU (Fig. IV.15.36) y sin diferencias significativas entre las variantes CONTROL y ABONADO. Los gastos totales fueron los mayores en la variante GIMU (Fig. IV.15.36) superando en 977€/ha a CONTROL y en 770€/ha a la variante ABONADO. Los beneficios netos fueron los mayores en la variante GIMU (Fig. IV.15.36) superando en 15.211€/ha (36%) a CONTROL y en 12.349€/ha (27%) a la variante ABONADO.

La rentabilidad del cultivo de pimiento (Fig. IV.15.35, Tab. IV.15.10) fue la mayor en la variante GIMU, mientras que entre las variantes de CONTROL y ABONADO no hubo diferencia significativa.

IV.II.III. PEPINO

Ensayo 16. Efecto del GIMU en el cultivo de pepino holandés ecológico de variedad 091, 2018-2019

Objetivo del ensayo

El ensayo pretende determinar la influencia del tratamiento con GIMU sobre el desarrollo vegetativo y la productividad del cultivo ecológico de pepino holandés de la variedad 091 cultivado en un invernadero tipo raspa y amagado entre octubre de 2018 y marzo de 2019.

Materiales y métodos

El ensayo se realizó entre octubre de 2018 y marzo de 2019 en un invernadero tipo raspa y amagado en el municipio de V́icar, provincia de Almería, España, con un cultivo ecológico de pepino holandés (pepino de Almería) de variedad 091. El suelo es franco-arcilloso (arena 41%, limo 28%, arcilla 31%, pH 7,6, conductividad 1645 $\mu\text{S}/\text{cm}$, materia orgánica – 1,37%; N total – 1129 mg/kg; P disponible – 28,7 mg/kg; K – 370 mg/kg) con una capa de enarenado de 8-10 cm de grosor y un mulch de plástico blanco hacia arriba y negro hacia abajo.

La fecha de trasplante de las plántulas de pepino fue el día 27/10/2018, densidad de plantación – 12.500 plantas/ha (con líneas dobles, 0,9-2,3m x 0,5m). Las fechas de recolecciones de pepinos eran desde 17 de diciembre de 2018 hasta 21 de marzo de 2019, 2-3 veces por la semana, en total se realizaron 33 recolecciones.

El ensayo constó de dos variantes, CONTROL y GIMU con tres repeticiones, que eran los líneas dobles con 122, 137 y 141 plantas para la variante con GIMU, y otros 3 líneas dobles con 122, 137 y 141 plantas para la variante de CONTROL (formando 3 bloques distribuidos al azar) (Fig. IV.16.1, Tab. IV.16.1).

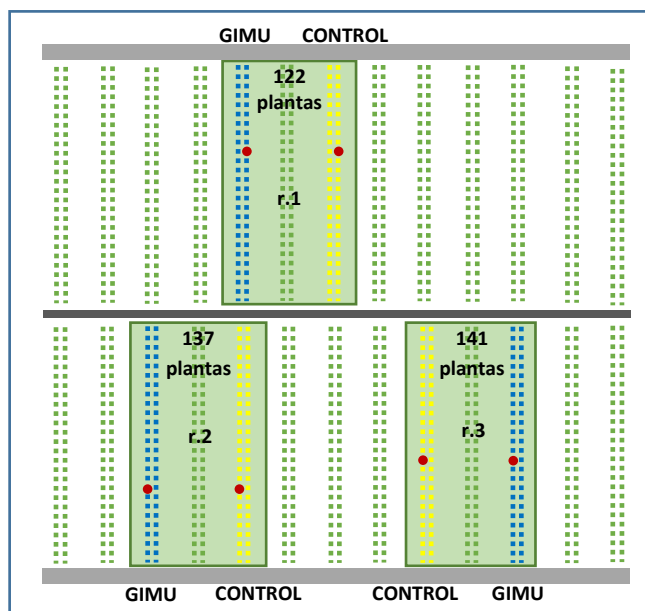


Fig. IV.16.1. Esquema del ensayo con 3 bloques al azar. Las líneas de puntos cuadrados (verdes, azules y amarillos) representan los líneas de las plantas. Los puntos rojos marcan las plantas individuales de muestreo.

Tab. IV.16.1. Variantes del ensayo 16:

Variante	Modo y dosis de aplicación	Fecha
1) CONTROL	Nutrición típica de un cultivo ecológico de pepinos en un invernadero.	-----
2) GIMU	1 L/ha diluido en agua (0,08 ml de GIMU y 30 ml de agua por planta) y aplicado por drench (Fig. IV.16.2) simulando el riego por goteo, sin abonado con fósforo en dos semanas después de la aplicación. Luego se realizó el manejo y abonado igual que en CONTROL.	29/10/18 (2 días después de trasplante, DDT)



Fig. IV.16.2. Aplicación de GIMU por drench con ayuda de una mochila con dosificador (2 DDT).

Los parámetros medidos en el ensayo 16 fueron los siguientes: Grado de micorrización, %; Longitud de tallo, cm; Cantidad de hojas por planta; Cantidad total de flores y frutos por planta; Frutos comerciales por planta (145 días después de trasplante, DDT); Frutos en fase de engorde por planta (145 DDT); Flores por planta (145 DDT); Frutos

abortados por planta (145 DDT); Proporción de frutos abortados, % (145 DDT); Productividad por fechas, kg/ha (33 recolecciones); Cantidad de frutos recolectados por planta; Peso medio de un fruto, g; Productividad total, kg/ha; Gastos de producción, €/ha; Valor de cosecha total (beneficios brutos), €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad, %; Temperaturas del suelo y aire, °C (ver anexo).

El manejo estadístico de los datos se realizó según el diseño experimental de bloques al azar con 3 repeticiones. Cada unidad experimental contenía un línea doble de plantas (entre 122 y 141, Fig. IV.16.1). Las mediciones de cosechas se realizaron en cada línea doble del ensayo. Las mediciones del crecimiento vegetativo (vigor), floración, frutos abortados se hicieron en las plantas escogidas al azar en cada repetición en 3 fechas: 20, 51 y 145 DDT. Los resultados se analizaron estadísticamente según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Resultados del ensayo 16

El ensayo demostró que el grado de micorrización ha sido nulo en las plantas de CONTROL en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.16.3, Tab. IV.16.2), mientras que las plantas tratadas con GIMU tuvieron micorrizas (Fig. IV.16.7 y IV.16.8). Con el paso de tiempo el grado de micorrización en las plantas de GIMU aumentó llegando a 61,1% al final de ensayo (145 DDT, Fig. IV.16.3).

La longitud de tallo durante el experimento creció más en las plantas tratadas con GIMU a 51 y 145 DDT llegando a superar a CONTROL al final del ensayo en 43,4cm o en 8,5% (Fig. IV.16.4, IV.16.9, IV.16.10).

La cantidad de hojas producidas por una planta ha sido mayor en las tres fechas de mediciones en la variante GIMU (Fig. IV.16.5), superando a CONTROL al final del ensayo en 4 hojas o en 7,7%.

La cantidad total de flores y frutos producidos por la planta fue mayor en la variante GIMU (Fig. IV.16.6).

Tab. IV.16.2. Grado de micorrización, altura, cantidad de hojas, cantidad total de frutos y flores en las plantas de pepino ecológico.

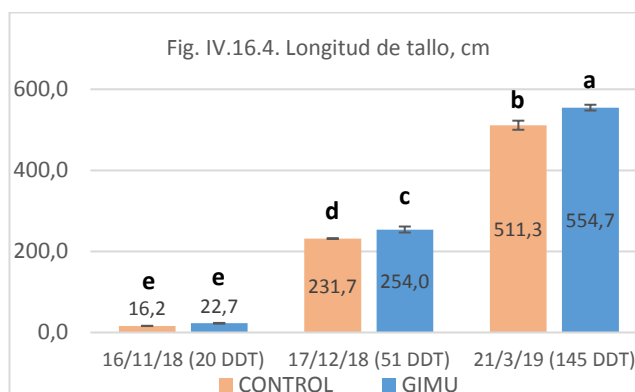
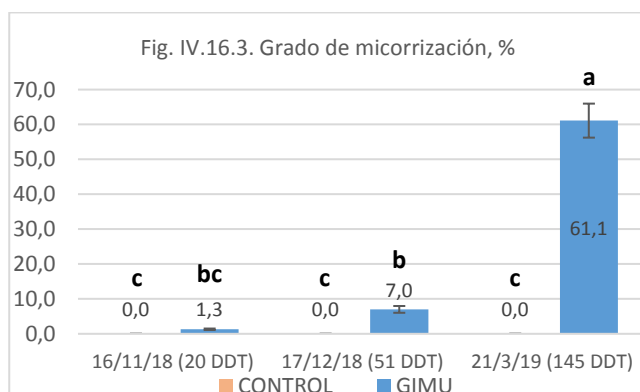
Variante	Fecha	Días después de trasplante (DDT)	Grado de micorrización, %	Longitud de tallo, cm	Cantidad de hojas	Cantidad total de flores y frutos
CONTROL	16/11/18	20 DDT	0,0	16,2	5,3	sd*
GIMU	16/11/18	20 DDT	1,3	22,7	7,0	sd
CONTROL	17/12/18	51 DDT	0,0	231,7	21,7	15,7
GIMU	17/12/18	51 DDT	7,0	254,0	24,0	17,3
CONTROL	21/3/19	145 DDT	0,0	511,3	52,0	58,3
GIMU	21/3/19	145 DDT	61,1	554,7	56,0	60,3

Variante	Fecha	Días después de trasplante (DDT)	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$			
CONTROL	16/11/18	20 DDT	c	e	f	sd
GIMU	16/11/18	20 DDT	bc	e	e	sd
CONTROL	17/12/18	51 DDT	c	d	d	d
GIMU	17/12/18	51 DDT	b	c	c	c
CONTROL	21/3/19	145 DDT	c	b	b	b
GIMU	21/3/19	145 DDT	a	a	a	a

Variante	Fecha	Días después de trasplante (DDT)	Error estándar de media (SE Mean)			
CONTROL	16/11/18	20 DDT	0	0,3333	0,3333	sd
GIMU	16/11/18	20 DDT	0,2122	0,8819	0	sd
CONTROL	17/12/18	51 DDT	0	0,8819	0,3333	0,3333
GIMU	17/12/18	51 DDT	0,9722	7,3711	0	0,3333
CONTROL	21/3/19	145 DDT	0	11,215	1,1547	0,3333
GIMU	21/3/19	145 DDT	4,8734	7,1259	0,5774	0,6667

Valor P			<0,00005	<0,00005	<0,00005	<0,00005
---------	--	--	----------	----------	----------	----------

* sd – sin datos



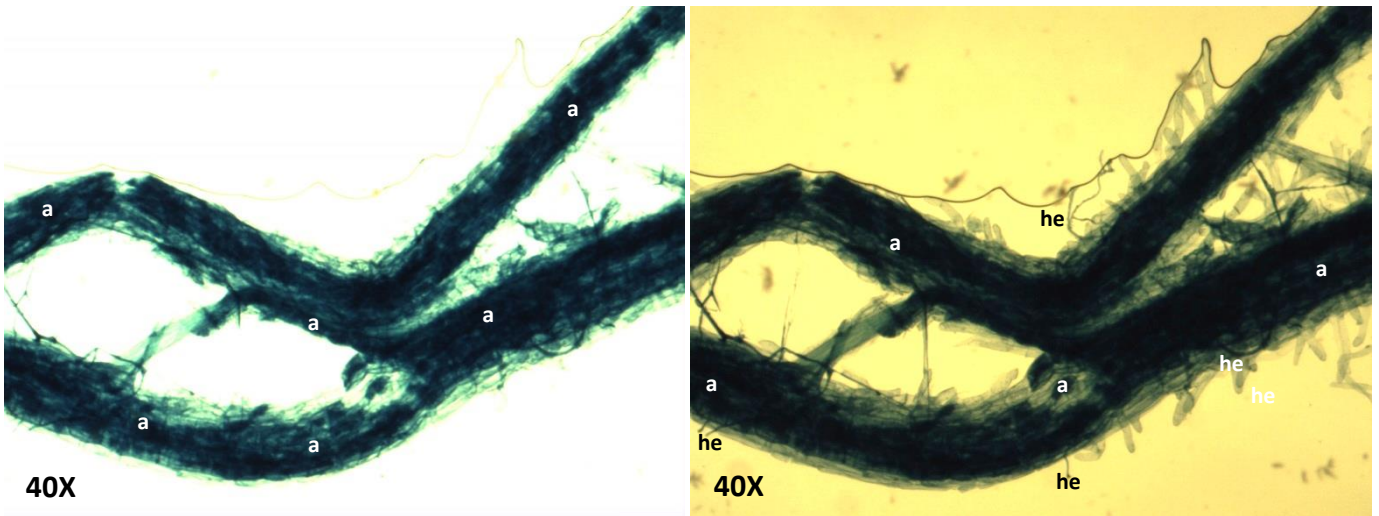
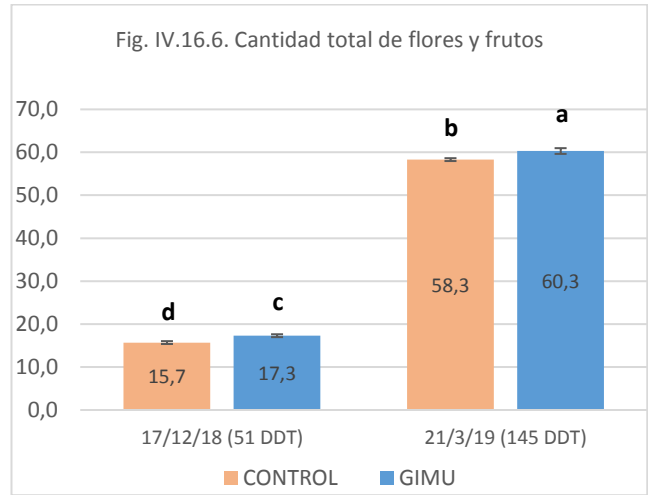
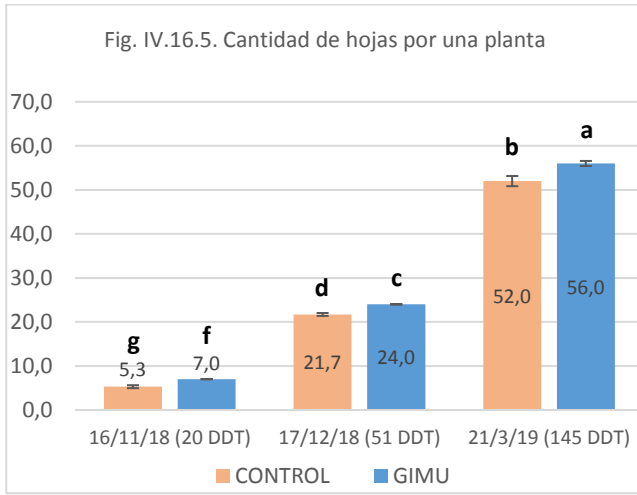


Fig. IV.16.7. Aspecto de una raíz micorrizadas tras la aplicación de GIMU (40X). Se observa una abundante cantidad de arbusculos (a), algunas hifas extrarradiculares (he).

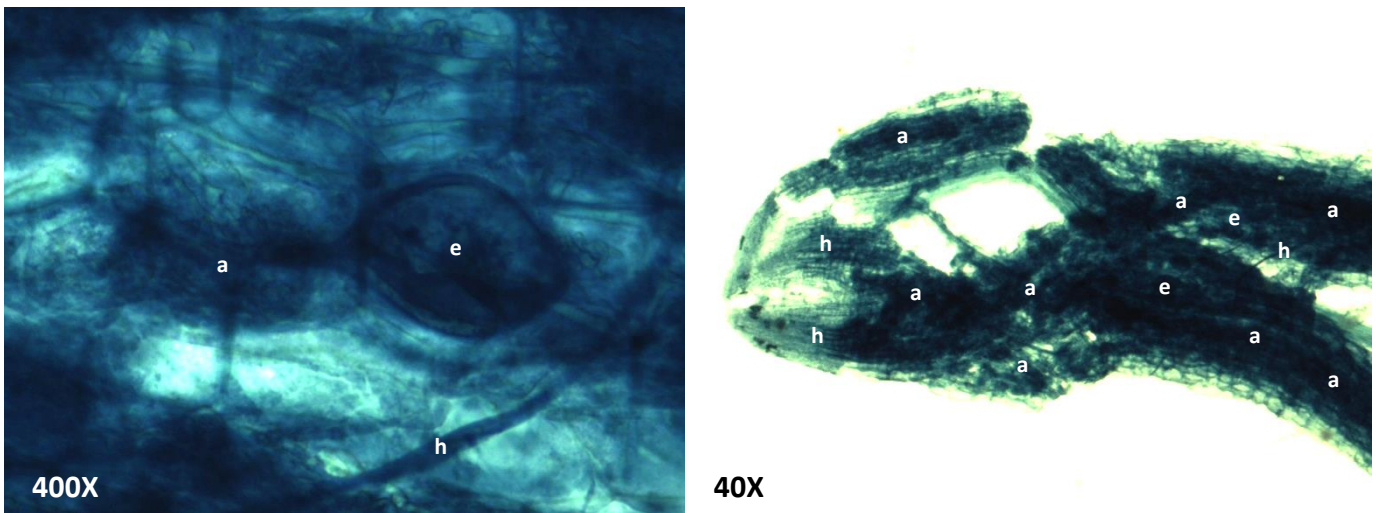


Fig. IV.16.8. Aspecto de una raíz micorrizadas tras la aplicación de GIMU (400X y 40X). Se observa una abundante cantidad de arbusculos (a), algunas esporas (e) e hifas (h) cerca de la punta de la raíz.

La cantidad de frutos comerciales recolectados de una planta fue mayor en la variante GIMU tanto según las mediciones en las plantas de muestreo (Fig. IV.16.11, Tab. IV.16.3) como según las mediciones efectuados en los líneas dobles (Fig. IV.16.21, Tab. IV.16.5), superando a CONTROL en 6,2 y 6,3% respectivamente.

La cantidad de frutos en la fase de engorde al final del ensayo no tuvo diferencia significativa entre las dos variantes (Fig. IV.16.12). La cantidad de flores al final del ensayo no tuvo diferencia significativa entre las dos variantes (Fig. IV.16.13). La cantidad de frutos abortados al final del ensayo no tuvo diferencia significativa entre las variantes (Fig. IV.16.14). La proporción de frutos abortados (Fig. IV.16.16) fue 11,7% menor en la variante GIMU (Fig. IV.16.15).



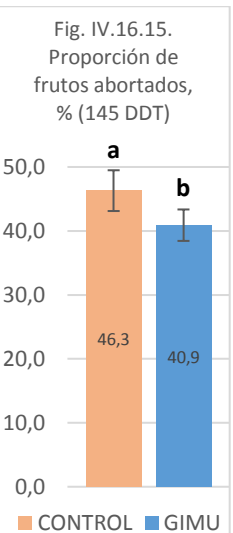
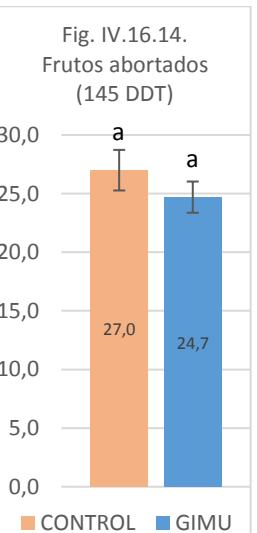
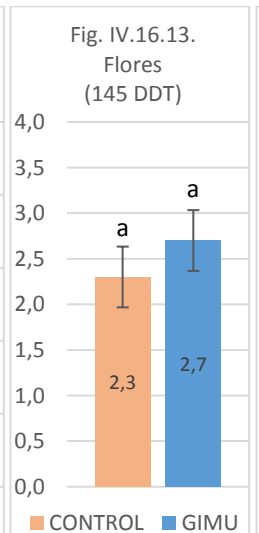
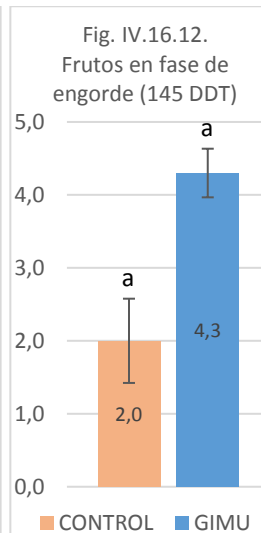
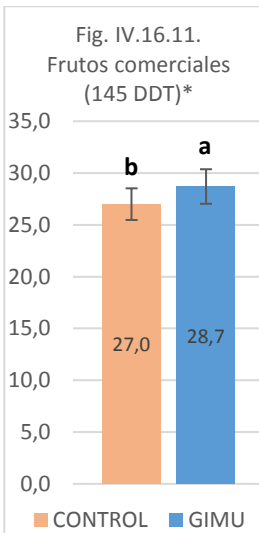
Fig. IV.16.9. Aspecto de las plantas de pepino ecológico el día 16/11/2018 (20 DDT).



Fig. IV.16.10. Aspecto de las plantas de pepino ecológico el día 2/12/2018 (36 DDT).

Tab. IV.16.3. Parámetros de vigor de las plantas de pepino (en las plantas de muestreo).

Variante	Frutos comerciales (145 DDT)	Frutos en fase de engorde (145 DDT)	Flores (145 DDT)	Frutos abortados (145 DDT)	Proporción de frutos abortados, % (145 DDT)
CONTROL	27,0	2,0	2,3	27,0	46,3
GIMU	28,7	4,3	2,7	24,7	40,9
Dif.abs.	1,7	2,3	0,3	-2,3	-5,4
Dif.rel., %	6,17	116,67	14,29	-8,64	-11,66
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	b	a	a	a	a
GIMU	a	a	a	a	b
Error estándar de media (SE Mean)					
Variante	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	1,5275	0,5774	0,3333	1,7321	3,1891
GIMU	1,6667	0,3333	0,3333	1,3333	2,4609
Valor P	0,0377	0,0728	0,4226	0,1181	0,0421



* Datos obtenidos de las plantas de muestreo (Tab. IV.16.3).



Fig. IV.16.16. Aspecto de las plantas el día 19/1/2019 (84 DDT). Algunas plantas tenían una elevada cantidad de frutos abortados (ab) y con desarrollo precario (dp) (A, marcados con flechas) frente a otras plantas con desarrollo equilibrado de los frutos (B).



Fig. IV.16.17. Aspecto de las plantas de pepino ecológico el día 2/3/2019 (126 DDT). Desarrollo adelantado de las plantas tratadas con GIMU.

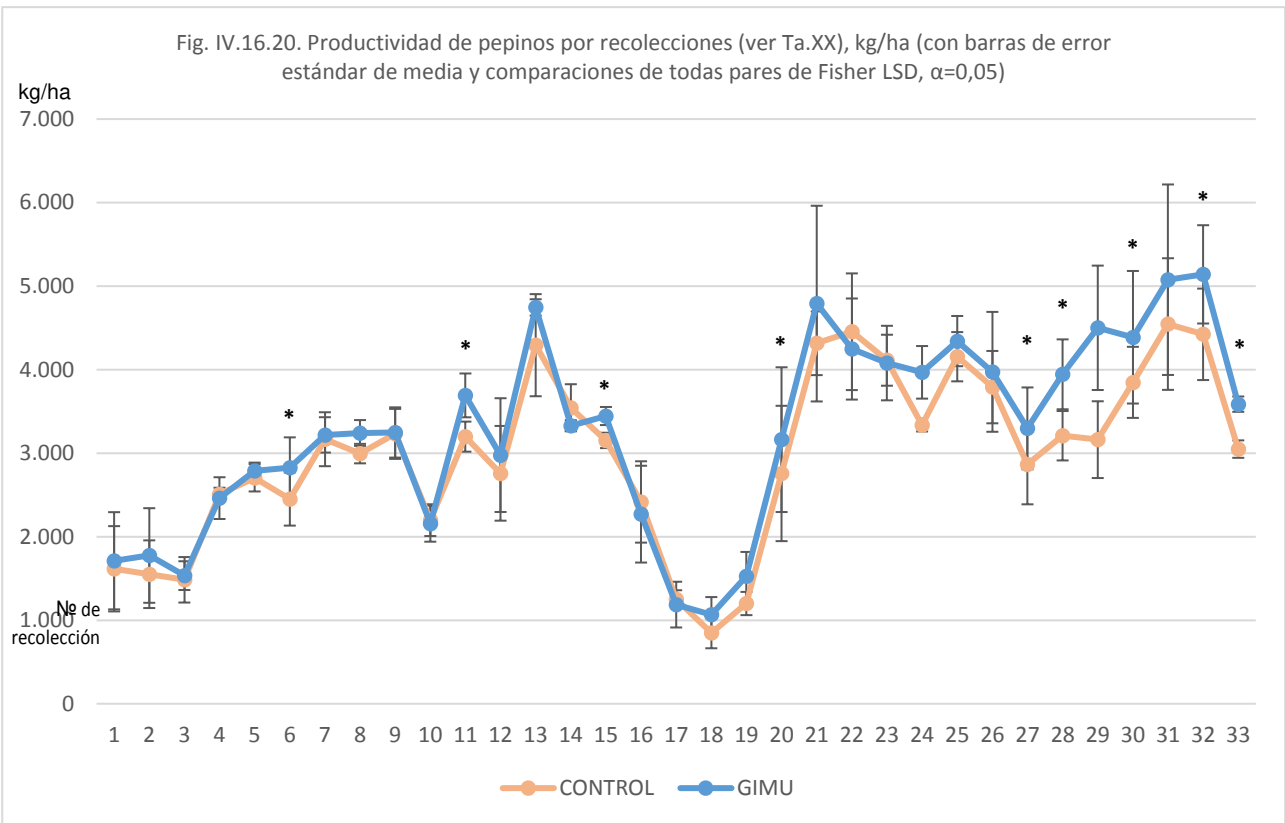


Fig. IV.16.18. Las plantas de pepino el día 2/3/2019 (126 DDT). Desarrollo adelantado de las plantas tratadas con GIMU.

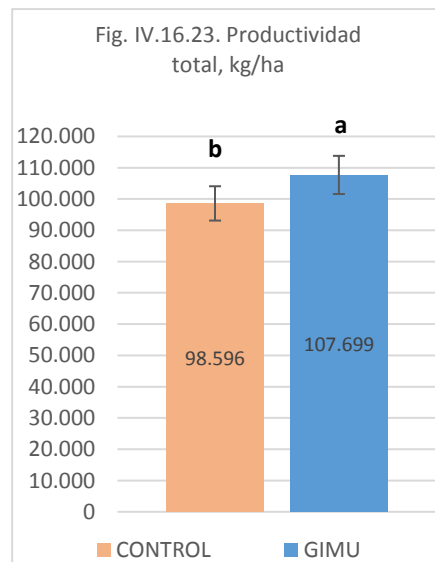
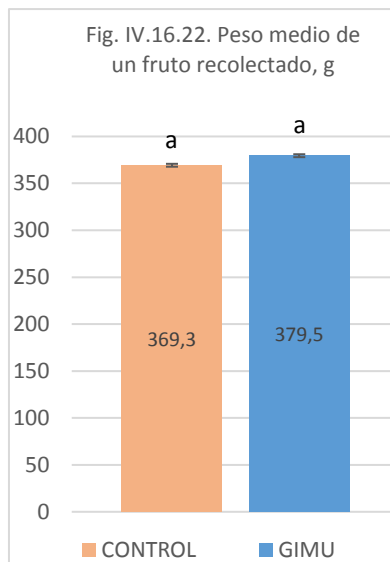
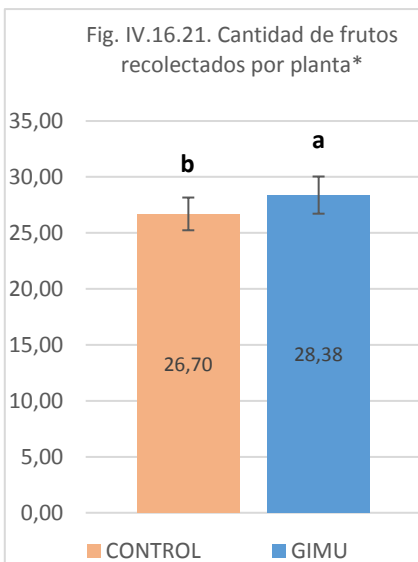
La productividad de pepinos según las fechas fue mayor en la variante de GIMU en 9 recolecciones (Tab. IV.16.4, Fig. IV.16.20), sin diferencias significativas para el resto de las recolecciones. La diferencia de productividad especialmente se hizo notable en el último mes del ensayo (desde 21/2/19 hasta 21/3/19, Fig. IV.16.17, IV.16.18, IV.16.19, IV.16.20), cuando en las últimas 10 recolecciones (todas con los valores de las medias superiores en la variante de GIMU) hubo diferencias significativas en 5 fechas de recolecciones superando a CONTROL entre 14,0 y 22,9% (Tab. IV.16.4).



Fig. IV.16.19. Aspecto de las plantas de pepino ecológico el día 2/3/2019 (126 DDT). Desarrollo adelantado de las plantas tratadas con GIMU.



El signo * marca las recolecciones donde hubo diferencia estadísticamente significativa según Fisher LSD, $\alpha=0,05$.



*Datos obtenidos de las recolecciones en los líneas dobles del ensayo (Fig. IV.16.1).

Tab. IV.16.4. Productividad de pepino ecológico (kg/ha) según fechas de recolecciones.

Fecha	DDT	Nº de recolección	CONTROL	GIMU	Diferencia absoluta	Dif. relativa, %	Fisher LSD ($\alpha=0,05$)	Error estándar de la media		Valor P
								CONTROL	GIMU	
17/12/2018	51	rec.1	1.616	1.712	96	5,93		510,54	581,96	0,5204
19/12/2018	53	rec.2	1.551	1.775	224	14,42		405,2	566,56	0,3064
21/12/2018	55	rec.3	1.484	1.534	50	3,39		272,4	172,1	0,7384
24/12/2018	58	rec.4	2.509	2.462	-47	-1,87		77,382	249,88	0,8235
26/12/2018	60	rec.5	2.705	2.787	82	3,03		163,38	99,955	0,7286
28/12/2018	62	rec.6	2.451	2.827	376	15,32	*	318,14	362,36	0,038
31/12/2018	65	rec.7	3.167	3.219	53	1,66		322,98	211,65	0,7178
03/01/2019	68	rec.8	2.995	3.242	246	8,23		116,66	154,3	0,3975
07/01/2019	72	rec.9	3.231	3.248	17	0,54		299,18	300,66	0,6583
10/01/2019	75	rec.10	2.198	2.156	-42	-1,89		190,41	215,63	0,9115
13/01/2019	78	rec.11	3.198	3.692	494	15,44	*	180,01	262,43	0,0334
16/01/2019	81	rec.12	2.759	2.977	218	7,90		567,07	680,94	0,3384
19/01/2019	84	rec.13	4.293	4.745	451	10,51		611,49	97,878	0,4726
22/01/2019	87	rec.14	3.545	3.329	-216	-6,09		280,62	66,365	0,4307
25/01/2019	90	rec.15	3.153	3.445	291	9,23	*	91,997	108,39	0,0032
28/01/2019	93	rec.16	2.416	2.270	-146	-6,05		487,02	579,6	0,3764
31/01/2019	96	rec.17	1.253	1.187	-66	-5,26		105,97	273,89	0,8281
03/02/2019	99	rec.18	848	1.066	218	25,76		183,78	211,09	0,0556
06/02/2019	102	rec.19	1.200	1.527	327	27,28		139,16	290,48	0,4143
09/02/2019	105	rec.20	2.757	3.162	405	14,69	*	810,17	866,47	0,0193
12/02/2019	108	rec.21	4.316	4.791	475	11,01		381,24	1171,5	0,6194
15/02/2019	111	rec.22	4.454	4.247	-207	-4,66		698,67	605,43	0,2226
18/02/2019	114	rec.23	4.113	4.079	-34	-0,82		305,31	446,26	0,8792
21/02/2019	117	rec.24	3.337	3.968	631	18,92		76,827	314,69	0,1685
24/02/2019	120	rec.25	4.155	4.342	187	4,49		294,7	300,63	0,7401
27/02/2019	123	rec.26	3.791	3.974	183	4,84		433,13	717,67	0,5965
02/03/2019	126	rec.27	2.864	3.297	433	15,12	*	476,21	489,92	0,0056
05/03/2019	129	rec.28	3.209	3.944	736	22,93	*	295,86	418,69	0,0464
08/03/2019	132	rec.29	3.162	4.501	1.340	42,37		459,64	744,65	0,0946
11/03/2019	135	rec.30	3.848	4.388	539	14,01	*	425,51	793,44	0,0268
14/03/2019	138	rec.31	4.546	5.077	530	11,67		787,92	1140,5	0,3035
18/03/2019	142	rec.32	4.423	5.141	718	16,24	*	547,52	588,41	0,0108
21/03/2019	145	rec.33	3.049	3.587	538	17,66	*	104,43	91,678	0,0236

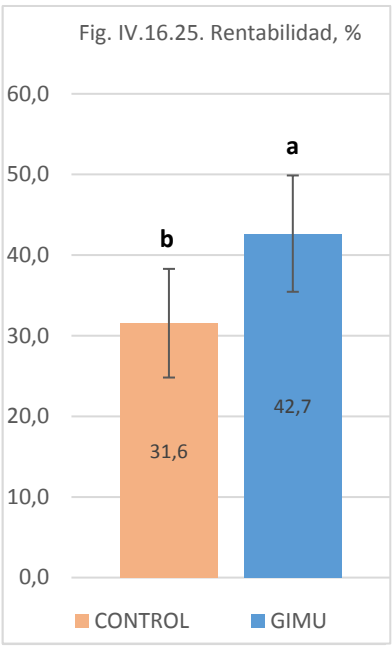
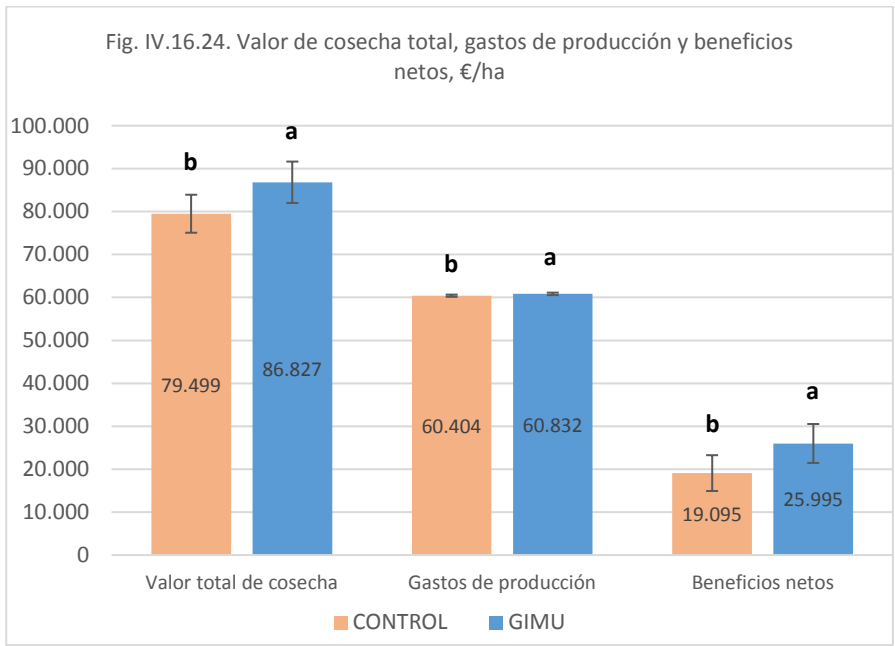
* Diferencia estadísticamente significativa según comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$.

Tab. IV.16.5. Datos de productividad y datos económicos (en las mediciones de líneas dobles)

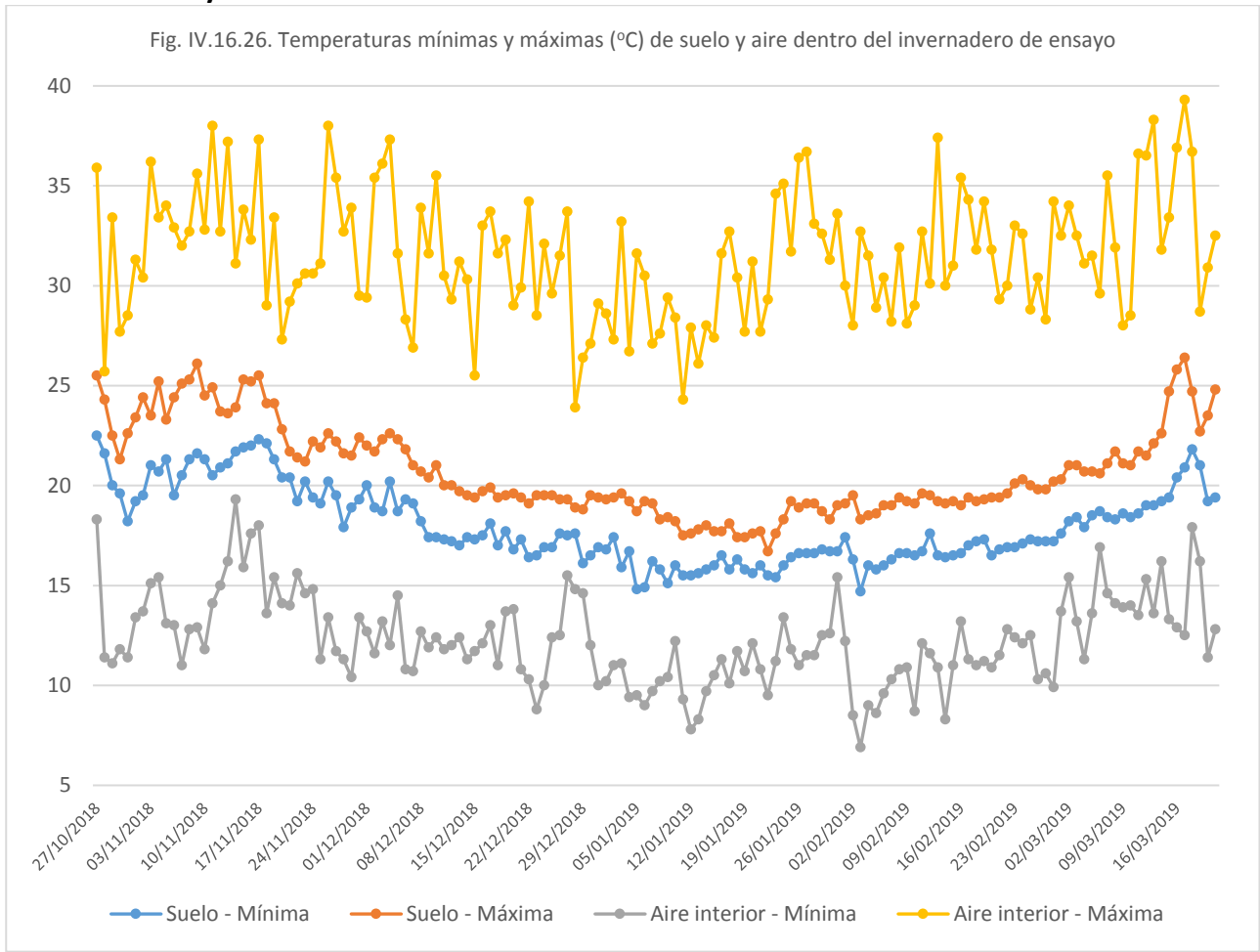
Variante	Cantidad de frutos recolectados por planta	Peso medio de un fruto, g	Productividad total, kg/ha	Gastos de producción, €/ha	Valor de cosecha total (beneficios brutos), €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	26,70	369,3	98.596	60.404	79.499	19.095	31,6
GIMU	28,38	379,5	107.699	60.832	86.827	25.995	42,7
Dif.abs.	1,68	10,3	9.103	428	7.328	6.900	11,1
Dif.rel., %	6,30	2,78	9,23	0,71	9,22	36,14	35,21
Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	b	a	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a	a
Variante	Error estándar de media (SE Mean)						
CONTROL	1,4629	1,5301	5482	257,46	4426,8	4169,2	6,7391
GIMU	1,6597	1,5431	6104,1	287,06	4818,8	4531,7	7,2146
Valor P	0,0436	0,0788	0,0064	0,0065	0,0042	0,0041	0,0032

No hubo diferencia significativa para el peso medio de un fruto (Fig. IV.16.22, Tab. IV.16.5). La productividad total en la variante GIMU aumentó en 9.103 kg/ha (Fig. IV.16.23), lo que equivale a 9,2% más.

Gracias a mayor productividad han sido obtenidas mayores ventas para la variante GIMU (+7.328 €/ha, Fig. IV.16.24). Los gastos de producción debido a la aplicación de GIMU subieron en 428 €/ha, lo que es debido en su mayor parte a la necesidad de recolectar mayor cantidad de fruta y por lo tanto aplicar mayor mano de obra (Fig. IV.16.24). Los beneficios netos crecieron gracias a la aplicación de GIMU en 6.900 €/ha o 36,1% más (Tab. IV.16.5, Fig. IV.16.24), haciendo el cultivo de pepino ecológico 35,2% más rentable (Fig. IV.16.25).



Anexo del ensayo 16



Tab. IV.16.6. Temperaturas (°C) de suelo de invernadero y de aire en exterior e interior del invernadero.

Día	Fecha	Temperatura de suelo		Temperatura exterior del aire		Temperatura interior del aire		Día	Fecha	Temperatura del suelo		Temperatura exterior del aire		Temperatura interior del aire	
		Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima			Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima
0	27/10/2018	22,5	25,5	16,6	21,8	18,3	35,9	73	08/01/2019	15,8	18,3	7,3	16,7	10,2	27,6
1	28/10/2018	21,6	24,3	9,7	16,7	11,4	25,7	74	09/01/2019	15,1	18,4	8,2	16,2	10,4	29,4
2	29/10/2018	20	22,5	7,7	18	11,1	33,4	75	10/01/2019	16	18,2	8,9	15,2	12,2	28,4
3	30/10/2018	19,6	21,3	8,7	14,8	11,8	27,7	76	11/01/2019	15,5	17,5	6,1	13,8	9,3	24,3
4	31/10/2018	18,2	22,6	9,2	16,8	11,4	28,5	77	12/01/2019	15,5	17,6	5,2	14	7,8	27,9
5	01/11/2018	19,2	23,4	9,7	19,7	13,4	31,3	78	13/01/2019	15,6	17,8	6	14,6	8,3	26,1
6	02/11/2018	19,5	24,4	11,8	20,1	13,7	30,4	79	14/01/2019	15,8	18	6,4	16,9	9,7	28
7	03/11/2018	21	23,5	12,7	21,3	15,1	36,2	80	15/01/2019	16	17,7	8,1	17	10,5	27,4
8	04/11/2018	20,7	25,2	12	18,8	15,4	33,4	81	16/01/2019	16,5	17,7	9,3	15,8	11,3	31,6
9	05/11/2018	21,3	23,3	10,5	17,8	13,1	34	82	17/01/2019	15,8	18,1	8,5	15,9	10,1	32,7
10	06/11/2018	19,5	24,4	9,8	18	13	32,9	83	18/01/2019	16,3	17,4	9,3	16,7	11,7	30,4
11	07/11/2018	20,5	25,1	9,5	19	11	32	84	19/01/2019	15,8	17,4	9,3	16,3	10,7	27,7
12	08/11/2018	21,3	25,3	11,3	19,7	12,8	32,7	85	20/01/2019	15,6	17,6	9,6	18,5	12,1	31,2
13	09/11/2018	21,6	26,1	11,3	21,1	12,9	35,6	86	21/01/2019	16	17,7	8,3	15,8	10,8	27,7
14	10/11/2018	21,3	24,5	10,4	18,8	11,8	32,8	87	22/01/2019	15,5	16,7	6	14,1	9,5	29,3
15	11/11/2018	20,5	24,9	10,8	21,2	14,1	38	88	23/01/2019	15,4	17,6	8,5	17,7	11,2	34,6
16	12/11/2018	20,9	23,7	11,4	20,8	15	32,7	89	24/01/2019	16	18,3	10,4	22	13,4	35,1
17	13/11/2018	21,1	23,6	13	22,6	16,2	37,2	90	25/01/2019	16,4	19,2	9,8	21,2	11,8	31,7
18	14/11/2018	21,7	23,9	17,7	21,9	19,3	31,1	91	26/01/2019	16,6	18,9	9,7	19,7	11	36,4
19	15/11/2018	21,9	25,3	13,6	22,5	15,9	33,8	92	27/01/2019	16,6	19,1	8	19,7	11,5	36,7
20	16/11/2018	22	25,2	14	21,4	17,6	32,3	93	28/01/2019	16,6	19,1	9,1	17,1	11,5	33,1
21	17/11/2018	22,3	25,5	15,3	21,5	18	37,3	94	29/01/2019	16,8	18,7	10,5	18,8	12,5	32,6
22	18/11/2018	22,1	24,1	11,9	19,7	13,6	29	95	30/01/2019	16,7	18,3	10,9	19,2	12,6	31,3
23	19/11/2018	21,3	24,1	11,9	18,2	15,4	33,4	96	31/01/2019	16,7	19	12,2	16,3	15,4	33,6
24	20/11/2018	20,4	22,8	12	17,5	14,1	27,3	97	01/02/2019	17,4	19,1	10,5	16,9	12,2	30
25	21/11/2018	20,4	21,7	12,4	18	14	29,2	98	02/02/2019	16,3	19,5	6,6	16,9	8,5	28
26	22/11/2018	19,2	21,4	12,3	19,8	15,6	30,1	99	03/02/2019	14,7	18,3	5,3	15,9	6,9	32,7
27	23/11/2018	20,2	21,2	11,9	17,5	14,6	30,6	100	04/02/2019	16	18,5	7,4	16,1	9	31,5
28	24/11/2018	19,4	22,2	11,1	18,5	14,8	30,6	101	05/02/2019	15,8	18,6	5,6	16,2	8,6	28,9
29	25/11/2018	19,1	21,9	9,7	18,1	11,3	31,1	102	06/02/2019	16	19	6,8	18,6	9,6	30,4
30	26/11/2018	20,2	22,6	11,2	21,3	13,4	38	103	07/02/2019	16,3	19	7,6	17,5	10,3	28,2
31	27/11/2018	19,5	22,2	10,1	19,3	11,7	35,4	104	08/02/2019	16,6	19,4	7,3	17,7	10,8	31,9
32	28/11/2018	17,9	21,6	8,7	18,3	11,3	32,7	105	09/02/2019	16,6	19,2	8	16,8	10,9	28,1
33	29/11/2018	18,9	21,5	8,1	17,5	10,4	33,9	106	10/02/2019	16,5	19,1	7,2	16,9	8,7	29
34	30/11/2018	19,3	22,4	10,7	20,4	13,4	29,5	107	11/02/2019	16,7	19,6	9,4	20,3	12,1	32,7
35	01/12/2018	20	22	10,4	18,4	12,7	29,4	108	12/02/2019	17,6	19,5	10,1	19,2	11,6	30,1
36	02/12/2018	18,9	21,7	10,2	18,8	11,6	35,4	109	13/02/2019	16,5	19,2	8,5	18	10,9	37,4
37	03/12/2018	18,7	22,3	9,7	21,4	13,2	36,1	110	14/02/2019	16,4	19,1	6,9	19,3	8,3	30
38	04/12/2018	20,2	22,6	10,7	22,7	12	37,3	111	15/02/2019	16,5	19,2	7,5	18,9	11	31
39	05/12/2018	18,7	22,3	11,2	21,6	14,5	31,6	112	16/02/2019	16,6	19	11,2	20,3	13,2	35,4
40	06/12/2018	19,3	21,8	9,3	19,2	10,8	28,3	113	17/02/2019	17	19,4	9,5	20,1	11,3	34,3
41	07/12/2018	19,1	21	9	17,2	10,7	26,9	114	18/02/2019	17,2	19,2	9,5	21,1	11	31,8
42	08/12/2018	18,2	20,7	10,1	18,4	12,7	33,9	115	19/02/2019	17,3	19,3	9,4	18,4	11,2	34,2
43	09/12/2018	17,4	20,4	10,4	18,2	11,9	31,6	116	20/02/2019	16,5	19,4	8,5	18,3	10,9	31,8
44	10/12/2018	17,4	21	9,9	19,8	12,4	35,5	117	21/02/2019	16,8	19,4	9,3	18,8	11,5	29,3
45	11/12/2018	17,3	20	9,2	16,9	11,8	30,5	118	22/02/2019	16,9	19,6	9,5	18,1	12,8	30
46	12/12/2018	17,2	20	10,3	18,3	12	29,3	119	23/02/2019	16,9	20,1	8,7	18,4	12,4	33
47	13/12/2018	17	19,7	10,4	17,4	12,4	31,2	120	24/02/2019	17,1	20,3	8,4	21,3	12,1	32,6
48	14/12/2018	17,4	19,5	9,7	17,9	11,3	30,3	121	25/02/2019	17,3	20	10	17,5	12,5	28,8
49	15/12/2018	17,3	19,4	8,3	16,5	11,7	25,5	122	26/02/2019	17,2	19,8	8,7	18	10,3	30,4
50	16/12/2018	17,5	19,7	8,9	19,2	12,1	33	123	27/02/2019	17,2	19,8	8	17,9	10,6	28,3
51	17/12/2018	18,1	19,9	11	17,5	13	33,7	124	28/02/2019	17,2	20,2	8,1	18,9	9,9	34,2
52	18/12/2018	17	19,4	9,5	17,3	11	31,6	125	01/03/2019	17,6	20,3	10,2	19,4	13,7	32,5
53	19/12/2018	17,7	19,5	11,2	17,2	13,7	32,3	126	02/03/2019	18,2	21	12,5	20,7	15,4	34
54	20/12/2018	16,8	19,6	10,1	17,8	13,8	29	127	03/03/2019	18,4	21	10,3	22,4	13,2	32,5
55	21/12/2018	17,3	19,4	9,3	17,5	10,8	29,9	128	04/03/2019	17,9	20,7	9,7	19,1	11,3	31,1
56	22/12/2018	16,4	19,1	7,9	18,7	10,3	34,2	129	05/03/2019	18,5	20,7	11,5	21,4	13,6	31,5
57	23/12/2018	16,5	19,5	7,4	19	8,8	28,5	130	06/03/2019	18,7	20,6	14,1	19,9	16,9	29,6
58	24/12/2018	16,9	19,5	8,3	18,4	10	32,1	131	07/03/2019	18,4	21,1	12,9	19,4	14,6	35,5
59	25/12/2018	16,9	19,5	9,1	17,3	12,4	29,6	132	08/03/2019	18,3	21,7	10,8	18,3	14,1	31,9
60	26/12/2018	17,6	19,3	9,3	17	12,5	31,5	133	09/03/2019	18,6	21,1	11	19	13,9	28
61	27/12/2018	17,5	19,3	11,8	17,1	15,5	33,7	134	10/03/2019	18,4	21	10,4	18,9	14	28,5
62	28/12/2018	17,6	18,9	11,3	14,8	14,8	23,9	135	11/03/2019	18,6	21,7	11,7	20,8	13,5	36,6
63	29/12/2018	16,1	18,8	10,9	16,2	14,6	26,4	136	12/03/2019	19	21,5	13	20,2	15,3	36,5
64	30/12/2018	16,5	19,5	10	17,2	12	27,1	137	13/03/2019	19	22,1	12,3	21,9	13,6	38,3
65	31/12/2018	16,9	19,4	8,3	17	10	29,1	138	14/03/2019	19,2	22,6	12,9	19,6	16,2	31,8
66	01/01/2019	16,8	19,3	8,6	18,3	10,2	28,6	139	15/03/2019	19,4	24,7	11,3	23,9	13,3	33,4
67	02/01/2019	17,4	19,4	7,4	16,9	11	27,3	140	16/03/2019	20,4	25,8	11,3	22,6	12,9	36,9
68	03/01/2019	15,9	19,6	8,9	16,7	11,1	33,2	141	17/03/2019	20,9	26,4	9,9	24,5	12,5	39,3
69	04/01/2019	16,7	19,2	7,8	15,4	9,4	26,7	142	18/03/2019	21,8	24,7	14,5	21,9	17,9	36,7
70	05/01/2019	14,8	18,7	7	16	9,5	31,6	143	19/03/2019	21	22,7	13,5	18,2	16,2	28,7
71	06/01/2019	14,9	19,2	6,7	15,9	9	30,5	144	20/03/2019	19,2	23,5	9,5	17,6	11,4	30,9
72	07/01/2019	16,2	19,1	6,5	17,5	9,7	27,1	145	21/03/2019	19,4	24,8	10,9	18,9	12,8	32,5

IV.II.IV. CULTIVOS HORTÍCOLAS SOMETIDOS A ESTRÉS TÉRMICO DE TEMPERATURA ALTA

Ensayo 17. Efecto del GIMU en los cultivos de tomate, pimiento y pepino en condiciones de estrés térmico, producción integrada

Los resultados de este ensayo fueron utilizados para la publicación de un artículo en la revista HortScience: [Reva M, Cano C, Herrera MA & Bago A \(2021\). Arbuscular mycorrhizal inoculation enhances endurance to severe heat stress in three horticultural crops. HortScience, 56\(4\), 396-406. DOI: https://doi.org/10.21273/HORTSCI14888-20](https://doi.org/10.21273/HORTSCI14888-20)

Objetivo del ensayo

Diferentes estudios han revelado el importante papel que puede tener la MA en el alivio del estrés por temperatura (Mathur *et al.* 2018; Zhu *et al.* 2017). La MA aumenta la biomasa de la planta, reduce el daño en las hojas y tiene una mejor eficiencia en el uso del agua, mejor capacidad de retención de agua y mayor contenido relativo de agua. El aumento de la producción de enzimas antioxidantes (como superóxido dismutasa, catalasa y ascorbato peroxidasa) y la generación de compuestos con actividad osmótica (como prolina, trehalosa y glomalina) conducen a una mejor conservación de la membrana plasmática de las células vegetales con la MA, protegiendo así a los tejidos vegetales contra el estrés por calor. Las plantas MAs bajo las condiciones de estrés por calor también tienen las tasas fotosintéticas, la conductividad estomática, la transpiración foliar, la eficiencia del fotosistema II, las concentraciones de clorofila (a y b) y carotenoides, y el potencial fotoquímico mucho mayores que las plantas no micorrizadas. Junto con una mayor tasa en la expresión génica del metabolismo de C, un contenido mayor de azúcar soluble, una mejor eficiencia de absorción, asimilación y uso de P, y un metabolismo mejorado de N (nitrato, amonio y aminoácidos), las plantas MAs están mejor posicionadas para soportar el estrés por calor y superar sus efectos negativos. Además, recientemente se informó sobre la mitigación de los efectos negativos de la combinación de la sequía y el estrés por calor (Duc *et al.* 2018). Sin embargo, hasta donde sabemos, no se han generado informes sobre el impacto de la simbiosis MA en la producción y calidad de la fruta en situaciones severas del estrés por calor, que son los temas más interesantes para cualquier productor agrícola.

Este estudio tuvo como objetivo llenar ese vacío al estudiar, bajo las condiciones agronómicas de invernadero plástico, el impacto de la inoculación con HMA en un episodio severo del estrés por calor (>45 °C) mantenido durante 11 días para tres cultivos agrícolas de importancia clave para la horticultura: tomate, pimiento, y pepino. Para conseguirlo, se probó un inoculante MA en GIMU, suministrado *in vitro* (MYCOGEL®), que ha demostrado ampliamente su eficacia en la producción hortícola y de cultivos extensivos en Almería (España).

Materiales y métodos

El experimento se realizó en condiciones agronómicas en un invernadero de plástico multitúnel (12–14 horas de luz/día; la humedad relativa del aire fue 55 % después de mediodía y 95 % en la madrugada; la temperatura de aire véase la Fig. IV.17.1) en el municipio La Mojonera, provincia de Almería, sureste de España. Esta localidad es una de las zonas de mayor producción de cultivos hortícolas de España, Europa y el mundo.

Se seleccionaron tres cultivos hortícolas emblemáticos y de alta producción en los campos de plástico de Almería: tomate en rama (var. Guanche); pimiento naranja (var. Snacking); y pepino holandés (var. Mitre). Las plantas se adquirieron en Vivero Vicaplant (La Mojonera, Almería, España) y se trasplantaron individualmente cuando tenían 54 (tomate), 62 (pimiento) y 22 (pepino) días (siguiendo los procedimientos agronómicos habituales en esta zona) en macetas de 2 L. El sustrato de cultivo consistía en suelo franco arcilloso natural (44 % arena, 28 % limo, 28 % arcilla) extraído de una cantera de suelo en las proximidades del invernadero; este suelo es típico para su uso en los invernaderos de Almería. Los análisis de suelo arrojaron los siguientes resultados (en mg/L): NO₃⁻, 14,0; SO₄²⁻, 84,0; Cl⁻, 25,0; Na⁺, 12,0; K⁺, 2,4; Ca²⁺, 30,0; Mg²⁺, 13,0; P (Olsen), 0,82 meq/L; y materia orgánica, 0,23% (pH 8,5). Las macetas se llenaron con el sustrato; luego, se colocó una fina capa de fibra de coco encima del sustrato para evitar la pérdida de agua. Se prepararon nueve repeticiones por cultivo y tratamiento. Las macetas se mantuvieron encima de mesas de cultivo en el invernadero multitúnel durante el experimento. Por lo tanto, el momento del experimento comenzó en el trasplante, y se observó que los resultados ocurrían en los días después del trasplante (DDT).

Las plantas se sometieron a dos tratamientos (Tab. IV.17.1): tratamiento CONTROL, que consistió en plantas que no recibieron inoculación de HMA (plantas sin micorrizas); y el tratamiento GIMU, que consistió en plantas inoculadas

con 0,1 mL por planta del GIMU comercial MYCOGEL® (Agrocode Bioscience S.L., Almería, España). MYCOGEL® es un gel concentrado ultrapuro producido in vitro que contiene más de 5×10^7 propágulos de HMA/L (esporas, hifas extrarradiculares activas y piezas de raíces asépticas colonizadas por micelio intrarradicular MA) del HMA *Rhizophagus irregularis* DAOM 240403. La inoculación MA se realizó durante el trasplante de plántulas hortícolas diluyendo el gel concentrado con agua del grifo y luego aplicando la dilución resultante (concentración final de propágulos por planta, 5×10^3 propágulos de HMA) con una pipeta al suelo cerca de las proximidades de las raíces, simulando así el riego por goteo. Se tuvo un cuidado especial al facilitar los propágulos fúngicos para que estuvieran en estrecho contacto con las raíces, induciendo así una rápida colonización.

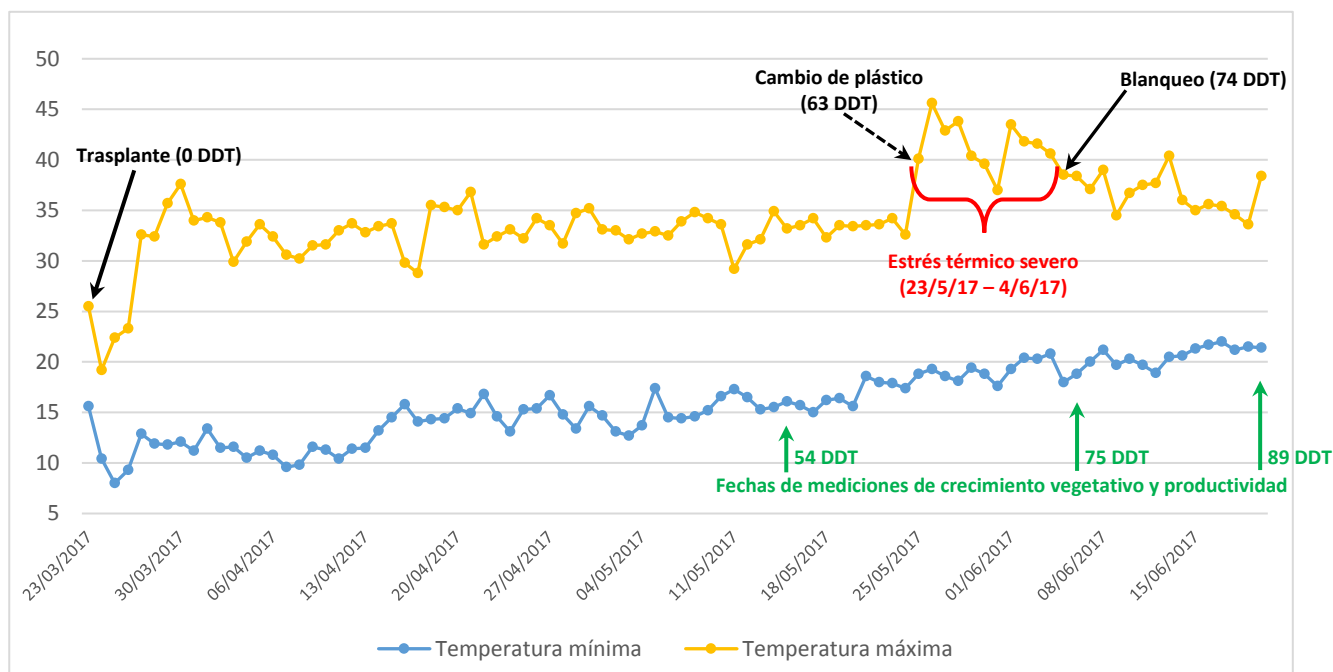


Fig. IV.17.1. Evolución de las temperaturas mínimas y máximas del aire registradas en el invernadero multitúnel durante el ensayo. Los puntos relevantes del experimento se indican y describen en negro. El estrés por calor severo se indica en rojo. Los puntos de medición fisiológica a lo largo del tiempo se indican en verde. DDT – días después de trasplante.

Tab. IV.17.1. Variantes del ensayo 17.

Variante	Modo y dosis de aplicación	Fecha
1) CONTROL	Nutrición típica de un cultivo de tomates rama, pimiento y pepino holandés en un invernadero.	-----
2) GIMU	0,1 ml/planta simulando el riego por goteo, sin abonado con fósforo en dos semanas después de la aplicación. Luego se realizó el manejo y abonado igual que en CONTROL.	23/3/2017 (en el día de trasplante)

No se abonó con P a ninguno de los tratamientos durante 2 semanas después de la inoculación para que no hubiera interferencia con el desarrollo, crecimiento e instalación del propágulo del HMA dentro de los tejidos de la raíz. Pasado este tiempo “protector”, se aplicó la fertilización a ambos tratamientos siguiendo los procedimientos y dosis habituales para estos cultivos. El manejo del agua también fue idéntico en ambos tratamientos y consistió en tres aplicaciones por semana de 200 mL de agua corriente o 99 partes de agua corriente más 1 parte de una mezcla de 4 soluciones de fertilización [0,5 mL de solución A con 75 g/L de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 0,6 mL de solución B que contiene 50 g/L de K_2SO_4 ; 0,3 mL de solución C que contiene 100 g/L de KNO_3 ; 2,5 g/L de microelementos Fe (7%), Cu (0,4%), Mn (3,8%), Zn (0,6%), B (0,7%) y Mo (0,3%); 0,5 g/L Fe-EDDHA (6%); y 0,6 mL de solución D que contiene 25 g/L KH_2PO_4 y 25 g/L fertilizante complejo N13-P40-K13]. El control de plagas se realizó siguiendo las prácticas habituales del productor de plantas (Vicaplant Vivero). El experimento se inició el 23 de marzo de 2017 y finalizó el 20 de junio de 2017 (es decir, 89 DDT).

Estrés por calor severo. El 25 de mayo de 2017 (63 DDT), se cambió la cubierta plástica dañada del invernadero. No se pudo realizar el blanqueamiento de la nueva sección plástica hasta 11 d después de este cambio. Esto provocó un aumento brusco y sostenido de la temperatura en todo el invernadero durante ese período (desde 25 de mayo al 4 de junio), con temperaturas que aumentaron hasta un máximo de 45,6 °C (Fig. IV.17.1). Esta situación sólo pudo paliarse con el blanqueamiento plástico, que se realizó el 5 de junio. A partir de ese momento, la temperatura comenzó a disminuir lentamente. Finalmente alcanzó niveles similares a los previos al incidente (Fig. IV.17.1).

Tab. IV.17.2. Temperaturas en el invernadero durante el ensayo. Los números en negrita representan el período de estrés térmico.

DDT	Fecha	T min, °C	T max, °C	Horas con >35°C	Horas con >40°C
0	23/03/2017	15,6	25,5	0	0
1	24/03/2017	10,4	19,2	0	0
2	25/03/2017	8	22,4	0	0
3	26/03/2017	9,3	23,3	0	0
4	27/03/2017	12,9	32,6	0	0
5	28/03/2017	11,9	32,4	0	0
6	29/03/2017	11,8	35,7	0,9	0
7	30/03/2017	12,1	37,6	2	0
8	31/03/2017	11,2	34	0	0
9	01/04/2017	13,4	34,3	0	0
10	02/04/2017	11,5	33,8	0	0
11	03/04/2017	11,6	29,9	0	0
12	04/04/2017	10,5	31,9	0	0
13	05/04/2017	11,2	33,6	0	0
14	06/04/2017	10,8	32,4	0	0
15	07/04/2017	9,6	30,6	0	0
16	08/04/2017	9,8	30,2	0	0
17	09/04/2017	11,6	31,5	0	0
18	10/04/2017	11,3	31,6	0	0
19	11/04/2017	10,4	33	0	0
20	12/04/2017	11,4	33,7	0	0
21	13/04/2017	11,5	32,8	0	0
22	14/04/2017	13,2	33,4	0	0
23	15/04/2017	14,5	33,7	0	0
24	16/04/2017	15,8	29,8	0	0
25	17/04/2017	14,1	28,8	0	0
26	18/04/2017	14,3	35,5	1	0
27	19/04/2017	14,4	35,3	0,6	0
28	20/04/2017	15,4	35	0,1	0
29	21/04/2017	14,9	36,8	1,9	0
30	22/04/2017	16,8	31,6	0	0
31	23/04/2017	14,6	32,4	0	0
32	24/04/2017	13,1	33,1	0	0
33	25/04/2017	15,3	32,2	0	0
34	26/04/2017	15,4	34,2	0	0
35	27/04/2017	16,7	33,5	0	0
36	28/04/2017	14,8	31,7	0	0
37	29/04/2017	13,4	34,7	0	0
38	30/04/2017	15,6	35,2	0,5	0
39	01/05/2017	14,7	33,1	0	0
40	02/05/2017	13,1	33	0	0
41	03/05/2017	12,7	32,1	0	0
42	04/05/2017	13,7	32,7	0	0
43	05/05/2017	17,4	32,9	0	0
44	06/05/2017	14,5	32,5	0	0
45	07/05/2017	14,4	33,9	0	0
46	08/05/2017	14,6	34,8	0	0
47	09/05/2017	15,2	34,2	0	0
48	10/05/2017	16,6	33,6	0	0
49	11/05/2017	17,3	29,2	0	0
50	12/05/2017	16,5	31,6	0	0
51	13/05/2017	15,3	32,1	0	0
52	14/05/2017	15,5	34,9	0	0
53	15/05/2017	16,1	33,2	0	0
54	16/05/2017	15,7	33,5	0	0
55	17/05/2017	15	34,2	0	0
56	18/05/2017	16,2	32,3	0	0
57	19/05/2017	16,4	33,5	0	0
58	20/05/2017	15,6	33,4	0	0
59	21/05/2017	18,6	33,5	0	0
60	22/05/2017	18	33,6	0	0
61	23/05/2017	17,9	34,2	0	0
62	24/05/2017	17,4	32,6	0	0
63	25/05/2017	18,8	40,1	8	0,6
64	26/05/2017	19,3	45,6	7,7	6,1
65	27/05/2017	18,6	42,9	8	5
66	28/05/2017	18,1	43,8	8,1	5
67	29/05/2017	19,4	40,4	5,5	1,3
68	30/05/2017	18,8	39,6	6,6	0
69	31/05/2017	17,6	37	7	0
70	01/06/2017	19,3	43,5	6,4	4
71	02/06/2017	20,4	41,8	7,7	4,6
72	03/06/2017	20,3	41,6	7,4	2,8
73	04/06/2017	20,8	40,6	3,8	0,3
74	05/06/2017	18	38,5	6,5	0
75	06/06/2017	18,8	38,4	6,4	0
76	07/06/2017	20	37,1	7	0
77	08/06/2017	21,2	39	4,3	0
78	09/06/2017	19,7	34,5	0	0
79	10/06/2017	20,3	36,7	3	0
80	11/06/2017	19,7	37,5	5,2	0
81	12/06/2017	18,9	37,7	5,5	0
82	13/06/2017	20,5	40,4	5,4	1,5
83	14/06/2017	20,6	36	1,9	0
84	15/06/2017	21,3	35	0,1	0
85	16/06/2017	21,7	35,6	2,8	0
86	17/06/2017	22	35,4	3,3	0
87	18/06/2017	21,2	34,6	0	0
88	19/06/2017	21,5	33,6	0	0
89	20/06/2017	21,4	38,4	4,8	0

Registro de datos y análisis estadístico. En tres momentos del experimento se registraron datos físicos, fisiológicos y productivos: uno previo al estrés por calor severo (54 DDT); uno justo después del blanqueamiento de la cubierta de plástico y, por tanto, después del estrés por calor severo (75 DDT); y uno a los 89 DDT, cuando se normalizaron las condiciones de temperatura. Las mediciones in vivo realizadas durante el experimento incluyeron altura de planta, cantidad y vigor de hojas, cantidad de ramilletes florales (en el caso de tomates), cantidad de ramos (en el caso de pimientos), cantidad vigor y estado fisiológico de flores, cantidad de frutos cuajados, en desarrollo (engorde), frutos maduros, frutos con fisiopatías (para pimiento), maduración de frutos y producción (cantidad de frutos recolectados, peso de frutos), peso medio de un fruto, proporción de frutos recolectados y abortados (en el caso de pepinos). Al final del experimento (89 DDT) se obtuvieron fotografías comparativas del estado general de cada cultivo sometido a los dos tratamientos. Luego se extrajeron las plantas de las macetas, se cortaron los tallos con hojas y se midieron los pesos frescos de los tallos con hojas y de las raíces. Luego, el material vegetal se secó a 60°C durante 10 días con una estufa de secado Indelab (I.T.C., S.L., Lardero, España), y se registraron los pesos secos de brotes y raíces. Luego se calculó el contenido de agua en los tallos y raíces de las plantas y las proporciones entre el peso seco de tallo y el peso seco de la raíces.

El porcentaje de colonización por HMA de las raíces se determinó en tres momentos de los cultivos hortícolas (28, 54 y 77 DDT) para evaluar el desarrollo de micorrizas. Para lograr esto, se tomaron cuidadosamente del suelo alícuotas (≈0,5 g) de material de raíces de plantas de las variantes GIMU y CONTROL y se tiñeron de acuerdo con la técnica de tinción con azul trypan (Phillips & Hayman 1970). En las muestras teñidas se cuantificó la frecuencia e

intensidad de las micorrizas según el método de Giovannetti y Mosse (1980). Se obtuvieron fotomicrografías de estructuras diagnósticas de HMA que crecen dentro de las raíces utilizando un microscopio Eclipse CI-S (Nikon Instruments Europe, B.V., Ámsterdam, Países Bajos) y una cámara digital Visicam 5.0 (VWR International Eurolab, S.L. Llinars del Vallès, España).

El experimento tuvo un diseño experimental de bloques al azar con nueve repeticiones. Cada unidad experimental consistió en una planta en una maceta. El análisis estadístico se realizó mediante un análisis de varianza para determinar la media, la desviación estándar, los intervalos de confianza y los valores P. La comparación de medias por pares se realizó mediante la prueba de diferencias mínimas significativas de Fisher con $\alpha = 0,05$. Los gráficos se crearon con Microsoft Word (versión 1910 para Microsoft Office 365 Business; Microsoft, Redmond, WA).

Resultados del ensayo 17

Durante el transcurso del ensayo el día 25 de mayo de 2017, 63 días después de trasplante (DDT) ocurrió un aumento brusco de temperaturas máximas (Tab. IV.17.2, Fig. IV.17.1) debido al cambio del plástico viejo del techo de invernadero por otro nuevo. Durante los siguientes 11 días el plástico nuevo puesto se mantuvo sin blanqueo con cal ya que la adherencia de cal a un plástico nuevo es muy baja. El día 5 de junio de 2017 el plástico del techo ha sido blanqueado lo que provocó la reducción de temperaturas máximas a un nivel más aceptable.

Resultados en tomates de rama var. Guanche

Hemos observado que el nivel de micorrización en las raíces de las plantas tratadas con GIMU creció durante el ensayo desde de 2,1% (28 DDT) hasta 16,6% (77 DDT) (Tab. IV.17.3, Fig. IV.17.2). Típicas estructuras micorrícicas como los arbusculos, las hifas, las esporas y las vesículas han sido observadas en las raíces de la variante con GIMU (Fig. IV.17.4, IV.17.5, IV.17.6). En las plantas de CONTROL no se detectaron las estructuras micorrícicas.

El aumento de temperaturas máximas por encima de 40°C provocó un estrés severo en las plantas de CONTROL bajando el vigor de las plantas y su productividad (Fig. IV.17.7, IV.17.12, IV.17.13, IV.17.14, Tab. IV.17.3, IV.17.4, IV.17.5). No hubo diferencias significativas de altura entre las variantes de CONTROL y GIMU (Fig. 3). La cantidad de hojas verdes antes de estrés térmico fue similar en las dos variantes (Fig. IV.17.8) pero en dos mediciones después de estrés (75 y 89 DDT) en la parte de CONTROL se redujo fuertemente, mientras que en la parte de GIMU seguía creciendo, dejando un contraste muy visible en comparación con las hojas de CONTROL (Fig. IV.17.7, IV.17.13, IV.17.14).

Antes de la situación de estrés térmico las plantas de tomate no tenían hojas dañadas (Fig. IV.17.9), después – la cantidad de hojas dañadas por estrés térmico fue mucho mayor en la variante de CONTROL.

Tab. IV.17.3. Grado de micorrización, altura y cantidad de hojas en las plantas de tomate.

Variante	Fecha	Grado de micorrización, %	Variante	Fecha	Altura, cm	Cantidad de hojas verdes	Cantidad de hojas dañadas	Cantidad de hojas secas	Cantidad total de hojas
CONTROL	20/4/17	0,0	CONTROL	16/5/17	78,7	15,3	0,0	0,0	15,3
GIMU	20/4/17	2,1	GIMU	16/5/17	77,3	16,0	0,0	0,0	16,0
CONTROL	16/5/17	0,0	CONTROL	6/6/17	85,7	11,3	4,0	2,3	17,7
GIMU	16/5/17	12,8	GIMU	6/6/17	85,7	18,7	0,3	0,3	19,3
CONTROL	8/6/17	0,0	CONTROL	20/6/17	92,3	7,3	8,3	3,3	19,0
GIMU	8/6/17	16,6	GIMU	20/6/17	93,7	19,3	1,0	0,7	21,0

Variante	Fecha	LSD, $\alpha=0,05$	Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$				
CONTROL	20/4/17	b	CONTROL	16/5/17	b	ab	c	c	d
GIMU	20/4/17	b	GIMU	16/5/17	b	ab	c	c	d
CONTROL	16/5/17	b	CONTROL	6/6/17	ab	bc	b	ab	c
GIMU	16/5/17	a	GIMU	6/6/17	ab	a	c	c	b
CONTROL	8/6/17	b	CONTROL	20/6/17	a	c	a	a	b
GIMU	8/6/17	a	GIMU	20/6/17	a	a	c	bc	a

Variante	Fecha	SE Mean	Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)				
CONTROL	20/4/17	0	CONTROL	16/5/17	2,9059	0,3333	0	0	0,3333
GIMU	20/4/17	0,514	GIMU	16/5/17	0,8819	0	0	0	0
CONTROL	16/5/17	0	CONTROL	6/6/17	5,2068	3,1798	2	0,8819	0,3333
GIMU	16/5/17	0,4187	GIMU	6/6/17	1,2019	0,3333	0,3333	0,3333	0,3333
CONTROL	8/6/17	0	CONTROL	20/6/17	7,8599	2,7285	1,2019	0,8819	1
GIMU	8/6/17	5,7901	GIMU	20/6/17	1,8559	0,3333	0	0,3333	0

Valor P	0,0011	Valor P	0,0283	0,0026	0,0004	0,0052	<0,00005
---------	--------	---------	--------	--------	--------	--------	----------

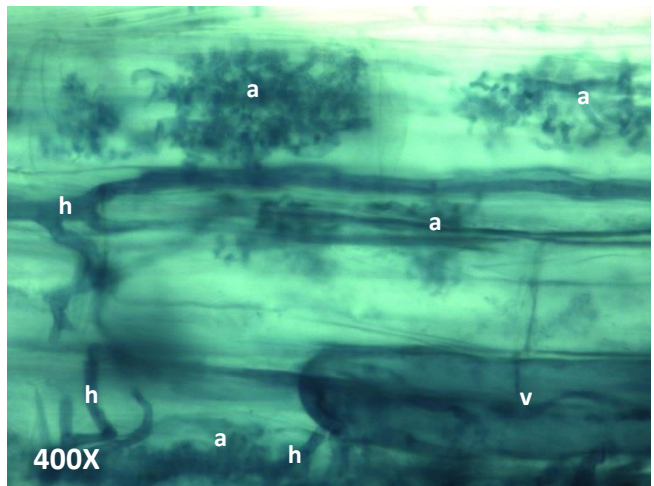
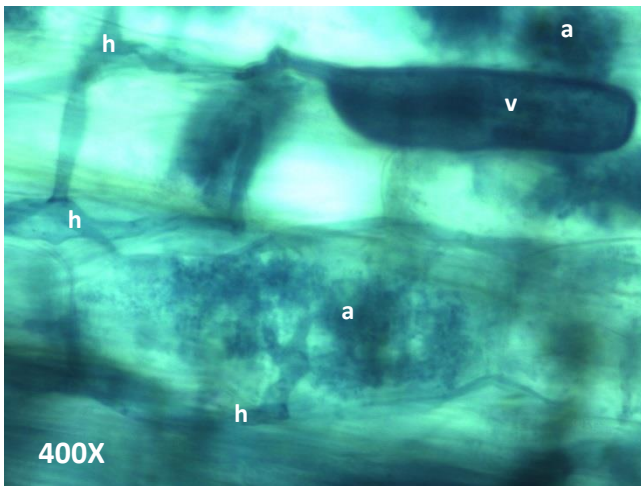
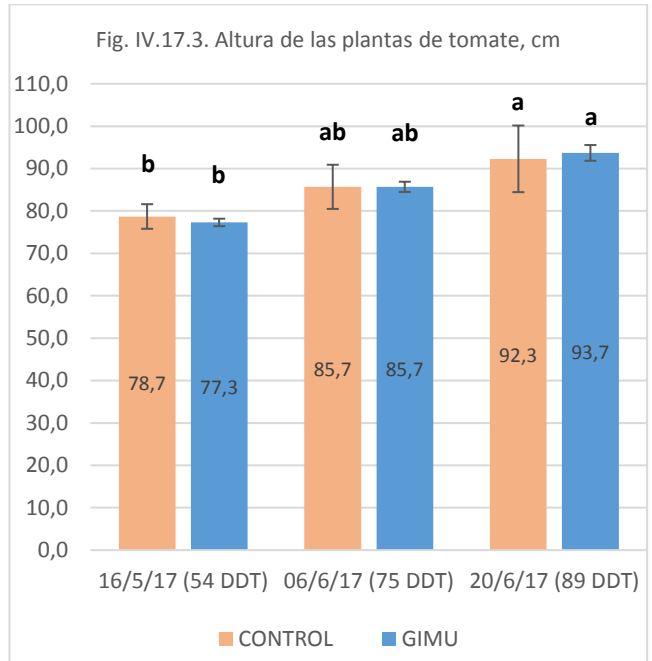
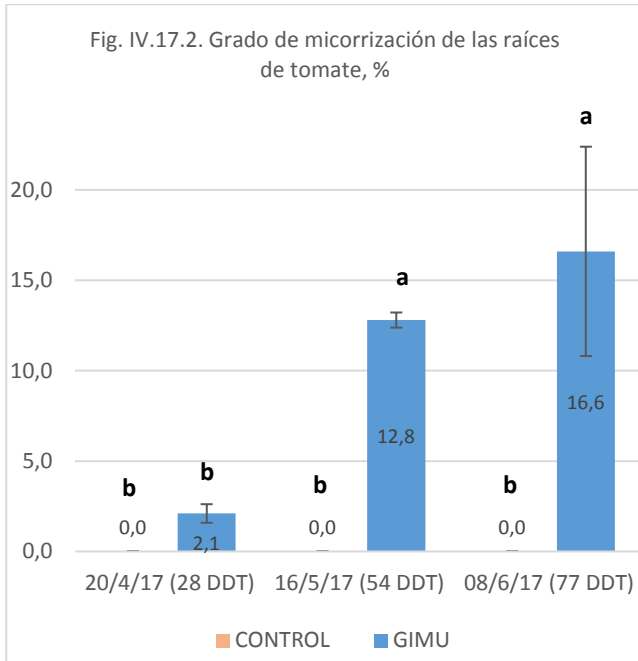


Fig. IV.17.4. Arbusculos (a), hifas (h) y vesículas (v) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de tomate tratado con GIMU (28DDT).

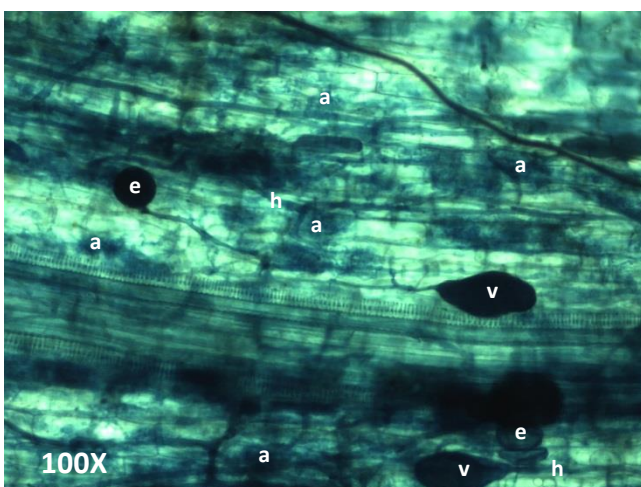


Fig. IV.17.5. Arbusculos (a), hifas (h), esporas (e) y vesículas (v) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de tomate tratado con GIMU (54DDT).

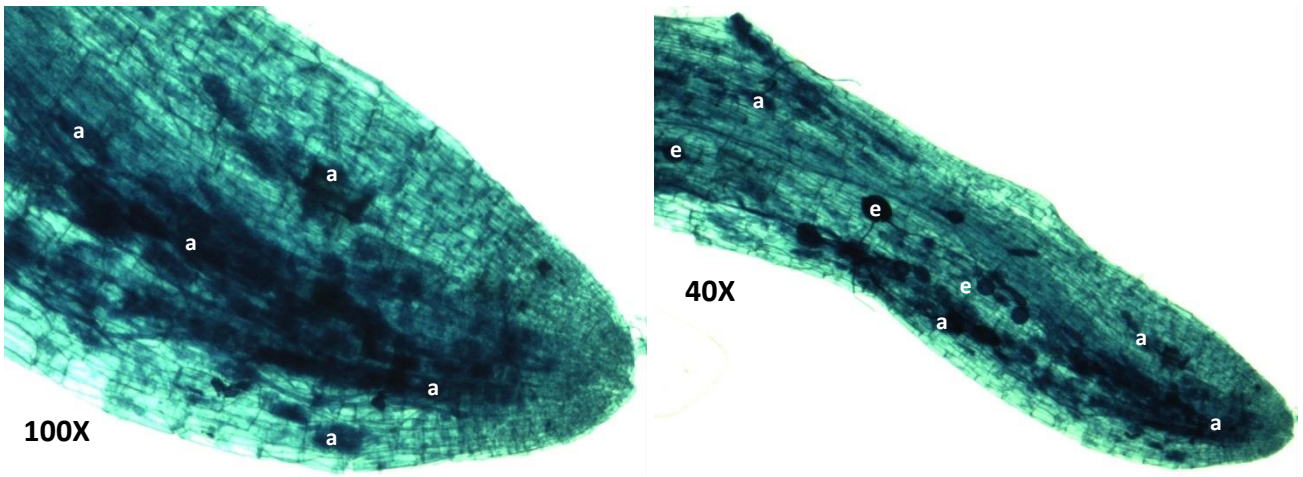
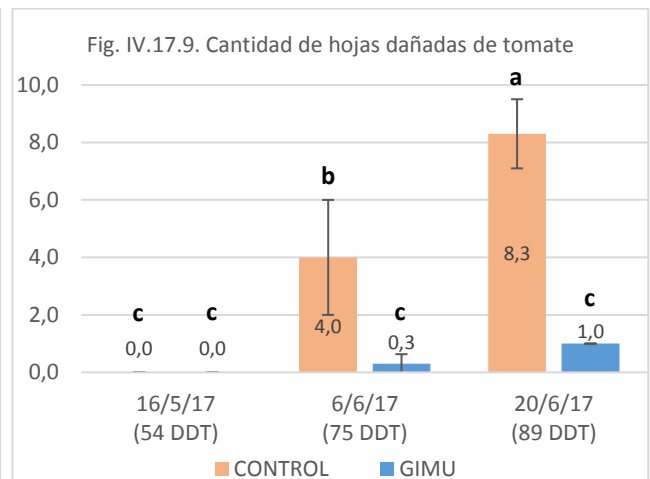
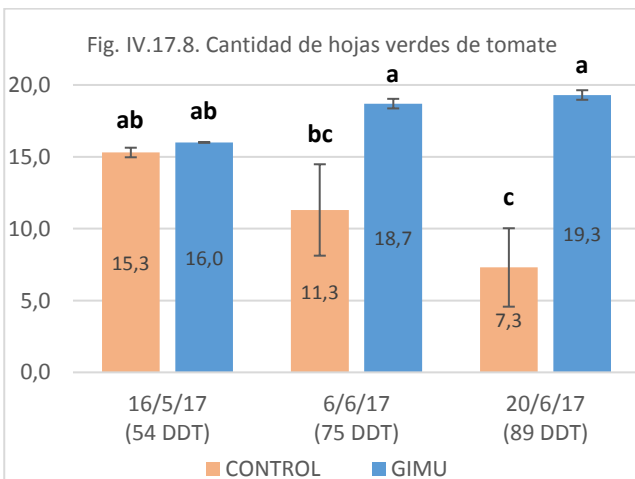


Fig. IV.17.6. Arbusculos (a) y esporas (e) de la micorriza arbuscular en la punta de una raíz de tomate tratado con GIMU (77DDT).



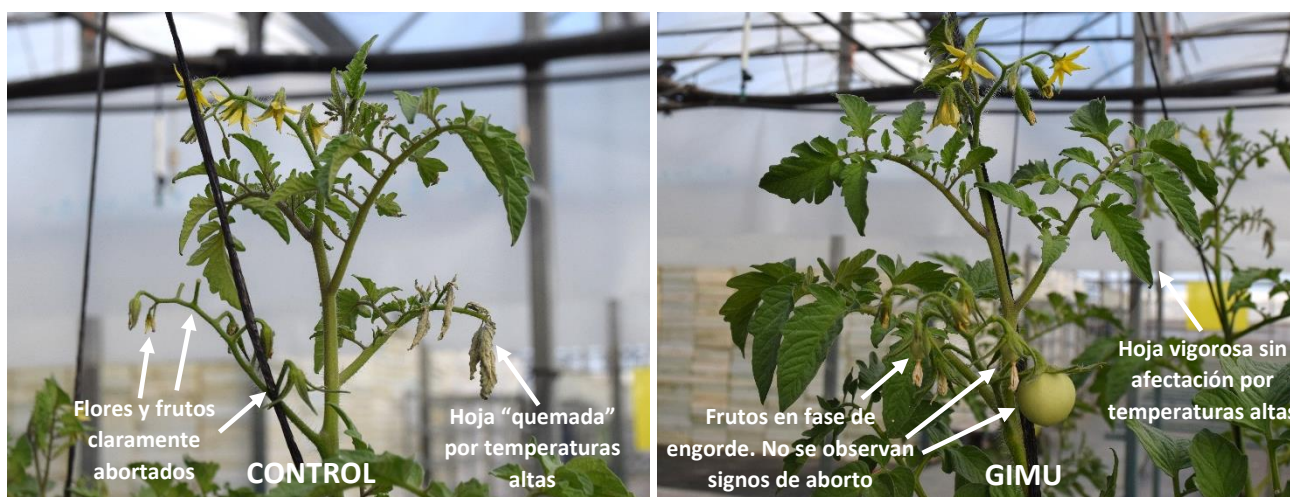
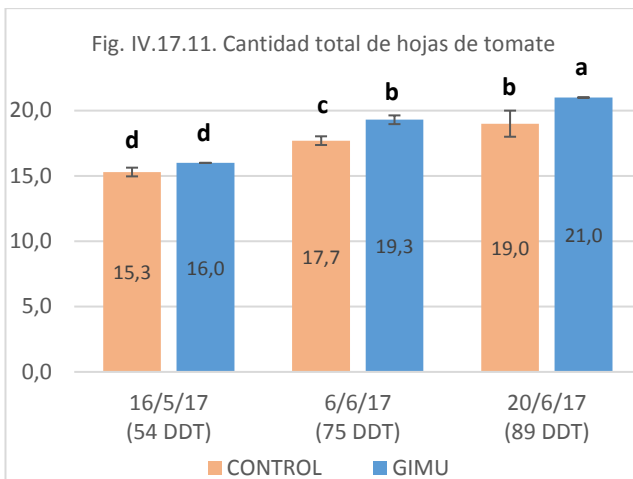
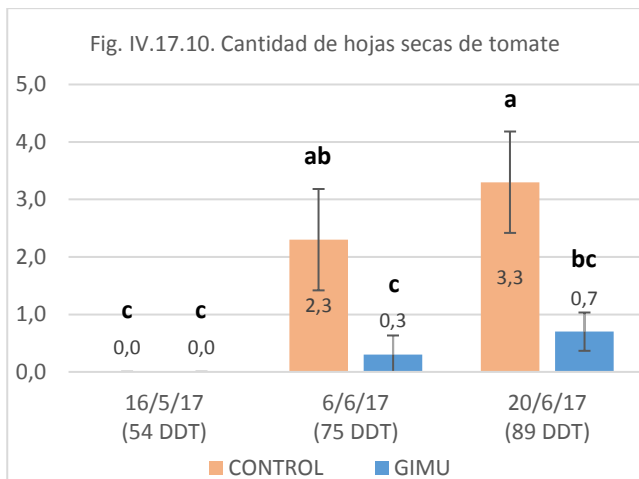
Fig. IV.17.7. Aspecto de las plantas de tomate el día 6 de junio de 2017 (75 DDT, 12 días después del inicio de las temperaturas altas). Se observa mayor cantidad de frutos en las plantas tratadas con GIMU.



Antes de la situación de estrés térmico las plantas de tomate no tenían hojas secas (Fig. IV.17.10), después – la cantidad de hojas secas debido a estrés térmico fue mucho mayor en la variante de CONTROL.

La cantidad total de hojas por una planta antes de estrés térmico fue similar en las dos variantes (Fig. IV.17.11) pero después de estrés en la variante de GIMU se observó mayor cantidad de hojas.

La cantidad de ramilletes frutales producidas por una planta de tomate fue similar a lo largo del ensayo (Fig. IV.17.15). La cantidad de frutos maduros fue mayo al final de ensayo (89 DDT) en la variante con GIMU (Fig. IV.17.16). La cantidad de frutos en fase de engorde fue mayor en la parte de GIMU en las tres mediciones (54, 75 y 89 DDT, Fig. IV.17.17), aumentándose la diferencia con el CONTROL en cada fecha de medición.



La cantidad de frutos cuajados antes de estrés térmico fue igual (Fig. IV.17.18), pero después de estrés se redujo en la variante de CONTROL y aumentó en la variante de GIMU.

La cantidad de flores activas fue igual antes de estrés térmico (Fig. IV.17.19), mucho menor en la variante de CONTROL en la primera medición después de estrés y sin diferencia significativa en la final del ensayo.

La cantidad de flores y frutos abortados fue sin diferencia significativa antes de estrés térmico (Fig. IV.17.20), aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo el CONTROL con aumento mucho más pronunciado que GIMU.

La cantidad de flores y frutos total fue similar antes de estrés térmico (Fig. IV.17.21), pero creció más intensivamente en la variante de GIMU superando significativamente al CONTROL al final del ensayo (89 DDT).

La proporción de flores y frutos abortados fue sin diferencia significativa antes de estrés térmico (Fig. IV.17.22), aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo el CONTROL con aumento mucho más pronunciado que GIMU.

En la recolección de frutos al final de ensayo (89 DDT) no hubo diferencia por peso de frutos maduros, aunque la variante de GIMU superaba a CONTROL en más de 180% (Fig. IV.17.23). El peso de frutos en fase de engorde fue 286% mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.23), el peso de todos frutos (maduros más los de en fase de engorde) fue 223% mayor en la variante de GIMU frente a CONTROL.

El peso medio de un fruto maduro fue 80% mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.24), el peso medio de un fruto en fase de engorde fue 23 % mayor gracias a GIMU y sin diferencia significativa para el peso medio de un fruto calculado entre todos frutos (maduros más los de engorde).

No hubo diferencias significativas en el peso fresco y seco de raíz y tallo (Fig. IV.17.25, IV.17.26, IV.17.27, IV.17.28) aunque las medias de la variante de GIMU fueron siempre superiores a CONTROL. La ausencia de diferencia significativa (Fisher LSD, $\alpha=0,05$) se puede explicar por el crecimiento irregular de la parte aérea en la variante de CONTROL (Fig. IV.17.7, IV.17.14) y por el colapso del sistema radicular en una de las plantas de CONTROL (Fig. IV.17.14).



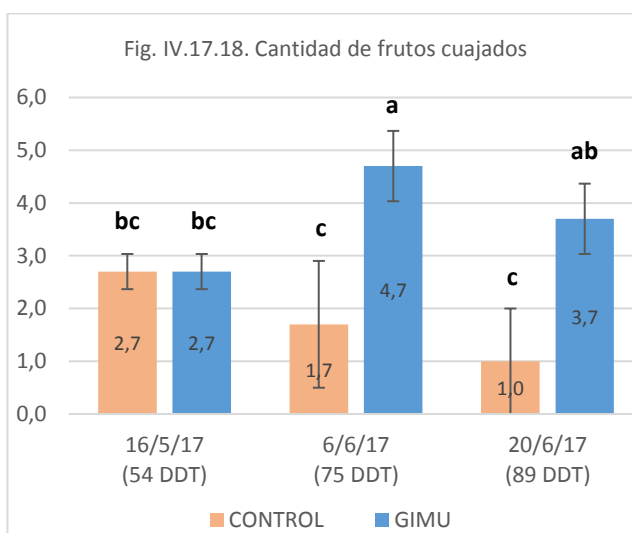
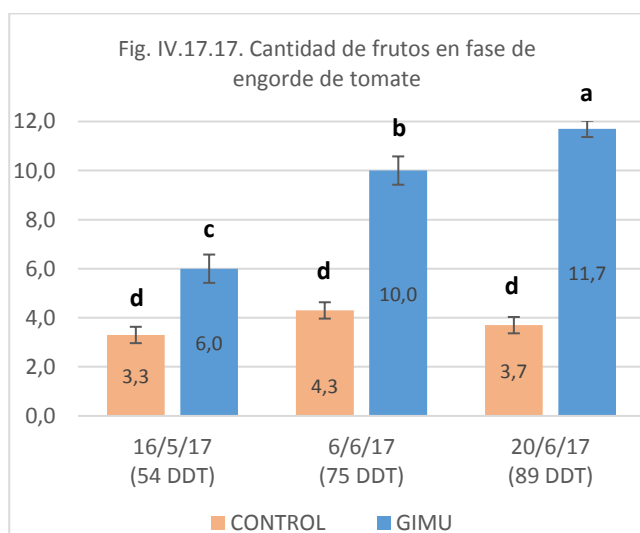
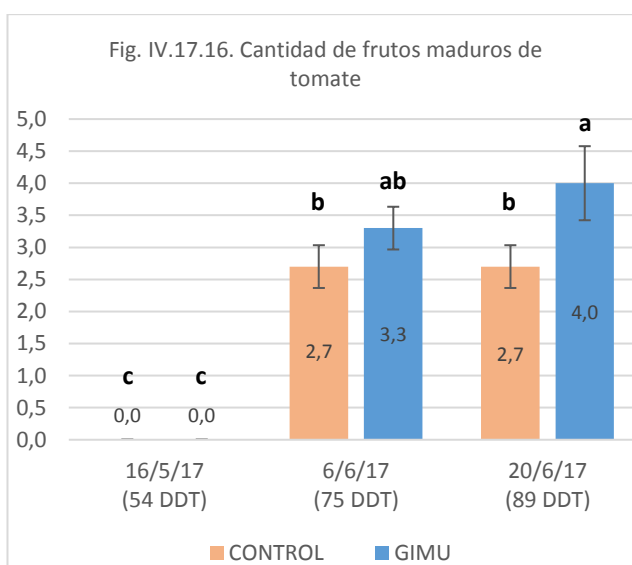
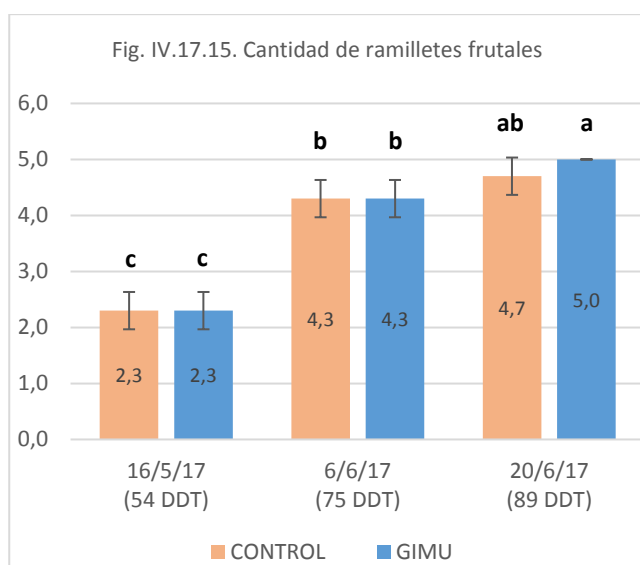
Fig. IV.17.14. Aspecto de las plantas de tomate el día 20 de junio de 2017. Se observa mucho mayor vigor de raíces y tallos en la parte tratada con GIMU, mientras que en las plantas de CONTROL una planta tuvo el colapso de su sistema radicular con la muerte inminente de la planta entera.

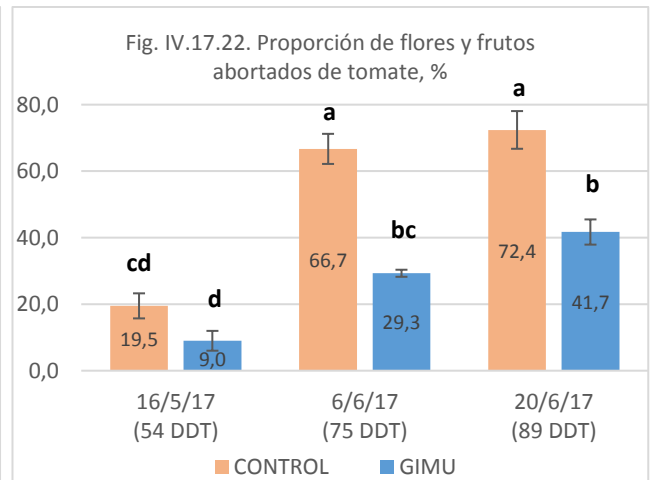
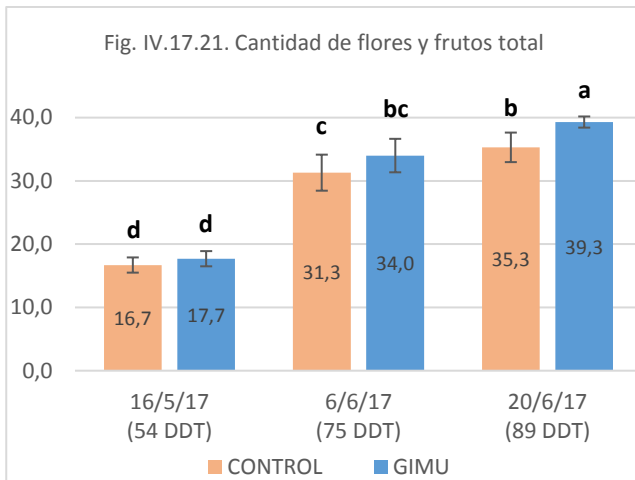
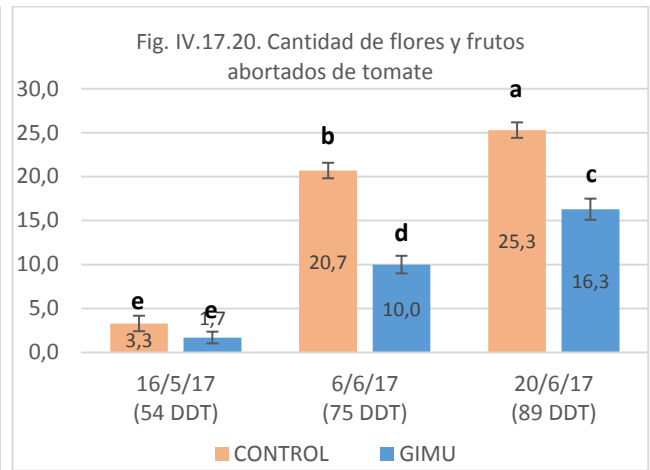
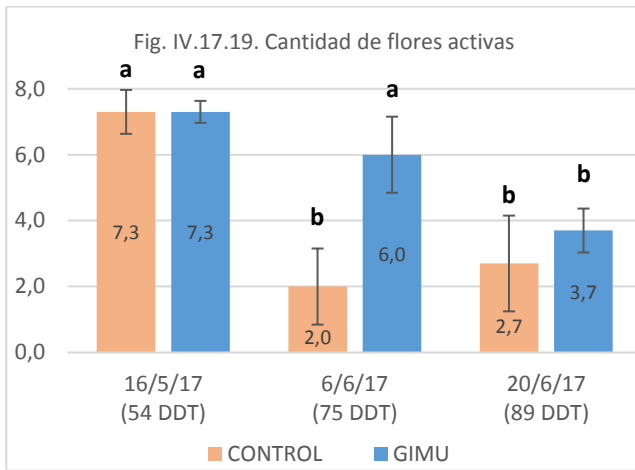
Tab. IV.17.4. Cantidad de ramilletes frutales de tomate, frutos y flores y sus relaciones.

Variante	Fecha	Cantidad de ramilletes frutales	Cantidad de frutos maduros	Cantidad de frutos en fase de engorde	Cantidad de frutos cuajados	Cantidad de flores activas	Cantidad de flores y frutos abortados	Cantidad de flores y frutos total	Cantidad total de flores y frutos por un ramillete	Proporción de flores y frutos abortados, %
CONTROL	16/5/17	2,3	0,0	3,3	2,7	7,3	3,3	16,7	7,3	19,5
GIMU	16/5/17	2,3	0,0	6,0	2,7	7,3	1,7	17,7	7,7	9,0
CONTROL	6/6/17	4,3	2,7	4,3	1,7	2,0	20,7	31,3	7,2	66,7
GIMU	6/6/17	4,3	3,3	10,0	4,7	6,0	10,0	34,0	7,9	29,3
CONTROL	20/6/17	4,7	2,7	3,7	1,0	2,7	25,3	35,3	7,6	72,4
GIMU	20/6/17	5,0	4,0	11,7	3,7	3,7	16,3	39,3	7,9	41,7

Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$								
CONTROL	16/5/17	c	c	d	bc	a	e	d	a	d
GIMU	16/5/17	c	c	c	bc	a	e	d	a	cd
CONTROL	6/6/17	b	b	d	c	b	b	c	a	a
GIMU	6/6/17	b	ab	b	a	a	d	bc	a	bc
CONTROL	20/6/17	ab	b	d	c	b	a	b	a	a
GIMU	20/6/17	a	a	a	ab	b	c	a	a	b

Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)								
CONTROL	16/5/17	0,3333	0	0,3333	0,3333	0,6667	0,8819	1,2019	0,4852	3,767
GIMU	16/5/17	0,3333	0	0,5774	0,3333	0,3333	0,6667	1,2019	0,4433	2,9802
CONTROL	6/6/17	0,3333	0,3333	0,3333	1,2019	1,1547	0,8819	2,848	0	4,5221
GIMU	6/6/17	0,3333	0,3333	0,5774	0,6667	1,1547	1	2,6458	0,3333	1,0619
CONTROL	20/6/17	0,3333	0,3333	0,3333	1	1,453	0,8819	2,3333	0	5,6681
GIMU	20/6/17	0	0,5774	0,3333	0,6667	0,6667	1,2019	0,8819	0,3333	3,7869
Valor P		<0,00005	<0,00005	<0,00005	0,0136	0,0003	<0,00005	<0,00005	0,8198	<0,00005





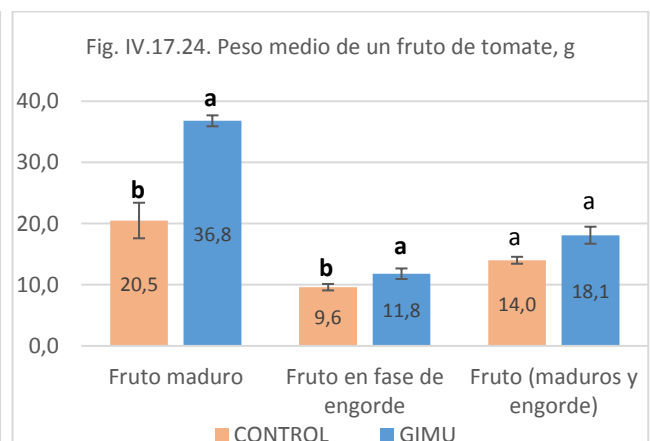
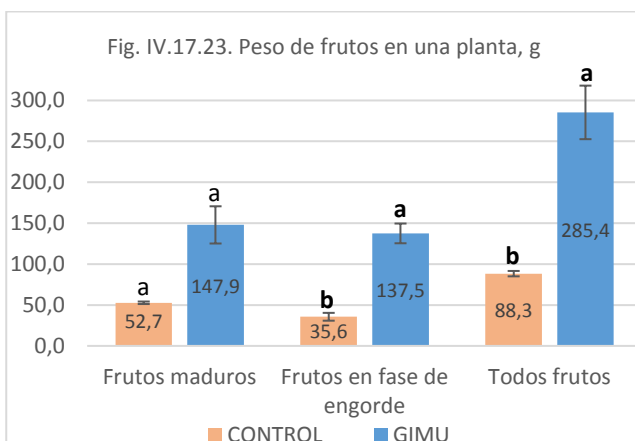
Tab. IV.17.5. Productividad y peso de frutos de tomate, pesos de raíz y tallo, contenido de agua en raíz y tallo

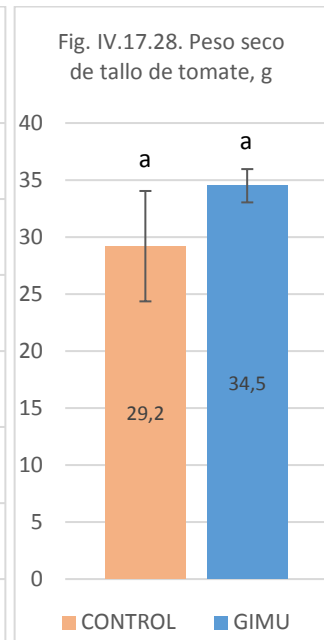
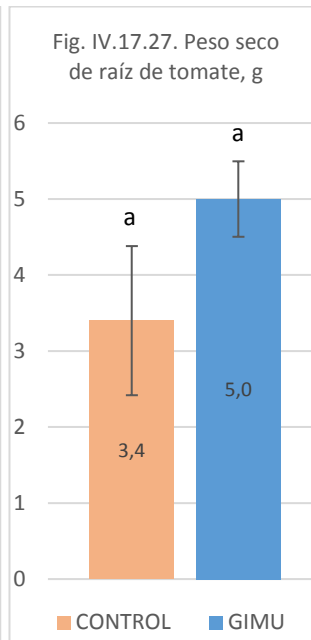
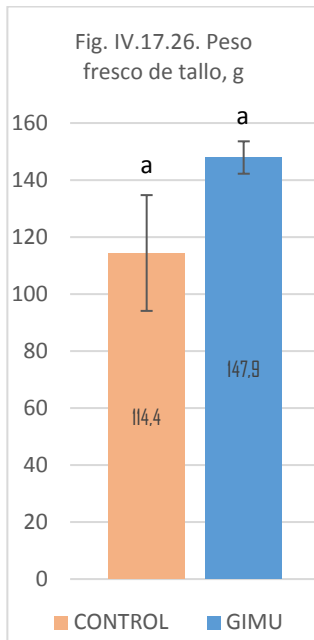
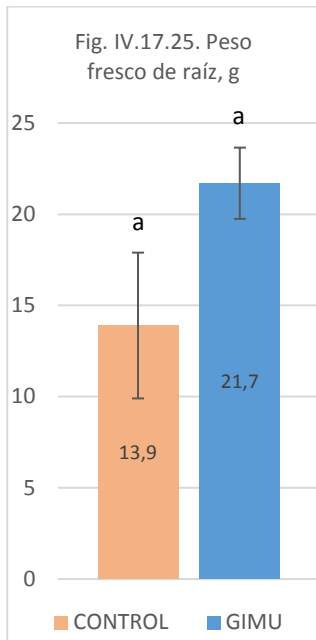
Variante	Peso de frutos maduros, g	Peso de frutos en fase de engorde, g	Peso de todos frutos, g	Peso medio de un fruto maduro, g	Peso medio de un fruto en fase de engorde, g	Peso medio de un fruto, g	Peso fresco raíz, g	Peso fresco tallo, g	Peso seco de raíz, g	Peso seco de tallo, g	Contenido de agua en raíz, %	Contenido de agua en tallo, %	Relación peso seco tallo/peso seco raíz
CONTROL	52,7	35,6	88,3	20,5	9,6	14,0	13,9	114,4	3,4	29,2	75,96	74,37	9,74
GIMU	147,9	137,5	285,4	36,8	11,8	18,1	21,7	147,9	5,0	34,5	76,98	76,66	7,00
Dif.abs.	95,2	101,9	197,1	16,4	2,1	4,1	7,7	33,5	1,6	5,3	1,02	2,29	-2,74
Dif.rel, %	180,77	286,36	223,35	80,02	22,25	29,67	55,56	29,28	48,61	18,30	1,34	3,08	-28,14

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$												
CONTROL	a	b	b	b	b	a	a	a	a	a	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)												
CONTROL	1,5309	4,7879	3,2886	2,9081	0,5254	0,5642	3,9958	20,31	0,9811	4,8417	0,1735	0,355	1,8573
GIMU	22,75	12,066	32,712	0,895	0,8643	1,392	1,952	5,6791	0,4966	1,4598	0,223	0,0896	0,4956

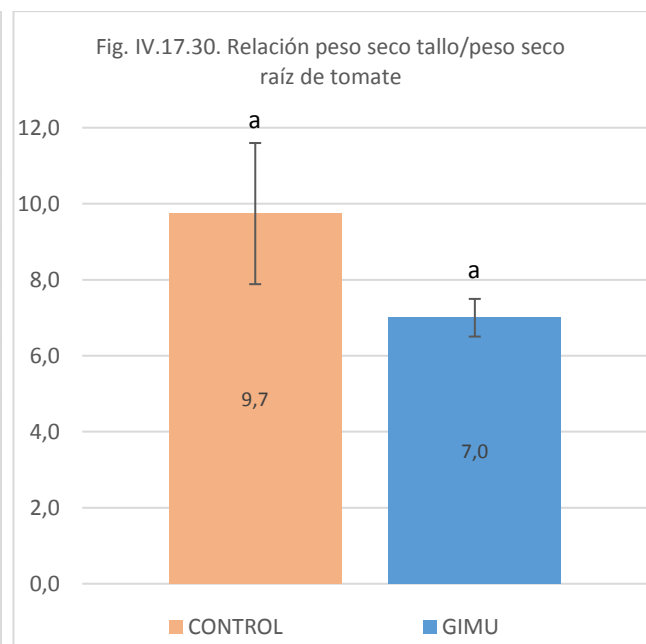
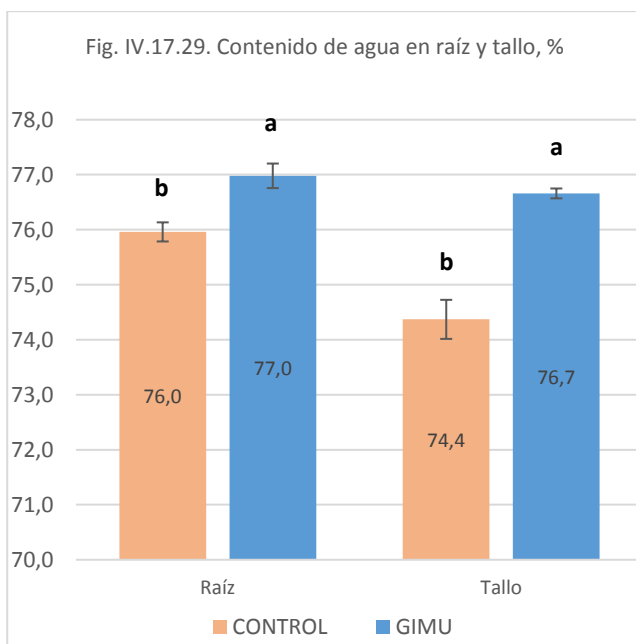
Valor P	0,0593	0,0089	0,0221	0,0189	0,0281	0,115	0,0852	0,1983	0,1031	0,3365	0,0024	0,0331	0,184
---------	--------	--------	--------	--------	--------	-------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	-------





El contenido de agua (la hidratación) de raíz y tallo al final de ensayo (89 DDT) fue mayor en la variante de GIMU.

No hubo diferencia significativa en la relación de peso seco tallo/raíz (Fig. IV.17.30) aunque hay indicios que las plantas de tomates tratadas con GIMU pueden producir mayor cantidad de raíces por una unidad de peso. Ensayos adicionales podrían aclarar esta hipótesis.



Resultados en pimiento mini var. Snacking

Hemos observado que el nivel de micorrización en las raíces de las plantas tratadas con GIMU creció durante el ensayo desde 0,6% (28 DDT, 1^{ra} medición) hasta 36,6% (54 DDT, 16 de mayo, 2^{da} medición) y bajó hasta 19,0% (77DDT, 8 de junio, 3^{ra} medición) (Tab. IV.17.6, Fig. IV.17.31). Esto demuestra que el estrés térmico afectó la presencia de micorrizas en las raíces de pimiento reduciendo su incidencia. Típicas estructuras micorrícicas como los arbusculos, las hifas, las esporas y las vesículas han sido observadas en las raíces de la variante con GIMU (Fig. IV.17.33, IV.17.34). En las plantas de CONTROL no se detectaron las estructuras micorrícicas.

El aumento de temperaturas máximas por encima de 40°C provocó un estrés severo en las plantas de CONTROL bajando el vigor de las plantas y su productividad (Figuras IV.17.35, IV.17.36, IV.17.39, Tablas IV.17.6, IV.17.7, IV.17.8, IV.17.9). La altura de las plantas fue mayor en la variante con GIMU en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.17.32, IV.17.6, IV.17.36, IV.17.39), superando a CONTROL en el final del ensayo en 9,8cm o en 26%. La cantidad de hojas verdes también fue mayor en la variante tratada con GIMU en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.17.37), superando a

CONTROL en el final de ensayo en 12%. La cantidad de ramos también fue mayor en la variante tratada con GIMU en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.17.38), superando a CONTROL en el final de ensayo en 38%.

Tab. IV.17.6. Grado de micorrización, altura, cantidad de hojas y ramos en las plantas de pimiento.

Variante	Fecha	Grado de micorrización, %	Variante	Fecha	Altura, cm	Cantidad de hojas verdes	Cantidad de ramos
CONTROL	20/4/17	0,0	CONTROL	16/5/17	26,2	54,0	4,7
GIMU	20/4/17	0,6	GIMU	16/5/17	32,2	58,0	5,7
CONTROL	16/5/17	0,0	CONTROL	6/6/17	28,5	60,0	5,3
GIMU	16/5/17	36,6	GIMU	6/6/17	37,5	65,3	6,7
CONTROL	8/6/17	0,0	CONTROL	20/6/17	37,7	63,3	6,0
GIMU	8/6/17	19,0	GIMU	20/6/17	47,5	71,0	8,3

Variante	Fecha	LSD, $\alpha=0,05$	Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$		
CONTROL	20/4/17	c	CONTROL	16/5/17	d	d	d
GIMU	20/4/17	c	GIMU	16/5/17	c	c	c
CONTROL	16/5/17	c	CONTROL	6/6/17	d	c	cd
GIMU	16/5/17	a	GIMU	6/6/17	b	b	b
CONTROL	8/6/17	c	CONTROL	20/6/17	b	b	bc
GIMU	8/6/17	b	GIMU	20/6/17	a	a	a

Variante	Fecha	SE Mean	Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)		
CONTROL	20/4/17	0	CONTROL	16/5/17	1,1667	2,5166	0,3333
GIMU	20/4/17	0,1193	GIMU	16/5/17	1,0138	2,0817	0,3333
CONTROL	16/5/17	0	CONTROL	6/6/17	1,6073	3,0551	0,3333
GIMU	16/5/17	6,257	GIMU	6/6/17	2,1794	3,4801	0,3333
CONTROL	8/6/17	0	CONTROL	20/6/17	3,1136	3,7118	0,5774
GIMU	8/6/17	0,7729	GIMU	20/6/17	2,3094	3,4661	0,6667

Valor P	<0,00005	Valor P	<0,00005	<0,00005	0,0004
---------	----------	---------	----------	----------	--------

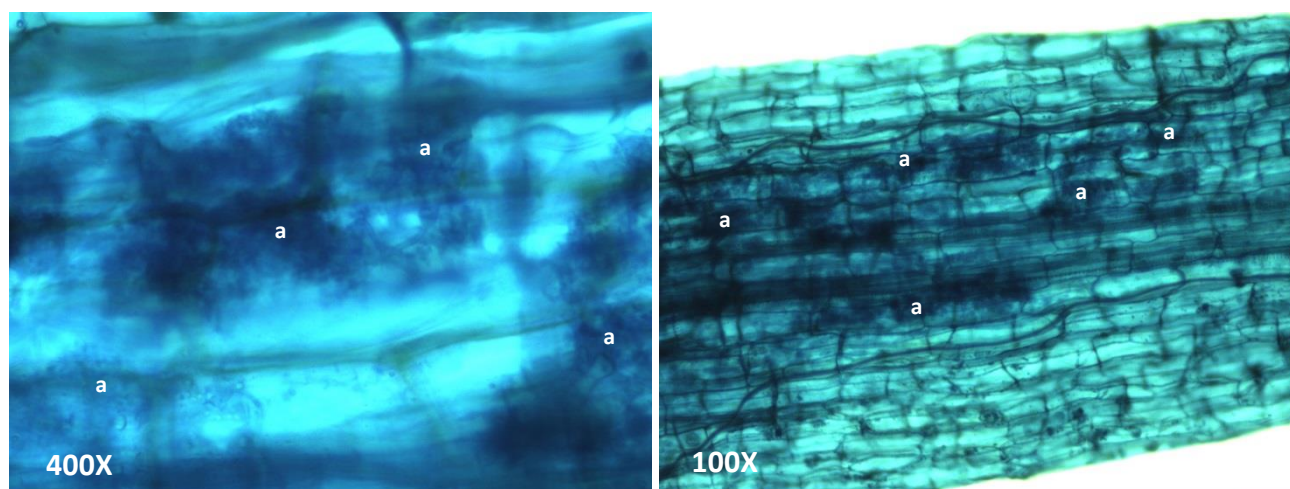
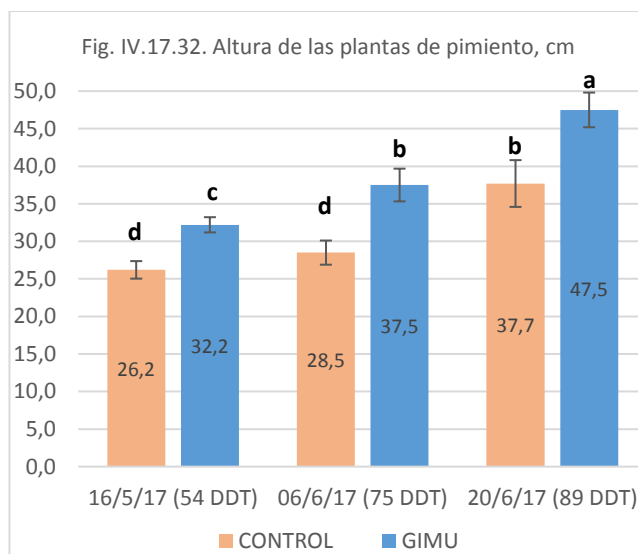
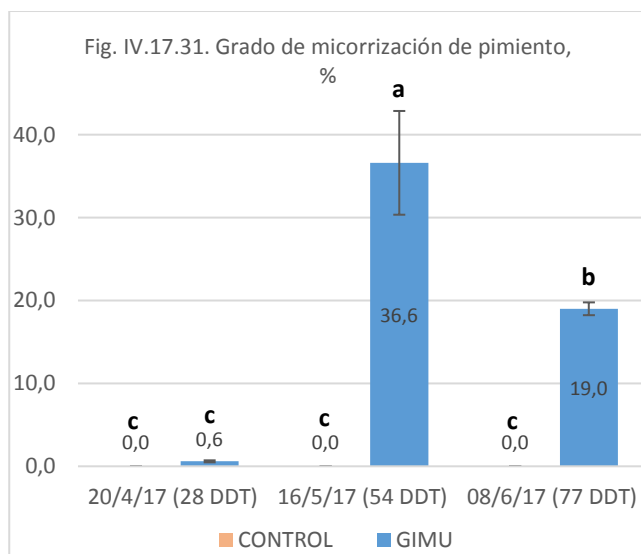


Fig. IV.17.33. Arbusculos (a) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de pimiento tratado con GIMU (54 DDT).

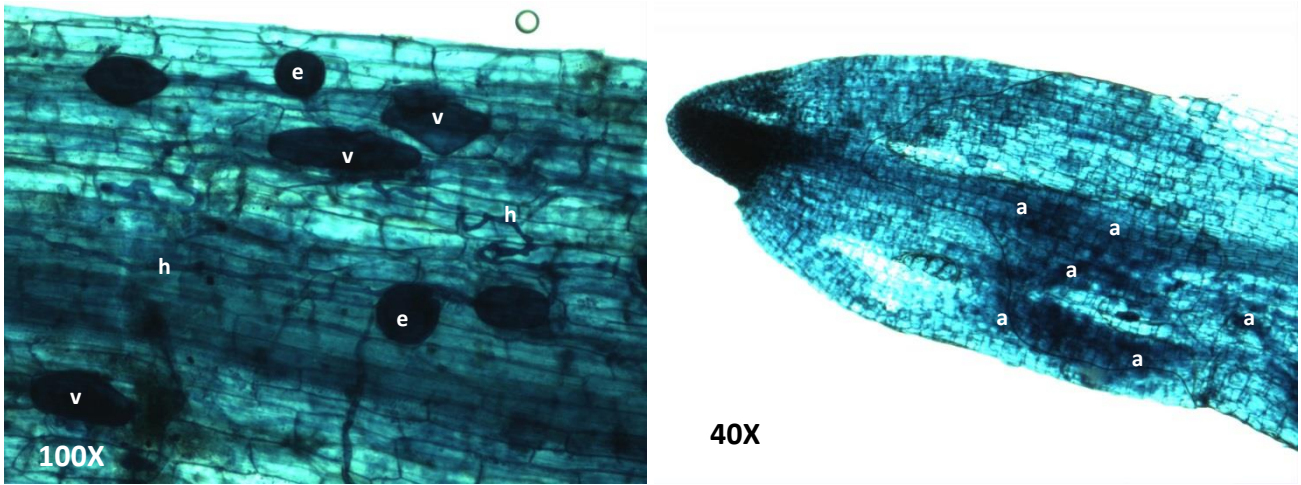


Fig. IV.17.34. Hifas (h), esporas (e), vesículas (v) y arbusculos (a) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de pimiento tratado con GIMU (100X - 54DDT; 40X - 77 DDT).



Fig. IV.17.35. Aspecto de las plantas de pimientos el día 16 de mayo de 2017 (54 DDT). Las plantas tratadas con GIMU tienen mayor altura.



Fig. IV.17.36. Aspecto de las plantas de pimiento el día 7 de junio de 2017 (75 DDT, 13 días después del inicio de las temperaturas altas). Se observa mayor cantidad de frutos en las plantas tratadas con GIMU y mayor afectación de frutos (fisiopatías) por altas temperaturas en las plantas de CONTROL.

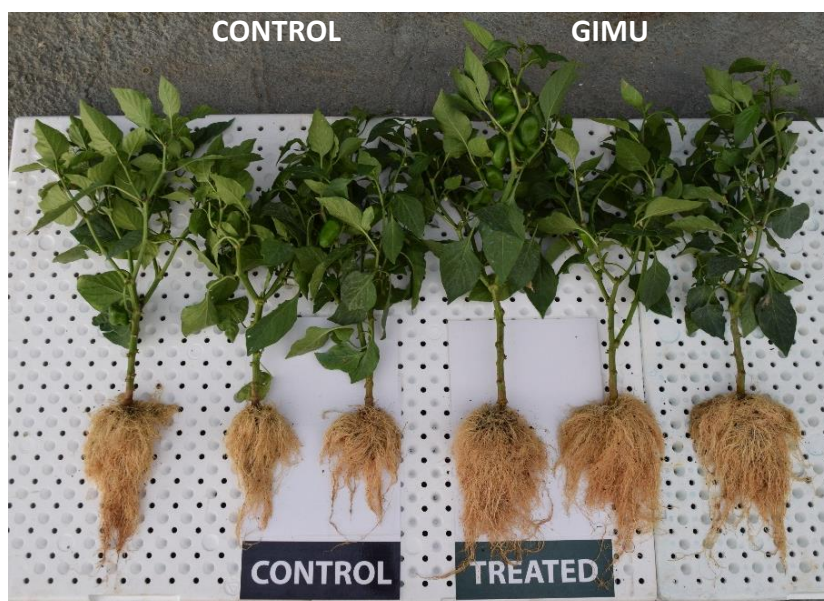
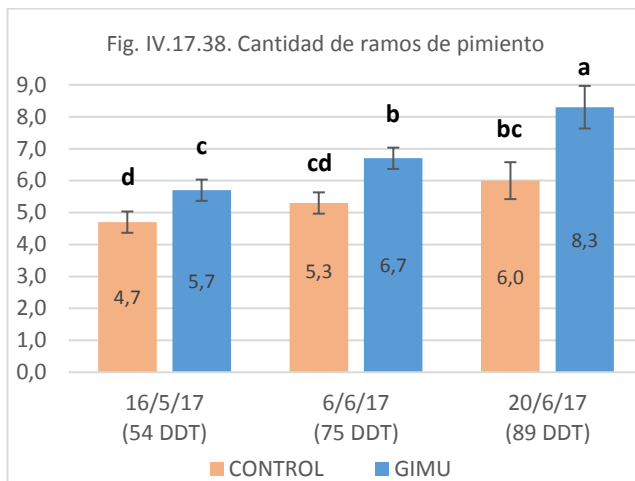
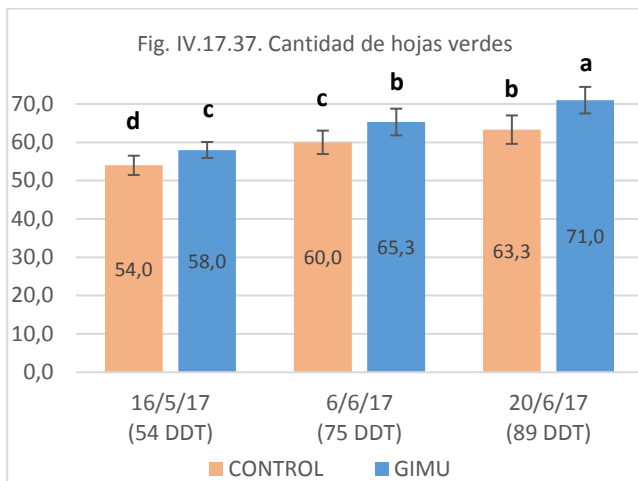


Fig. IV.17.39. Aspecto de las plantas de pimienta a 89 DDT. Se observa mayor vigor de raíces y tallos en la parte tratada con GIMU.

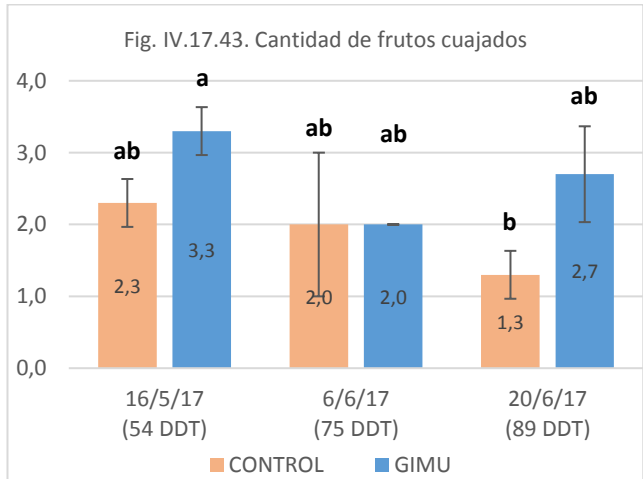
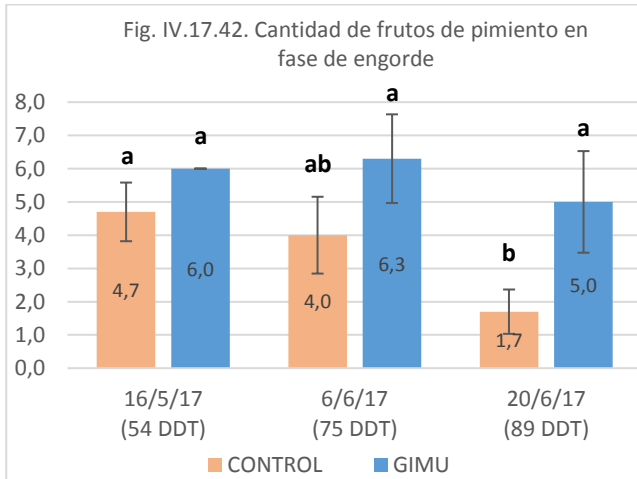
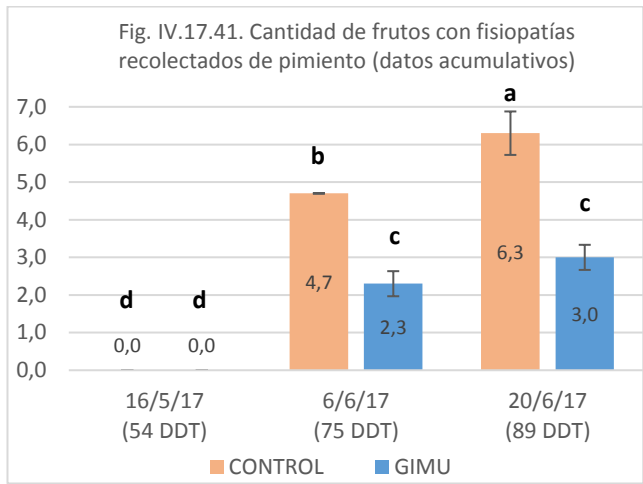
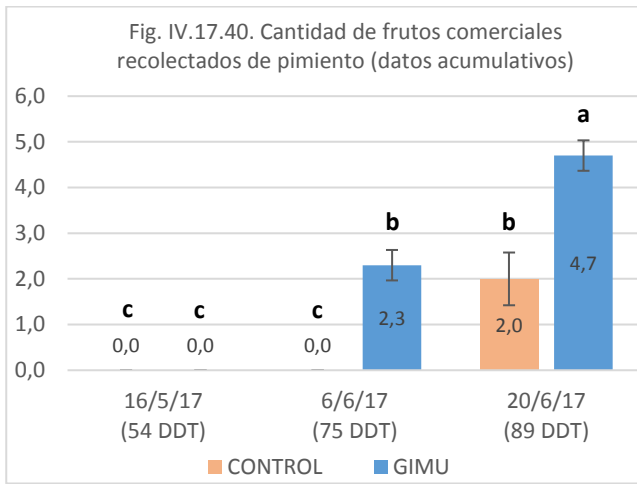
Tab. IV.17.7. Cantidad de ramilletes frutales, frutos y flores y sus relaciones en cultivo de pimienta.

Variante	Fecha	Cantidad de frutos comerciales recolectados (acumulativo)	Cantidad de frutos con fisiopatías recolectados (acumulativo)	Cantidad de frutos en fase de engorde	Cantidad de frutos cuajados	Cantidad de flores activas	Cantidad de flores y frutos abortados (acumulativo)	Cantidad de frutos y flores producidos por planta (acumulativo)	Proporción de frutos con fisiopatías y flores y frutos abortados, %
CONTROL	16/5/17	0,0	0,0	4,7	2,3	4,3	0,0	11,3	0,0
GIMU	16/5/17	0,0	0,0	6,0	3,3	4,3	0,0	13,7	0,0
CONTROL	6/6/17	0,0	4,7	4,0	2,0	2,0	3,3	16,0	50,0
GIMU	6/6/17	2,3	2,3	6,3	2,0	2,3	1,7	17,0	23,8
CONTROL	20/6/17	2,0	6,3	1,7	1,3	2,3	4,7	18,3	60,7
GIMU	20/6/17	4,7	3,0	5,0	2,7	5,0	2,0	22,3	22,9

Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
CONTROL	16/5/17	c	d	a	ab	a	d	d	d
GIMU	16/5/17	c	d	a	a	a	d	cd	d
CONTROL	6/6/17	c	b	ab	ab	b	b	bc	b
GIMU	6/6/17	b	c	a	ab	b	c	b	c
CONTROL	20/6/17	b	a	b	b	b	a	b	a
GIMU	20/6/17	a	c	a	ab	a	c	a	c

Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)							
CONTROL	16/5/17	0	0	0,8819	0,3333	0,3333	0	0,8819	0
GIMU	16/5/17	0	0	0	0,3333	0,3333	0	0,6667	0
CONTROL	6/6/17	0	0,3333	1,1547	1	0,5774	0,3333	0,5774	3,1304
GIMU	6/6/17	0,3333	0,3333	1,3333	0	0,3333	0,3333	1,1547	1,6261
CONTROL	20/6/17	0,5774	0,3333	0,6667	0,3333	0,8819	0,3333	1,453	4,7291
GIMU	20/6/17	0,3333	0,5774	1,5275	0,6667	1	0,5774	2,1858	3,5551

Valor P	<0,00005	<0,00005	0,0358	0,1929	0,0061	<0,00005	0,0002	<0,00005
---------	----------	----------	--------	--------	--------	----------	--------	----------

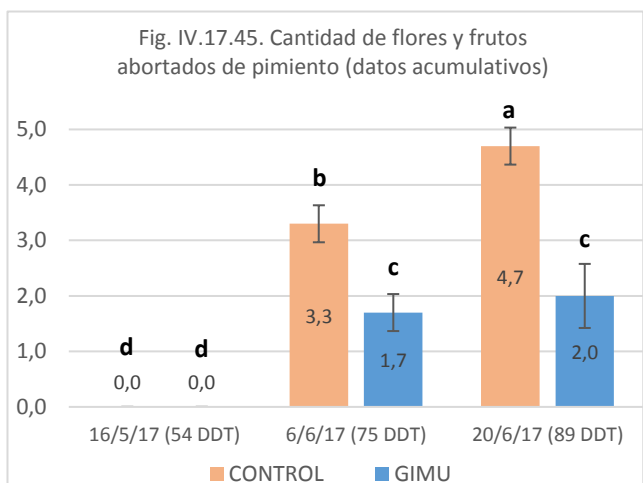
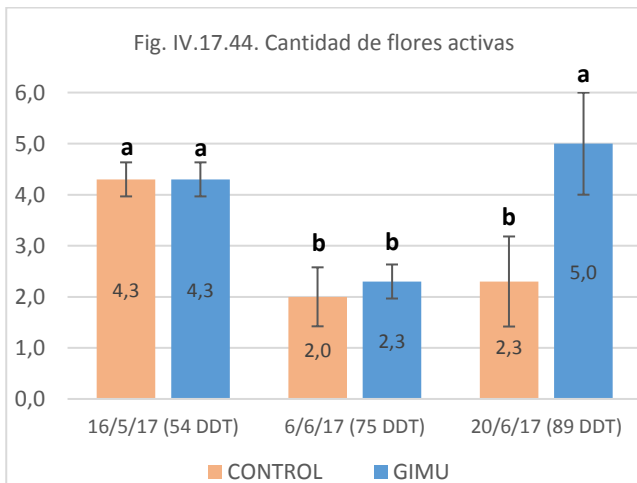


La cantidad de frutos comerciales recolectados fue mayor en a 75 y 89 DDT en la variante de GIMU (Fig. IV.17.40). La cantidad de frutos con fisiopatías (dañados o “quemados” por estrés térmico) fue mayor a 75 y 89 DDT en la variante de CONTROL (Fig. IV.17.41) lo que demuestra la capacidad de GIMU de aumentar el vigor y la resistencia de las plantas frente a este tipo de estrés.

La cantidad de frutos en fase de engorde en la variante de CONTROL disminuyó después de pasar el estrés térmico (Fig. IV.17.42), mientras en las plantas tratadas con GIMU se mantuvo a niveles similares en las tres mediciones.

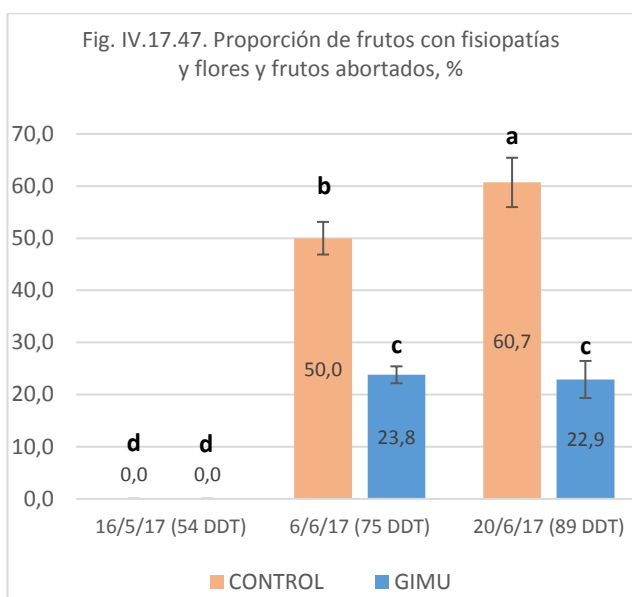
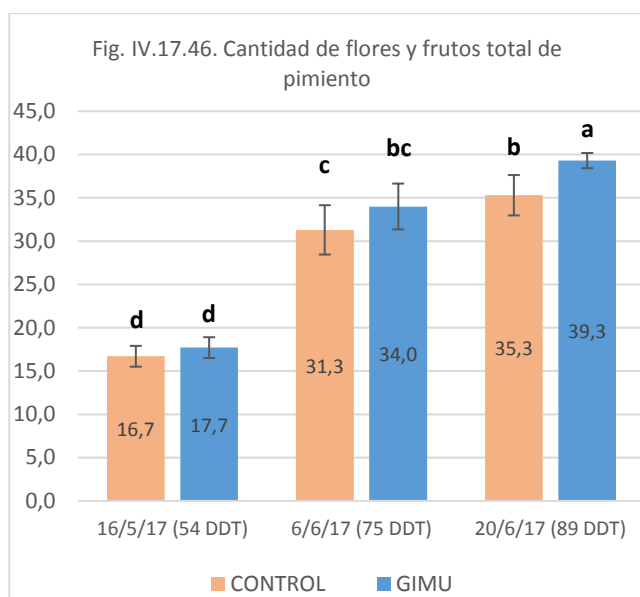
La cantidad de frutos cuajados no tuvo diferencias significativas entre CONTROL y GIMU en cada medición (Fig. IV.17.43), aunque en la parte de CONTROL se observa una disminución estadísticamente significativa en el final de ensayo frente a la variante de GIMU en la primera medición.

La cantidad de flores activas fue igual antes de estrés térmico (Fig. IV.17.44), similar en la segunda medición 75 DDT y mucho mayor en la tercera medición 89 DDT en la variante con GIMU. No hubo flores y frutos abortados antes de estrés térmico (Fig. IV.17.45), luego su cantidad aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo el CONTROL con aumento mucho más pronunciado que GIMU.



La cantidad de flores y frutos total fue similar antes de estrés térmico (Fig. IV.17.46), pero creció más intensivamente en la variante de GIMU superando significativamente al CONTROL al final del ensayo (89 DDT).

La proporción de flores y frutos afectados por temperaturas altas (con fisiopatías y abortados) fue nula antes de estrés térmico en las dos variantes (Fig. IV.17.47), aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo CONTROL con aumento mucho más pronunciado que GIMU en las dos mediciones posteriores.



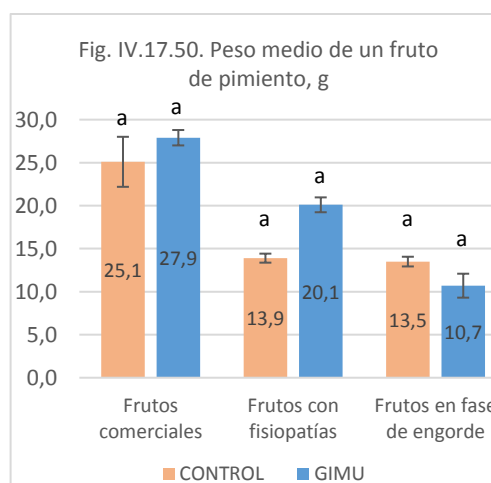
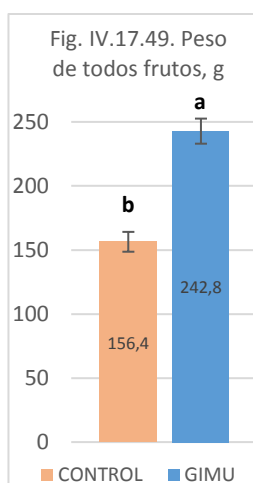
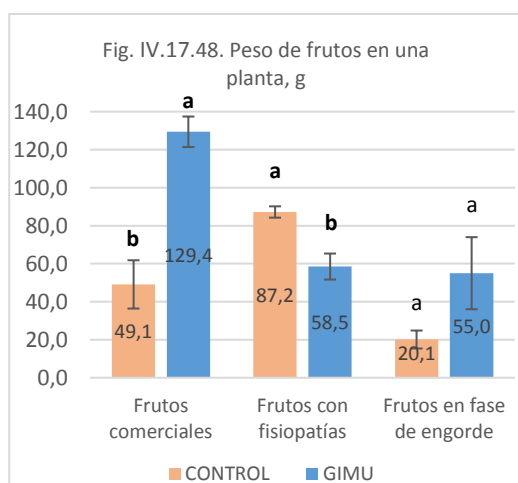
Tab. IV.17.8. Peso de frutos de pimiento

Variante	Peso de frutos comerciales recolectados, g	Peso de frutos con fisiopatías recolectados, g	Peso de frutos en fase de engorde, g	Peso de todos frutos, g	Peso medio de un fruto comercial, g	Peso medio de un fruto con fisiopatías, g	Peso medio de un fruto en fase de engorde, g
CONTROL	49,1	87,2	20,1	156,4	25,1	13,9	13,5
GIMU	129,4	58,5	55,0	242,8	27,9	20,1	10,7
Dif.abs.	80,3	-28,8	34,9	86,4	2,7	6,3	-2,8
Dif.rel., %	163,54	-32,98	173,92	55,26	10,91	45,16	-20,54

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	b	a	a	b	a	a	a
GIMU	a	b	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)						
CONTROL	12,702	2,9723	4,7316	7,744	1,0573	1,0659	1,8779
GIMU	8,0376	6,8421	18,963	9,7873	1,6013	1,8506	0,4352

Valor P	0,0293	0,0299	0,243	0,0009	0,1209	0,1549	0,2945
---------	--------	--------	-------	--------	--------	--------	--------



El peso de los frutos recolectados (datos acumulativos al final de ensayo) fue mayor en la variante de GIMU para frutos comerciales (Fig. IV.17.48), menor en la variante de para frutos defectuosos con fisiopatías y sin diferencias estadísticamente probadas para frutos en fase de engorde. El peso de todos frutos (comerciales, con fisiopatías y frutos en fase de engorde) fue mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.49), superando a control en 86,4g o en 55%.

No hubo diferencias significativas en el peso medio de un fruto para ningún tipo de frutos medidos (Fig. IV.17.50).

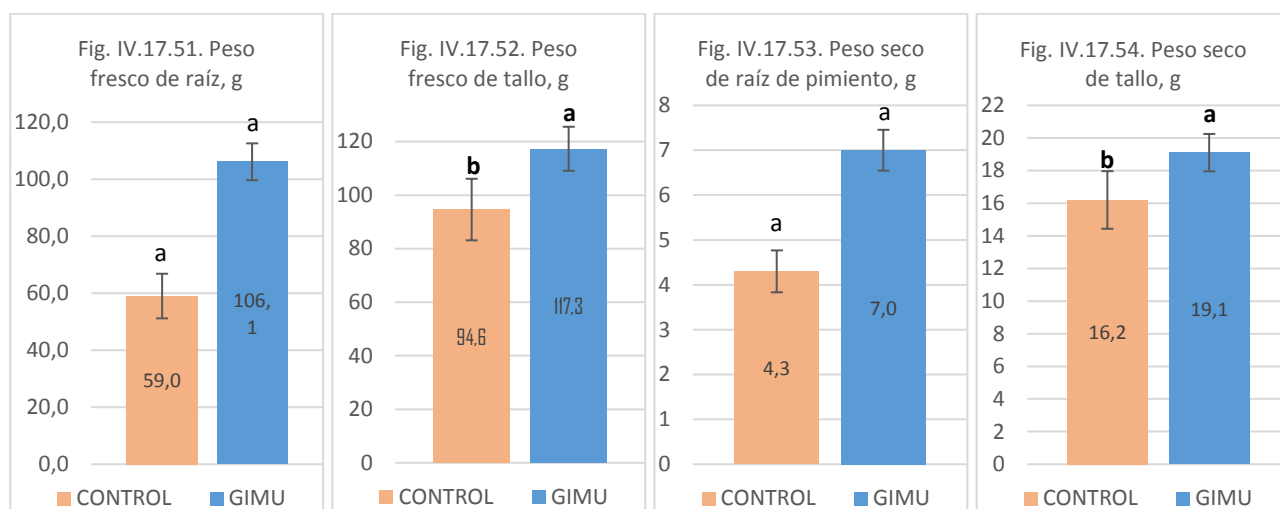
Tab. IV.17.9. Pesos de raíz y tallo de pimiento, contenido de agua en raíz y tallo, relación de peso tallo/raíz.

Variante	Peso fresco de raíz, g	Peso fresco de tallo, g	Peso seco de raíz, g	Peso seco de tallo, g	Contenido de agua en raíz, %	Contenido de agua en tallo, %	Relación peso tallo/peso raíz
CONTROL	59,0	94,6	4,3	16,2	92,65	82,86	3,75
GIMU	106,1	117,3	7,0	19,1	93,36	83,65	2,76
Dif.abs.	47,1	22,7	2,7	3,0	0,71	0,79	-0,99
Dif.rel., %	79,78	23,95	63,34	18,46	0,77	0,95	-26,42

Variante	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	a	b	a	b	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a

Variante	Error estándar de media (SE Mean)						
CONTROL	7,8292	11,501	0,4674	1,7662	0,165	0,2437	0,1866
GIMU	6,468	8,2277	0,4552	1,1468	0,0968	0,1737	0,3443

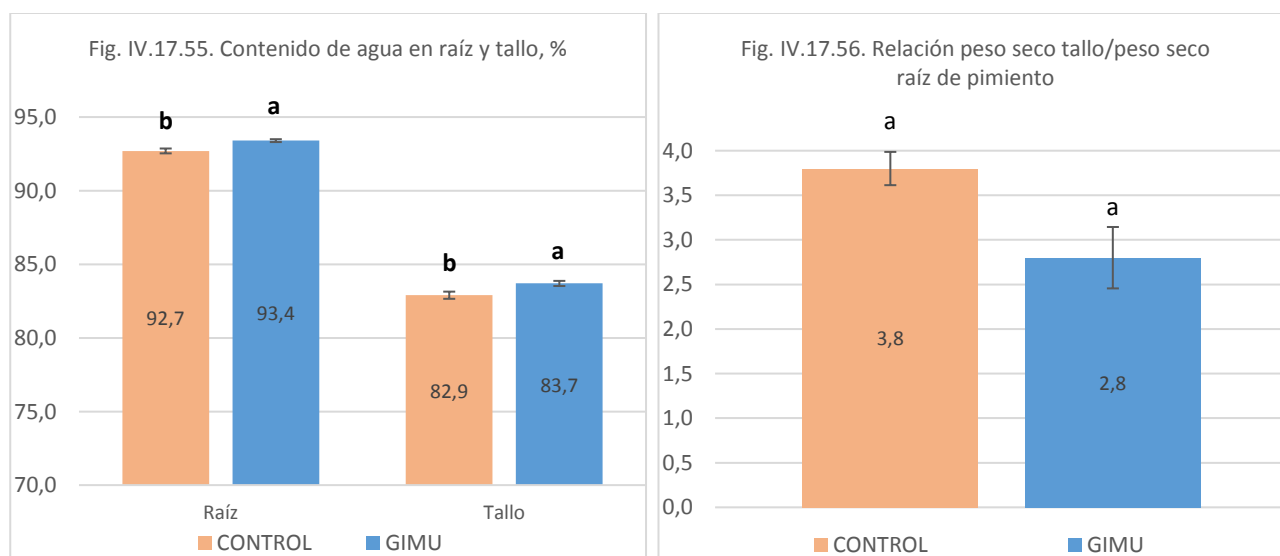
Valor P	0,0811	0,0206	0,0969	0,0405	0,0486	0,0143	0,1307
---------	--------	--------	--------	--------	--------	--------	--------



No hubo diferencias significativas en el peso fresco y seco de raíz (Fig. IV.17.51, IV.17.53) aunque las medias de la variante de GIMU fueron siempre superiores a CONTROL. El peso fresco y seco de tallo fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.17.52, IV.17.54).

El contenido de agua (la hidratación) de raíz y tallo al final de ensayo (89 DDT) fue mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.55).

No hubo diferencia significativa en la relación de peso seco tallo/raíz (Fig. IV.17.56) aunque hay indicios que las plantas de pimientos tratadas con GIMU pueden producir mayor cantidad de raíces por una unidad de peso de tallo. Ensayos adicionales podrían aclarar esta hipótesis.



Resultados en pepino holandés var. Mitre

Hemos observado que el nivel de micorrización en las raíces de las plantas tratadas con GIMU creció durante el ensayo desde 5,0% (28 DDT, 1ª medición) hasta 25,9% (54 DDT, 16 de mayo, 2ª medición) y mostró tendencia a bajar 18,0% (75 DDT, 8 de junio, 3ª medición) (Tab. IV.17.10, Fig. IV.17.57). Esto demuestra que el estrés térmico puede afectar la presencia de micorrizas en las raíces de pepino reduciendo su incidencia. Típicas estructuras micorrícicas como los arbuscúlos, las hifas, las esporas, las vesículas, una hifa de la entrada dentro de la raíz con su apresorio han sido observadas en las raíces de la variante con GIMU (Fig. IV.17.59, IV.17.60). En las plantas de CONTROL no se detectaron las estructuras micorrícicas.

El aumento de temperaturas máximas por encima de 40°C provocó un estrés severo en las plantas de CONTROL bajando el vigor de las plantas y su productividad (Fig. IV.17.62, IV.17.63, IV.17.68, Tab. IV.17.10, IV.17.11, IV.17.12, IV.17.13).

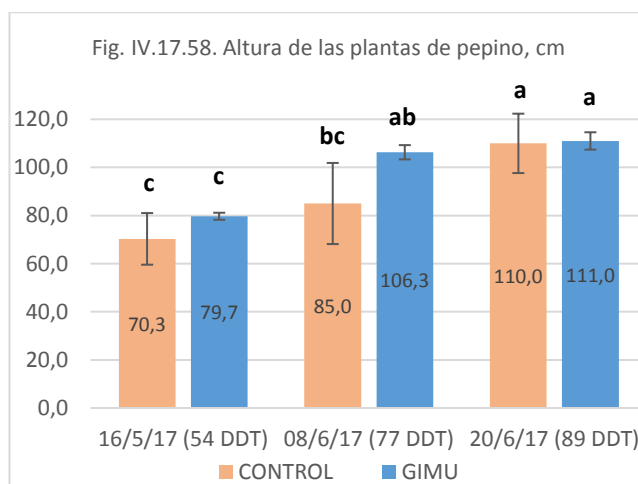
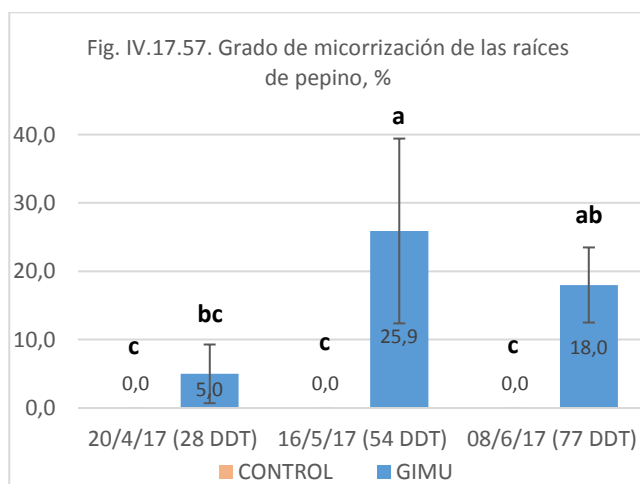
Tab. IV.17.10. Grado de micorrización, altura, cantidad de hojas y ramos en las plantas de pepino.

Variante	Fecha	Grado de micorrización, %	Variante	Fecha	Altura, cm	Cantidad de hojas verdes	Cantidad de hojas dañadas	Cantidad de hojas secas	Cantidad total de hojas
CONTROL	20/4/17	0,0	CONTROL	16/5/17	70,3	13,3	1,0	0,0	14,3
GIMU	20/4/17	5,0	GIMU	16/5/17	79,7	15,0	0,7	0,0	15,7
CONTROL	16/5/17	0,0	CONTROL	6/6/17	85,0	9,7	2,3	9,3	21,3
GIMU	16/5/17	25,9	GIMU	6/6/17	106,3	21,3	1,0	0,3	22,7
CONTROL	8/6/17	0,0	CONTROL	20/6/17	110,0	8,0	6,3	10,0	24,3
GIMU	8/6/17	18,0	GIMU	20/6/17	111,0	22,7	1,0	1,0	24,7

Variante	Fecha	LSD, $\alpha=0,05$	Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$					
CONTROL	20/4/17	c	CONTROL	16/5/17	c	bc	b	b	b	b
GIMU	20/4/17	bc	GIMU	16/5/17	c	b	b	b	b	b
CONTROL	16/5/17	c	CONTROL	6/6/17	bc	cd	ab	a	a	a
GIMU	16/5/17	a	GIMU	6/6/17	ab	a	b	b	a	a
CONTROL	8/6/17	c	CONTROL	20/6/17	a	d	a	a	a	a
GIMU	8/6/17	ab	GIMU	20/6/17	a	a	b	b	a	a

Variante	Fecha	SE Mean	Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)					
CONTROL	20/4/17	0	CONTROL	16/5/17	10,729	1,2019	0,5774	0	1,453	1,453
GIMU	20/4/17	4,2898	GIMU	16/5/17	1,453	0,5774	0,3333	0	0,3333	0,3333
CONTROL	16/5/17	0	CONTROL	6/6/17	16,862	4,0552	1,2019	1,2019	3,8442	3,8442
GIMU	16/5/17	13,516	GIMU	6/6/17	2,9627	0,3333	0	0,3333	0,3333	0,3333
CONTROL	8/6/17	0	CONTROL	20/6/17	12,342	1,1547	2,7285	1,1547	2,0276	2,0276
GIMU	8/6/17	5,4949	GIMU	20/6/17	3,6056	0,8819	1	0	0,3333	0,3333

Valor P	0,0297	Valor P	0,0093	0,0002	0,0931	<0,00005	0,0025
---------	--------	---------	--------	--------	--------	----------	--------



La altura de las plantas no fue estadísticamente diferente entre las variantes en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.17.58, IV.17.61, IV.17.63, IV.17.68). La cantidad de hojas verdes fue creciendo en la variante tratada con GIMU en las tres fechas de mediciones (Fig. IV.17.63, IV.17.64, IV.17.68), mientras que en las plantas de CONTROL fue bajando. Al final de ensayo en las plantas tratadas con GIMU hubo 184% más hojas verdes que en CONTROL.

La cantidad hojas dañadas (cloróticas, con manchas, quemaduras en bordes y otras fisiopatías, Fig. IV.17.62) creció durante el ensayo en la variante de CONTROL (Fig. IV.17.65), especialmente después del periodo de estrés térmico (75 y 89 DDT). En la variante de GIMU no hubo cambios estadísticamente significativos y al final de ensayo las plantas tratadas con GIMU tenían 84% menos o más de 6 veces menos hojas dañadas que las plantas de CONTROL.

La cantidad de hojas secas creció después del período de estrés térmico tanto en la variante de GIMU como de CONTROL (Fig. IV.17.62, IV.17.63, IV.17.66) siendo la variante de CONTROL con un crecimiento mucho mayor que la variante de GIMU. Al final de ensayo las tratadas con GIMU tenían 90% menos o 10 veces menos hojas dañadas que las plantas de CONTROL (Fig. IV.17.68).

No hubo diferencia estadísticamente probada para el parámetro de la cantidad total de hojas por una planta (Fig. IV.17.67).

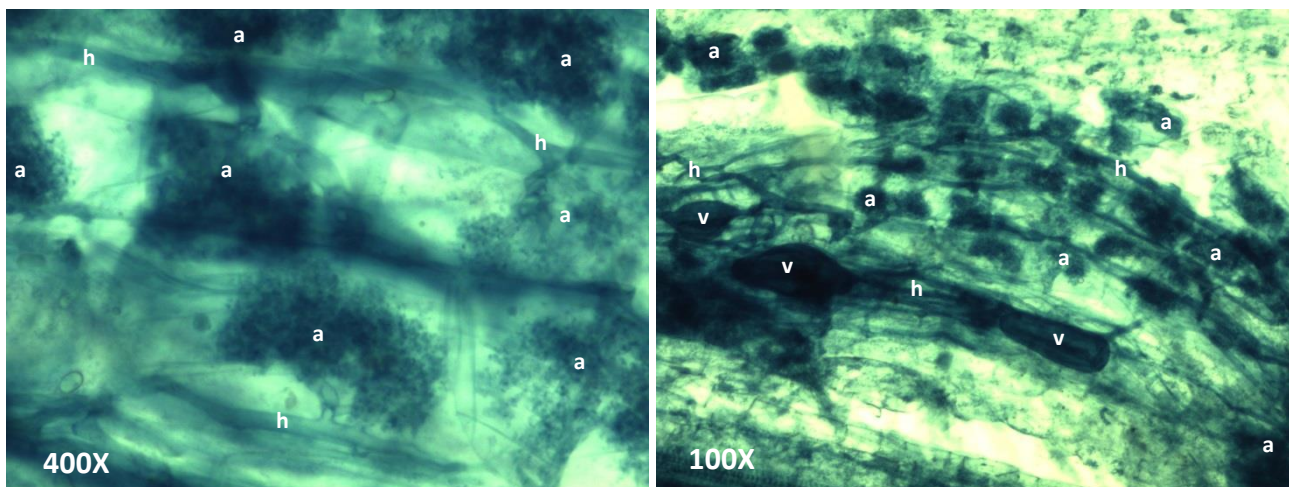


Fig. IV.17.59. Arbusculos (a) hifas (h) y vesículas (v) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de pepino tratado con GIMU (28 DDT).

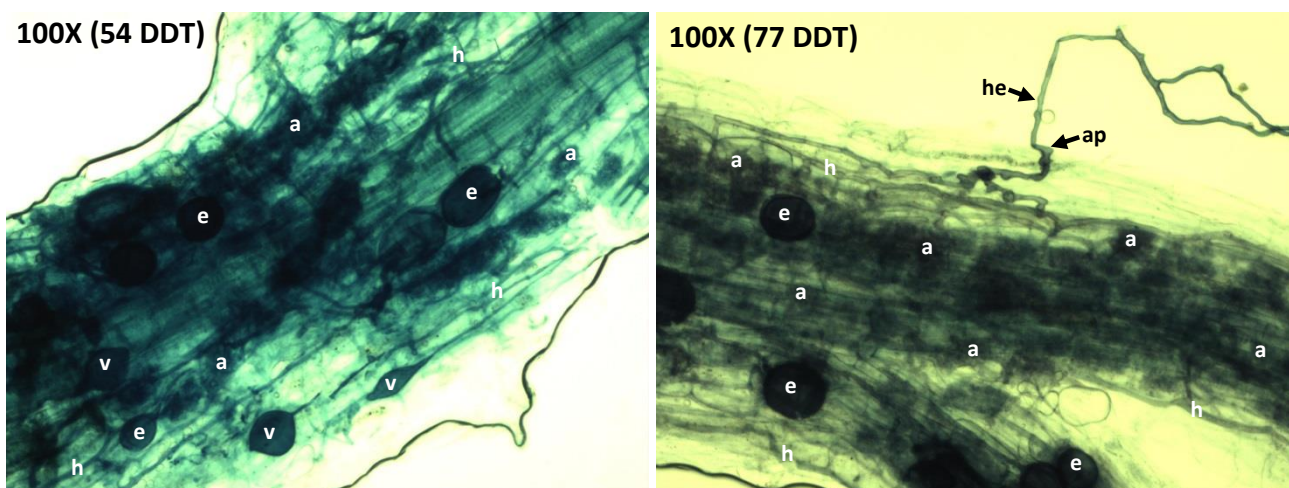


Fig. IV.17.60. Hifas (h), esporas (e), vesículas (v) y arbusculos (a) de la micorriza arbuscular dentro de una raíz de pepino tratado con GIMU (54 DDT y 77 DDT). En la imagen de 77 DDT también se observa hifa de la entrada (he) de la micorriza dentro de la raíz con su apressorio (ap) en la superficie de la raíz.



Fig. IV.17.61. Aspecto de las plantas de pepinos el día 16 de mayo de 2017 (54 DDT). Vigor similar de las plantas en dos variantes.

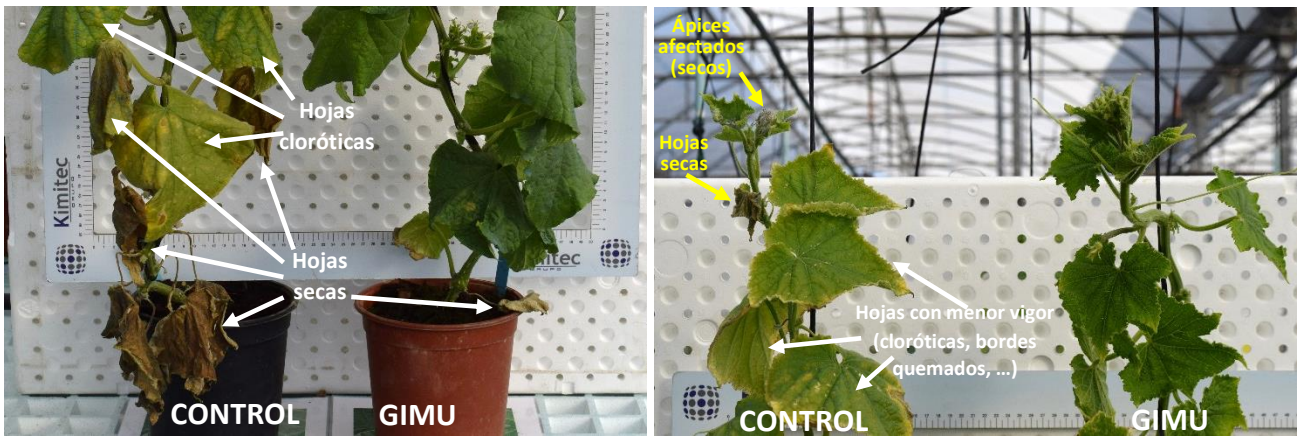
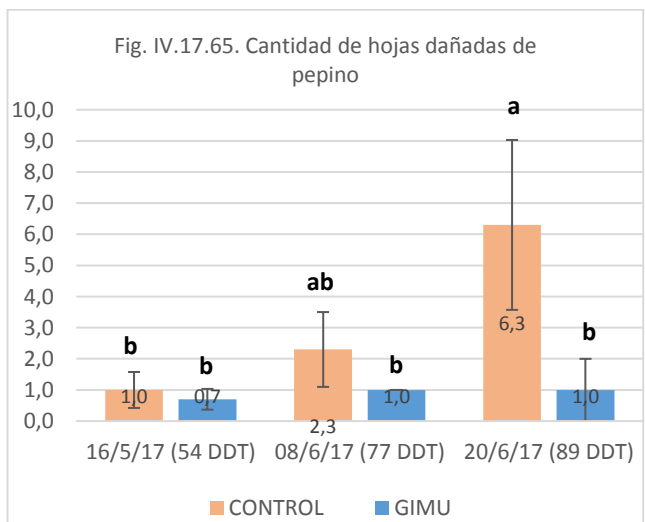
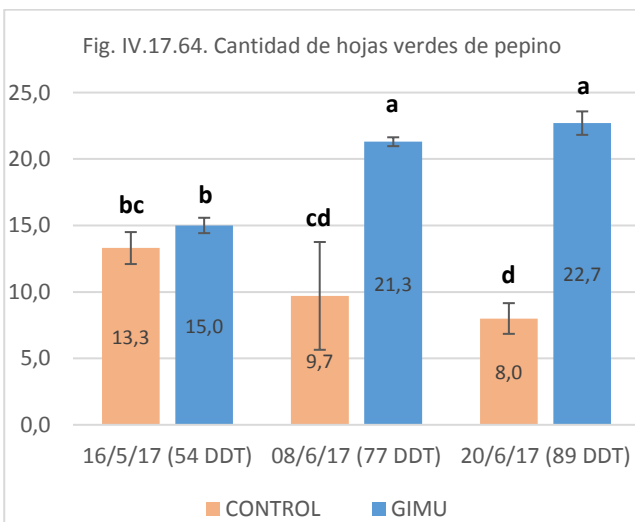


Fig. IV.17.62. Aspecto de las plantas de pepinos el día 8 de junio de 2017 (75 DDT). Afectación severa de los ápices y las hojas de las plantas de CONTROL.



Fig. IV.17.63. Aspecto de las plantas de pepino el día 15/6/2017 (84 DDT, 21 días después del inicio de las temperaturas altas). Se observa mayor cantidad de frutos y menor afectación de hojas por altas temperaturas en las plantas tratadas con GIMU.



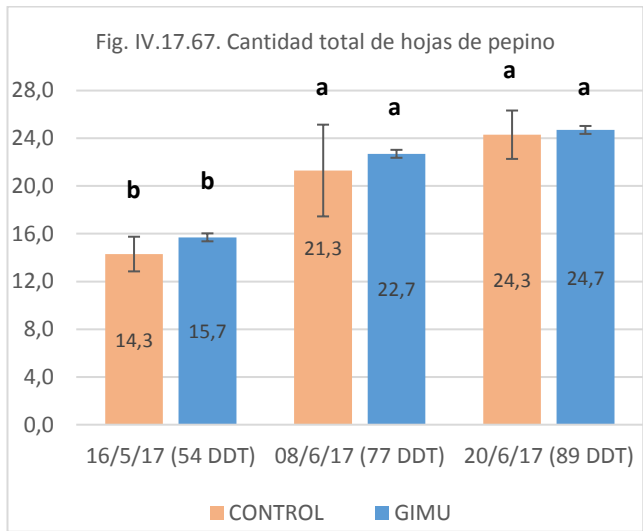
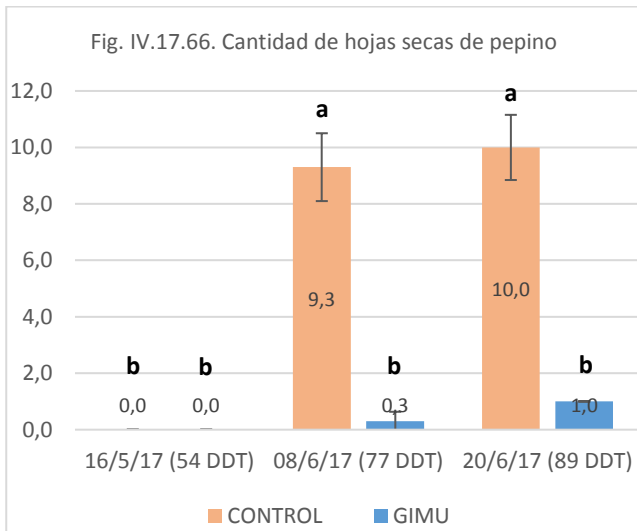


Fig. IV.17.68. Aspecto de las plantas de pepino el día 20 de junio de 2017 (89 DDT). Se observa mayor vigor de raíces y hojas en la parte tratada con GIMU.

La cantidad de frutos recolectados fue igual antes de estrés térmico (Fig. IV.17.69), pero después creció mucho más en la variante de GIMU (Fig. IV.17.63, IV.17.69) superando el doble (o en 100%) a CONTROL al final de ensayo (89 DDT). La cantidad de frutos en fases de cuaje y engorde en la variante de CONTROL mostró la tendencia de disminución después de pasar el estrés térmico (Fig. IV.17.70), mientras en las plantas tratadas con GIMU creció en la segunda medición superando a CONTROL en 270% y luego ya disminuyó en la tercera medición, pero de manera menos pronunciada que en CONTROL.

La cantidad de flores activas fue similar antes de estrés térmico (Fig. IV.17.71), disminuyó en ambas variantes después de estrés térmico, pero en la variante tratada con GIMU esta disminución fue menos severa que en la variante de CONTROL. Al final del ensayo (89 DDT) en la variante de GIMU hubo 600% más (7 veces más) flores que en la variante de CONTROL.

La cantidad de frutos abortados fue sin diferencia significativa antes de estrés térmico (Fig. IV.17.72), aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo CONTROL con aumento más pronunciado que GIMU. Al final del ensayo (89 DDT) en la variante de GIMU hubo 29% menos frutos abortados que en la variante de CONTROL.

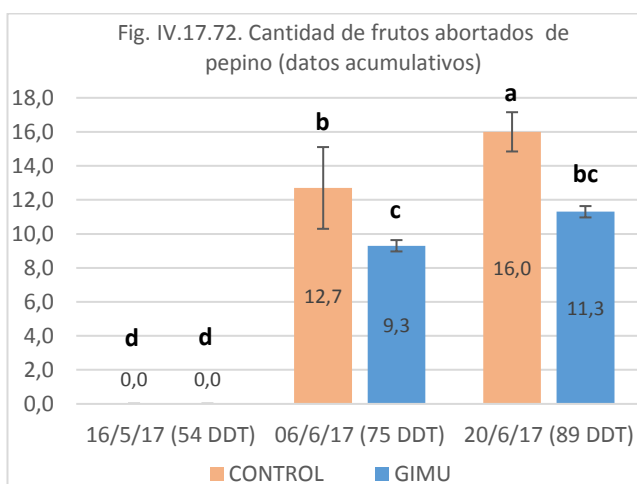
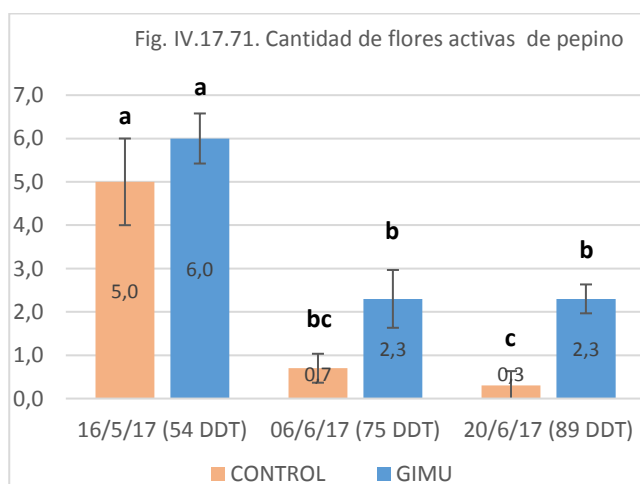
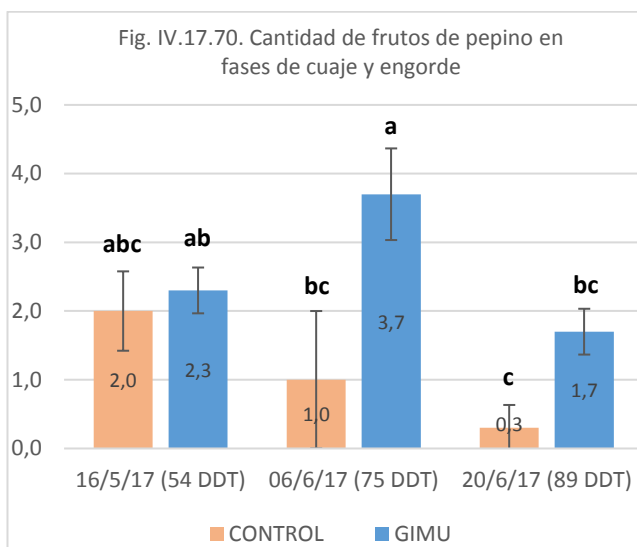
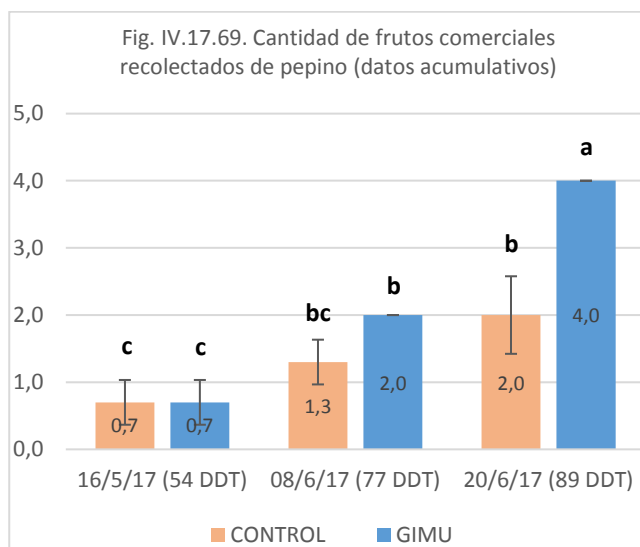
Tab. IV.17.11. Cantidad de frutos y flores y sus relaciones.

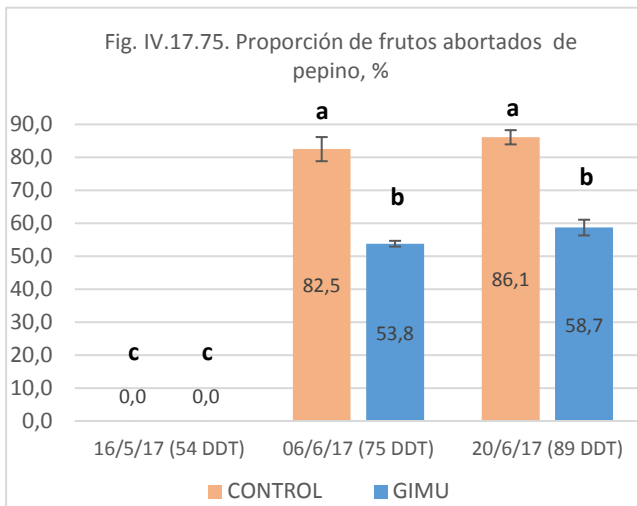
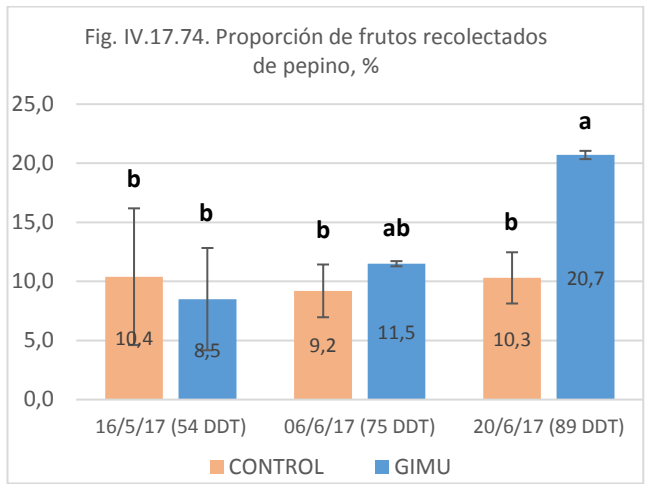
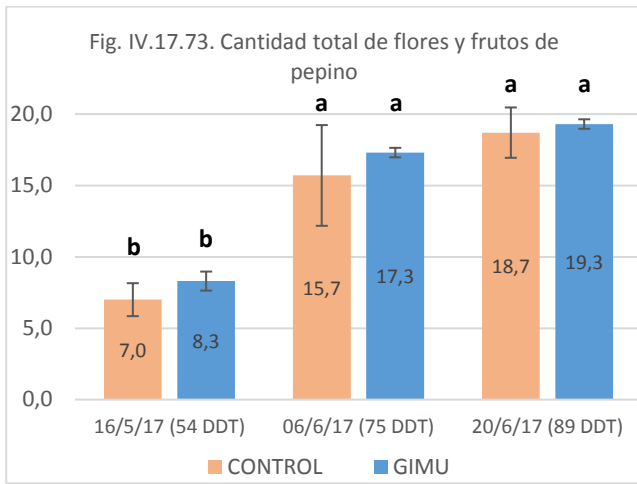
Variante	Fecha	Cantidad de frutos recolectados (datos acumulativos)	Cantidad de frutos en fases de cuaje y engorde	Cantidad de flores activas	Cantidad de frutos abortados (datos acumulativos)	Cantidad total frutos y flores por planta (datos acumulativos)	Proporción de frutos recolectados, %	Proporción de frutos abortados, %
CONTROL	16/5/17	0,7	2,0	5,0	0,0	7,0	10,4	0,0
GIMU	16/5/17	0,7	2,3	6,0	0,0	8,3	8,5	0,0
CONTROL	6/6/17	1,3	1,0	0,7	12,7	15,7	9,2	82,5
GIMU	6/6/17	2,0	3,7	2,3	9,3	17,3	11,5	53,8
CONTROL	20/6/17	2,0	0,3	0,3	16,0	18,7	10,3	86,1
GIMU	20/6/17	4,0	1,7	2,3	11,3	19,3	20,7	58,7

Variante	Fecha	Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	16/5/17	c	abc	a	d	b	b	c
GIMU	16/5/17	c	ab	a	d	b	b	c
CONTROL	6/6/17	bc	bc	bc	b	a	b	a
GIMU	6/6/17	b	a	b	c	a	ab	b
CONTROL	20/6/17	b	c	c	a	a	b	a
GIMU	20/6/17	a	bc	b	bc	a	a	b

Variante	Fecha	Error estándar de media (SE Mean)						
CONTROL	16/5/17	0,3333	0,5774	1	0	1,1547	5,7854	0
GIMU	16/5/17	0,3333	0,3333	0,5774	0	0,6667	4,3309	0
CONTROL	6/6/17	0,3333	1	0,3333	2,4037	3,5277	2,2333	3,6662
GIMU	6/6/17	0	0,6667	0,6667	0,3333	0,3333	0,2179	0,8715
CONTROL	20/6/17	0,5774	0,3333	0,3333	1,1547	1,7638	2,1675	2,1629
GIMU	20/6/17	0	0,3333	0,3333	0,3333	0,3333	0,3509	2,3878

Valor P	0,0004	0,0335	0,0002	<0,00005	0,0002	0,1678	<0,00005
---------	--------	--------	--------	----------	--------	--------	----------





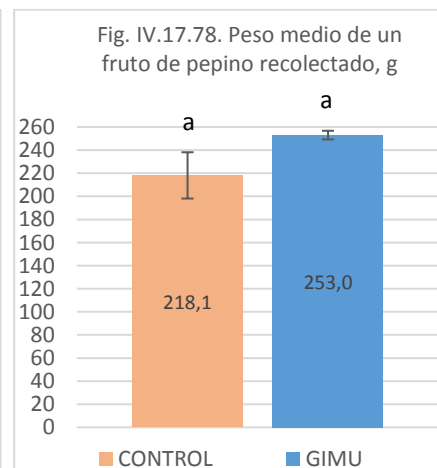
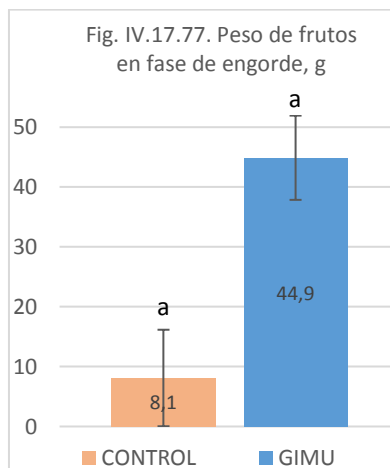
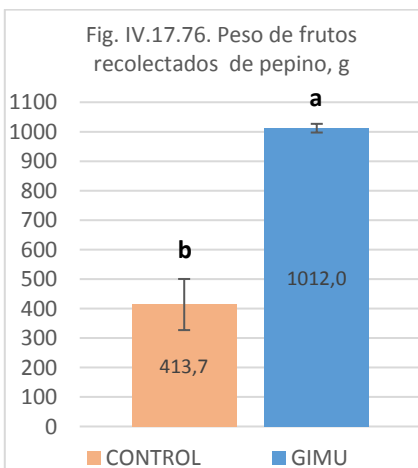
La cantidad de flores y frutos total fue similar antes y después del estrés térmico (Fig. IV.17.73) en ambas variantes.

La proporción de frutos recolectados fue similar en primeras dos mediciones (54 y 75 DDT, Fig. IV.17.74), pero subió fuertemente en la tercera medición al final de ensayo (89 DDT) en la variante de GIMU superando al CONTROL en 100%.

La proporción de frutos abortados fue nula antes de estrés térmico (Fig. IV.17.75), aumentó significativamente después de estrés térmico tanto en CONTROL como en la variante de GIMU, siendo el CONTROL con aumento más pronunciado que GIMU en las dos mediciones posteriores.

Tab. IV.17.12. Peso de los frutos de pepino.

Variante	Peso de frutos recolectados por planta, g	Peso de frutos en fase de engorde por planta, g	Peso medio de un fruto recolectado, g
CONTROL	413,7	8,1	218,1
GIMU	1012,0	44,9	253,0
Dif.abs.	598,3	36,8	34,9
Dif.rel., %	144,64	456,80	16,00
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$			
CONTROL	b	a	a
GIMU	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)			
CONTROL	86,726	8,0633	20,033
GIMU	14,731	7,0393	3,7565
Valor P	0,0275	0,1195	0,1642



El peso de los frutos recolectados al final de ensayo fue mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.76), superando a CONTROL en 145%. El peso de frutos en fase de engorde estadísticamente no tuvo diferencia significativa entre las variantes (Fig. IV.17.77) aunque la media en la variante de GIMU superaba a la de CONTROL en 454%.

No hubo diferencias significativas en el peso medio de un fruto recolectado (Fig. IV.17.78).

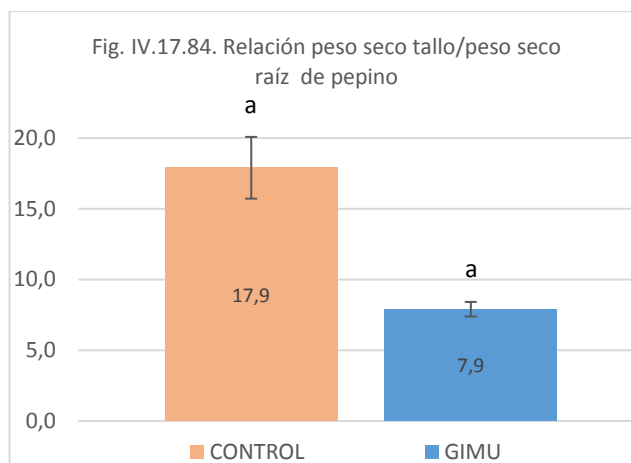
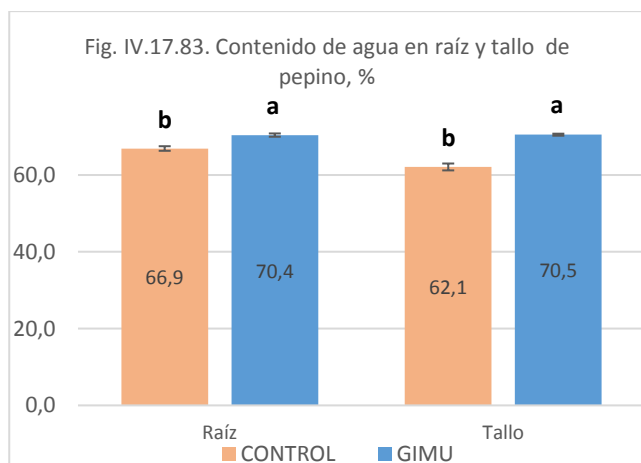
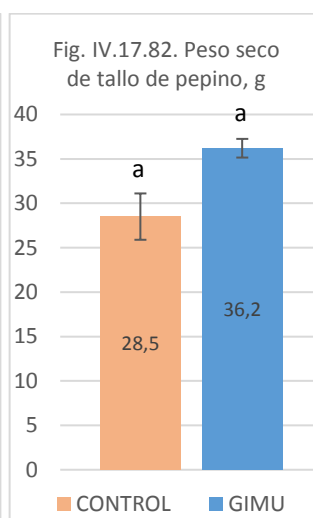
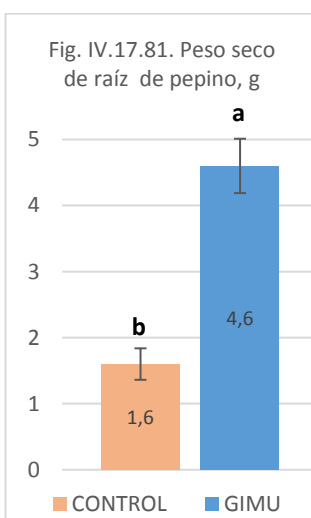
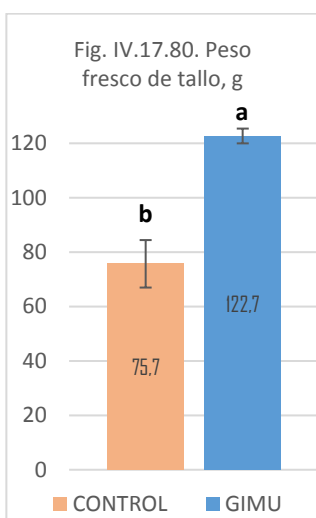
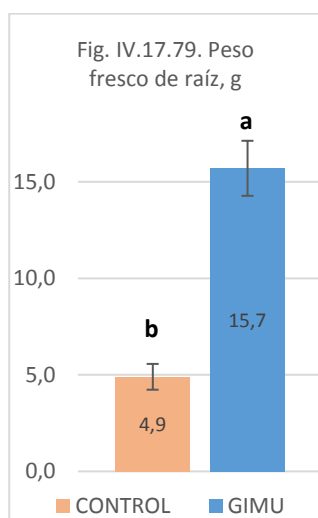
Tab. IV.17.13. Pesos de raíz y tallo de pepinos, contenido de agua en raíz y tallo, relación de peso tallo/raíz.

Variante	Peso fresco raíz, g	Peso fresco tallo, g	Peso seco de raíz, g	Peso seco de tallo, g	Contenido de agua en raíz, %	Contenido de agua en tallo, %	Relación peso tallo/peso raíz
CONTROL	4,9	75,7	1,6	28,5	66,9	62,1	17,9
GIMU	15,7	122,7	4,6	36,2	70,4	70,5	7,9
Dif.abs.	10,7	47,0	3,0	7,7	3,6	8,4	-10,0
Dif.rel., %	217,06	62,01	181,74	26,86	5,37	13,50	-55,74
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$							
CONTROL	b	b	b	a	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)							
CONTROL	0,6684	8,7251	0,2382	2,6089	0,5996	0,8936	2,1831
GIMU	1,4253	2,7173	0,4119	1,0514	0,4267	0,2631	0,5171
Valor P	0,0349	0,0237	0,0403	0,0873	0,0024	0,0128	0,0662

El peso fresco y seco de raíz (Tab. IV.17.13; Fig. IV.17.79, IV.17.81) en la variante de GIMU superaba en 220% y 186% respectivamente al peso de CONTROL. El peso fresco de tallo en la variante de GIMU superaba a CONTROL en 62% (Fig. IV.17.80). No hubo diferencia significativa entre las variantes para el peso seco de tallo (Fig. IV.17.82).

El contenido de agua (la hidratación) de raíz y tallo al final de ensayo (89 DDT) fue mayor en la variante de GIMU (Fig. IV.17.83), superando a CONTROL en 5% y 14% respectivamente.

No hubo diferencia significativa en la relación de peso seco tallo/raíz (Fig. IV.17.84) aunque hay indicios que las plantas de pepinos tratadas con GIMU pueden producir mayor cantidad de raíces por una unidad de peso de tallo. Ensayos adicionales podrían aclarar esta hipótesis.



IV.III. CULTIVOS EXTENSIVOS

IV.III.I. MAÍZ

Ensayo 18. Efecto del GIMU en el cultivo de maíz (5 diferentes localizaciones y variedades, 2016-2019), producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU sobre la micorrización, la productividad de granos, beneficios brutos y netos y la rentabilidad de maíz basándose en datos de 5 diferentes pruebas en diferentes localizaciones y años (2016-2019).

Materiales y métodos

En este ensayo se realizaron varias pruebas en el cultivo de maíz de los campos agrícolas en dos diferentes lugares de España, también en Rumania, Brasil y Ucrania en los años 2016-2019. En cada prueba el tratamiento de CONTROL (un manejo habitual del cultivo de maíz en la zona) fue enfrentado a una variante con aplicación de GIMU (0,1L/ha, aplicado en semilla justo antes de siembra) (Tab. IV.18.1), en total fueron realizadas 5 pruebas consideradas cada una como una repetición. La densidad de siembra era entre 60.000 y 95.000 semillas/ha, dependiendo de cada prueba, los cultivos eran de secano o regadío, los suelos eran típicos de la zona. Las superficies de las unidades experimentales eran desde 0,5 hasta 2 ha.

Tab. IV.18.1. Datos sobre las condiciones de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba / Repetición	Lugar	Cultivar de maíz	Densidad de siembra, plantas/ha	Estado hídrico	Año	Abonado	Fecha de siembra	Duración del cultivo, días
1	España, provincia de Zaragoza	DKC 6729YG	95.000	Riego por aspersión	2016	Fondo: purín, 170 unidades N/ha (10/3/16); cobertera, 700 kg/ha de urea (46%) (3/6/16)	11/4/2016	210
2	Rumania, región Muntenia	Zeta 300G	80.000	Secano	2016	Estiércol sólido de vaca, 30 t/ha (NPK 5:2,5:6 kg/t)	19/4/2016	162
3	España, provincia de Badajoz	DKC6664	90.000	Riego por goteo	2017	N-450 kg/ha; P ₂ O ₅ -150 kg/ha; K ₂ O-350 kg/ha – repartidos según las fases fisiológicas	14/4/2017	199
4	Brasil, estado Mato Grosso do Sul	P 30S31	60.000	Secano	2018	300 kg/ha de superfosfato simple (21%); 120 kg/ha de KCl	15/3/2018	140
5	Ucrania, rayon Apostolivskyy	MAS 30.M	65.000	Secano	2019	300 kg/ha de superfosfato simple (21%); 400 kg/ha de urea (46%)	19/4/2019	165

En cada prueba se evaluaron los siguientes parámetros: Grado de micorrización, %; Productividad de grano (con 14% de humedad), kg/ha; Valor de cosecha, €/ha; Gastos de producción, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad, %.

Los resultados de las pruebas (Tab. IV.18.2) han sido tratados estadísticamente obteniendo la media entre 4 pruebas y realizando el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Tab. IV.18.2. Resultados de pruebas/repeticiones del ensayo en maíz

Prueba / Repetición	Variante	Grado de micorrización, %	Productividad de grano (con 14% de humedad), kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1	CONTROL	34,75	19.729	2.861	1.890	971	51,36
	GIMU	38,7	20.260	2.938	1.900	1.038	54,62
2	CONTROL	4,81	4.980	722	600	122	20,35
	GIMU	56,42	6.350	921	610	311	50,94
3	CONTROL	18,5	14.760	1.845	1.680	165	9,82
	GIMU	82,33	15.320	1.915	1.690	225	13,31
4	CONTROL	0	6.175	895	600	295	49,23
	GIMU	15,42	6.423	931	610	321	52,68
5	CONTROL	10,91	7.546	1.132	600	532	88,65
	GIMU	33,68	7.979	1.197	610	587	96,20

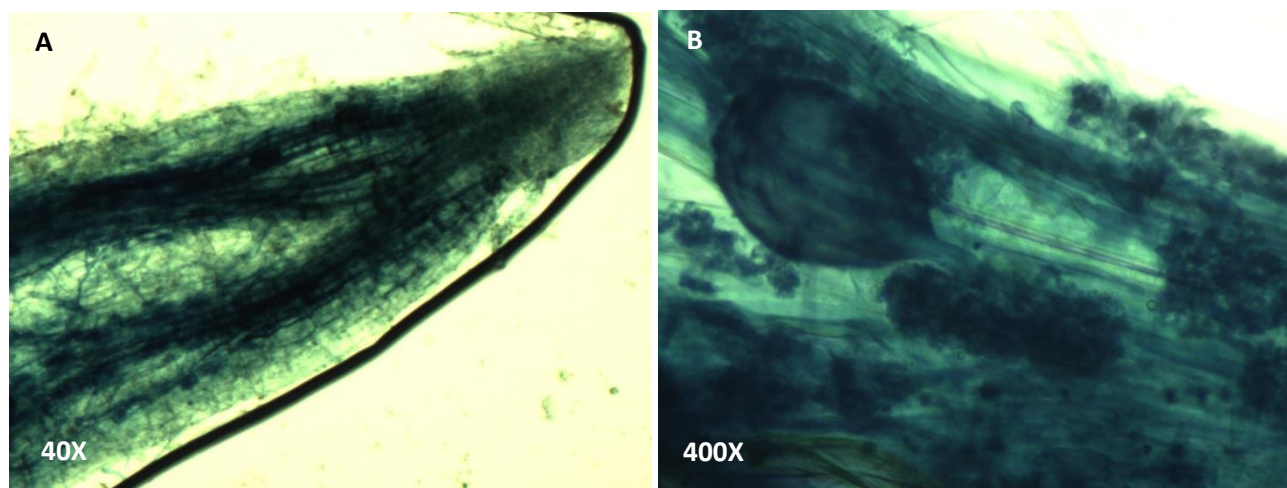
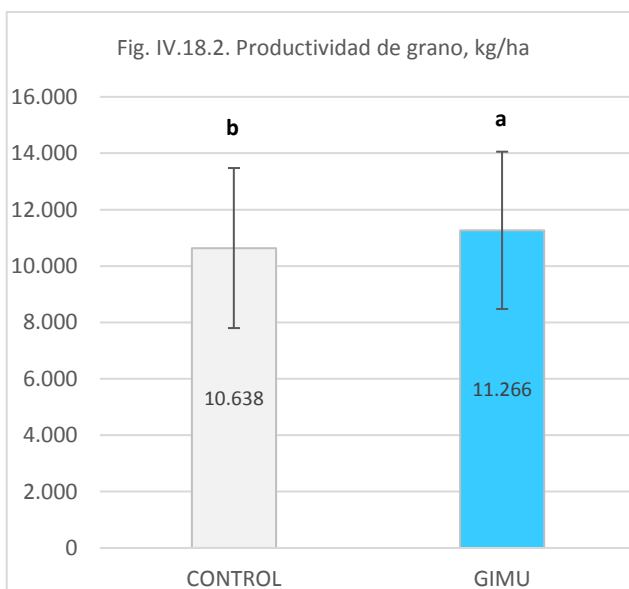
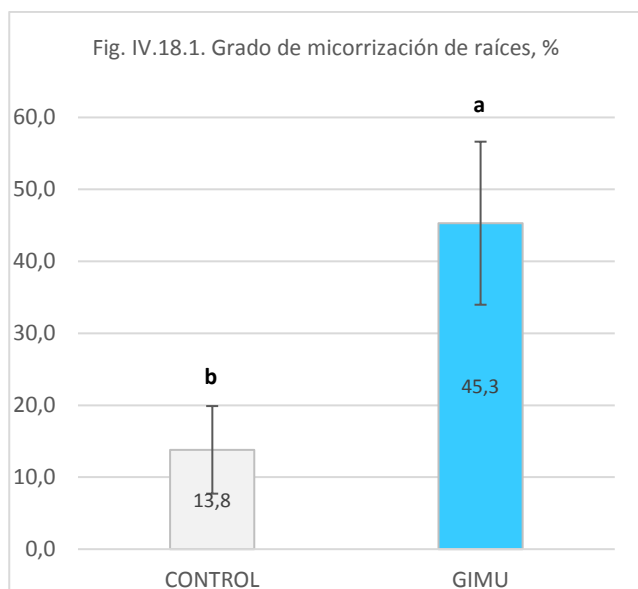
Resultados del ensayo 18 en maíz

Los resultados obtenidos en este ensayo se presentan en la tabla IV.18.3 y las figuras IV.18.1-IV.18.7. En este ensayo hemos visto que la aplicación de GIMU permitió aumentar significativamente el **grado de micorrización de raíces** en 228% (Fig. IV.18.1, Tab. IV.18.3). Los ejemplos de la apariencia de estructuras micorrícicas arbusculares dentro de las raíces de maíz pueden ser observadas en las figuras IV.18.3 y IV.18.4.

La **productividad de granos de maíz** aumentó en la variante con GIMU en 628 kg/ha (Fig. IV.18.2) superando a CONTROL en 5,9% (Tab. IV.18.3).

Tab. IV.18.3. Resumen de los resultados del ensayo

Variante	Grado de micorrización, %	Productividad de grano (con 14% de humedad), kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	13,8	10.638	1.491	1.074	417	43,9
GIMU	45,3	11.266	1.580	1.084	496	53,6
Diferencia absoluta G-C	31,5	628	89	10	79	9,7
Diferencia relativa G/C, %	228,48	5,91	5,99	0,93	19,02	22,03
Comparaciones de todas pares de Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	b	b	b	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media (SE Mean)						
CONTROL	6,0852	2838,4	392,28	292,16	155,81	13,789
GIMU	11,328	2790,6	384,61	292,16	148,38	13,128
Valor P	0,0491	0,0313	0,0341	<0,00005	0,0484	0,1417



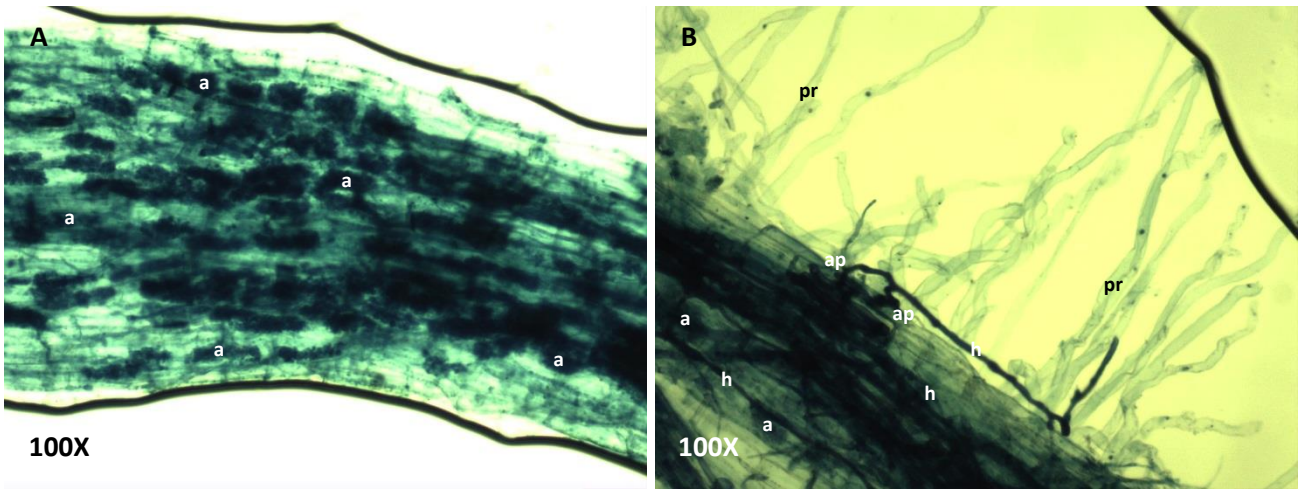
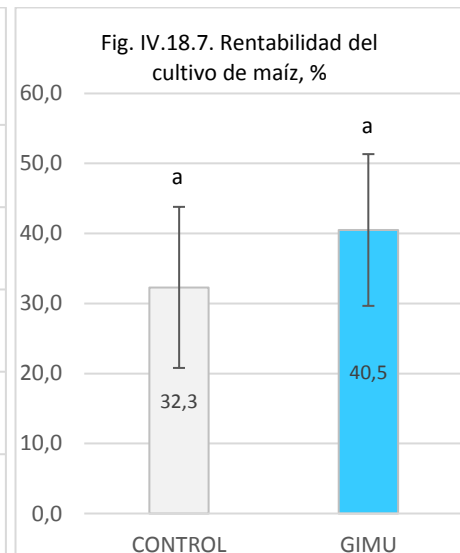
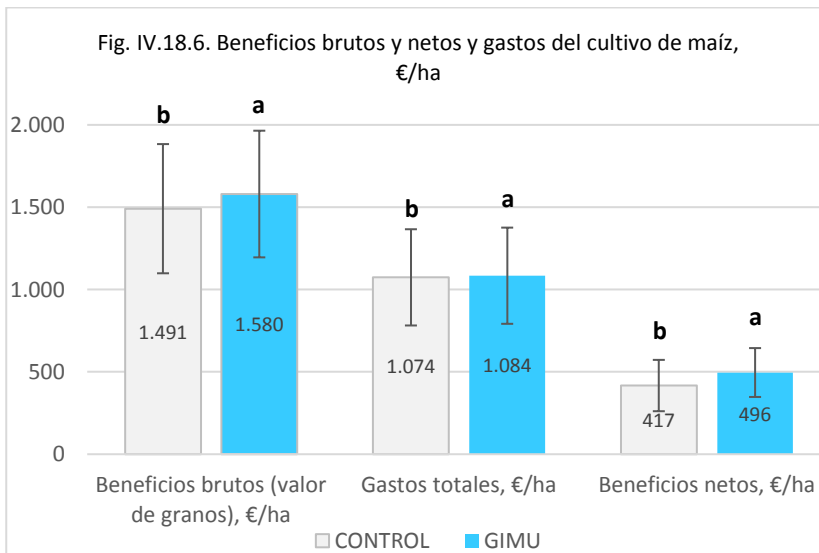


Fig. IV.18.4. Aspecto de raíces micorrizadas del maíz tratado con GIMU: A – cultivar DKC 6664, se observan gran cantidad de arbusculos (a); B – cultivar MAS 30.M, se observan arbusculos (a) e hifas (h) del hongo micorrístico, pelos radiculares (pr) de la raíz también se observa como una hifa exterior entra dentro de la raíz a través de dos puntos de entrada donde se sitúan apresorios (ap) del hongo micorrístico arbuscular.



Fig. IV.18.5. Aspecto de maíz, cultivar DKC6664, España, provincia de Badajoz (6/9/2017).



El **valor de la cosecha** de maíz aumentó en la variante con GIMU en 89 €/ha (Fig. IV.18.6) superando a CONTROL en 6% (Tab. IV.18.3). Los **gastos de producción del cultivo** fueron mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.18.6) superando a CONTROL en 10 €/ha o en 0,9% (Tab. IV.18.3). Los **beneficios netos** aumentaron 79 €/ha en la variante con GIMU (Fig. IV.18.6) superando a CONTROL en 19% (Tab. IV.18.3). No hubo diferencia significativa en la **rentabilidad del cultivo de maíz** (Fig. IV.18.7), aunque la media de GIMU superando a CONTROL en 22% (Tab. IV.18.3).

IV.III.II. SOJA

Ensayo 19. Efecto del GIMU en el cultivo de soja (4 diferentes localizaciones y variedades, 2015-2018), producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU sobre la micorrización, la productividad de granos, beneficios brutos y netos y la rentabilidad de soja basándose en datos de 4 diferentes pruebas en diferentes localizaciones y años (2015-2018).

Materiales y métodos

En este ensayo se realizaron varias pruebas en el cultivo de maíz de los campos agrícolas en España y Brasil en los años 2015, 2017, 2018. En cada prueba el tratamiento de CONTROL (un manejo habitual del cultivo de soja en la zona) fue enfrentado a una variante con aplicación de GIMU (MYCOGEL®) (0,15L/ha, aplicado en semilla justo antes de siembra) (Tab. IV.19.1), en total fueron realizadas 5 pruebas consideradas cada una como una repetición. La densidad de siembra era entre 300.000 y 450.000 semillas/ha, dependiendo de cada prueba, los cultivos eran de secano o regadío, los suelos eran típicos de la zona. Las superficies de las unidades experimentales eran desde 0,6 hasta 4 ha.

Tab. IV.19.1. Datos sobre las condiciones de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba / Repetición	Lugar	Cultivar de soja	Densidad de siembra, plantas/ha	Estado hídrico	Año	Abonado	Fecha de siembra	Duración del cultivo, días
1	Brasil, Mato Grosso do Sul	Desafio 8473 RSF	450.000	Secano	2015	100 kg/ha de KCl en presiembra; 115 kg/ha de MAP (11-50-0) en surco, en siembra	1/12/2015	129
2	España, provincia de Ciudad Real	Havane	400.000	Riego por surcos	2017	300 kg/ha de NPK 8-15-15 en presiembra; cobertera: 150 kg/ha de nitrosulfato amónico (N26)	18/4/2017	168
3	Brasil, Mato Grosso do Sul	Desafio 8473 RSF	450.000	Secano	2017	250 kg/ha de superfosfato simple, 150 kg/ha de KCl	28/10/2017	120
4	Brasil, Mato Grosso	NS 7901 RR	300.000	Secano	2018	100 kg/ha de KCl en presiembra; cobertera: 150 kg/ha de DAP (16-45-0)	22/10/2018	101

En cada prueba se evaluaron los siguientes parámetros: Grado de micorrización, %; Productividad de grano, kg/ha; Valor de cosecha, €/ha; Gastos de producción, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad, %.

Los resultados de las pruebas (Tab. IV.19.2) han sido tratados estadísticamente obteniendo la media entre 4 pruebas y realizando el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo “III. Materiales y métodos generales”.

Tab. IV.19.2. Resultados de pruebas/repeticiones del ensayo en soja

Prueba / Repetición	Variante	Grado de micorrización, %	Productividad de grano, kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1	CONTROL	25,18	4147	1443	980	463	47,26
1	GIMU	73,79	4519	1573	995	578	58,05
2	CONTROL	16,01	2471	833	770	63	8,15
2	GIMU	27,21	2986	1006	785	221	28,19
3	CONTROL	20,35	4849	1634	1030	604	58,65
3	GIMU	48,77	5613	1892	1045	847	81,01
4	CONTROL	45,79	3976	1332	980	352	35,91
4	GIMU	56,32	4351	1458	995	463	46,49

Resultados del ensayo 19 en soja

En este ensayo hemos visto los siguientes efectos de aplicación de GIMU descritos abajo:

Para el parámetro del **grado de micorrización de raíces** no hubo diferencia significativa entre las variantes (Fig. IV.19.1, Tab. IV.19.3), aunque la variante de GIMU superó al CONTROL en 92% (con valor P=0,0708). Los ejemplos de la apariencia de estructuras micorrícicas arbusculares dentro de las raíces de soja pueden ser observadas en la figura IV.19.3.

La **productividad de granos de soja** aumentó en la variante con GIMU en 507 kg/ha (Fig. IV.19.2) superando a CONTROL en 13,1% (Tab. IV.19.3).

El **valor de la cosecha** de soja aumentó en la variante con GIMU en 172 €/ha (Fig. IV.19.5) superando a CONTROL en 13,1% (Tab. IV.19.3). Los **gastos de producción del cultivo** fueron mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.19.5) superando a CONTROL en 15 €/ha o en 1,6% (Tab. IV.19.3). Los **beneficios netos** aumentaron 157 €/ha en la variante con GIMU (Fig. IV.19.5) superando a CONTROL en 42% (Tab. IV.19.3). La **rentabilidad del cultivo de soja** fue mayor en la variante con GIMU (Fig. IV.19.6), superando a CONTROL en 43% (Tab. IV.19.3).

Tab. IV.19.3. Resumen de los resultados del ensayo

Variante	Grado de micorrización, %	Productividad de grano, kg/ha	Valor de cosecha, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	26,8	3861	1310	940	370	37,5
GIMU	51,5	4367	1482	955	527	53,4
Diferencia absoluta G-C	24,7	507	172	15	157	15,9
Diferencia relativa G/C, %	92,02	13,12	13,09	1,60	42,25	42,52
Fisher LSD, $\alpha=0,05$						
CONTROL	a	b	b	b	b	b
GIMU	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media						
CONTROL	6,5908	500,27	170,95	57,879	114,74	10,826
GIMU	9,6503	538,75	183,38	57,879	129,98	11,058
Valor P	0,0708	0,0118	0,0112	<0,00005	0,0145	0,0139

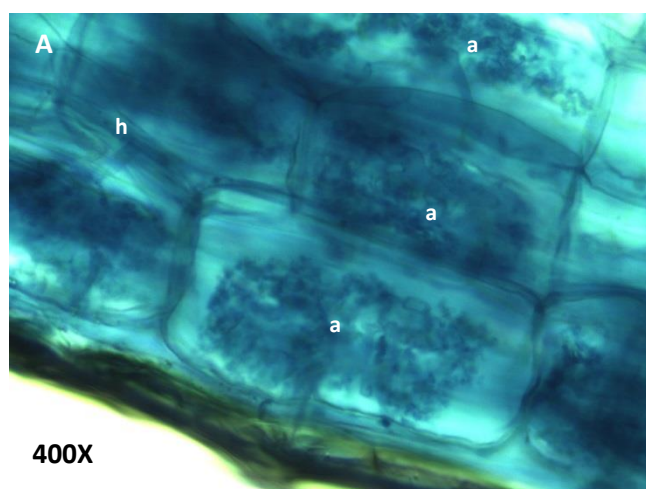
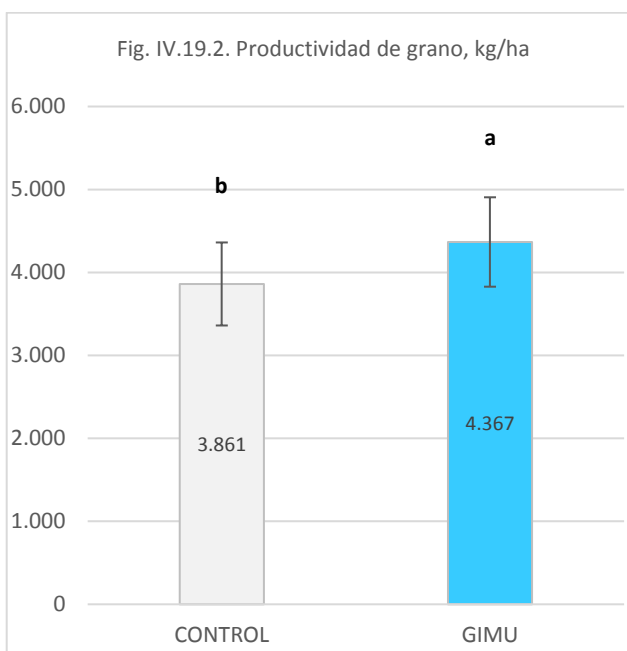
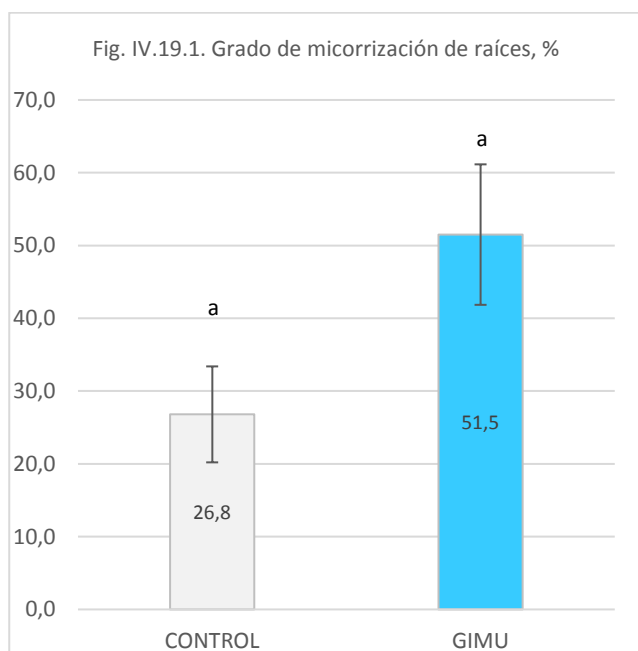


Fig. IV.19.3. Aspecto de las raíces micorrizadas de la soja (cultivar Desafío 8473 RSF, prueba 3) tratada con GIMU: A – 400 aumentos, se observan hifas y arbusculos; B – 40 aumentos, se observan muchos arbusculos (a) e hifas intra- y extrarradiculares (hi, he).

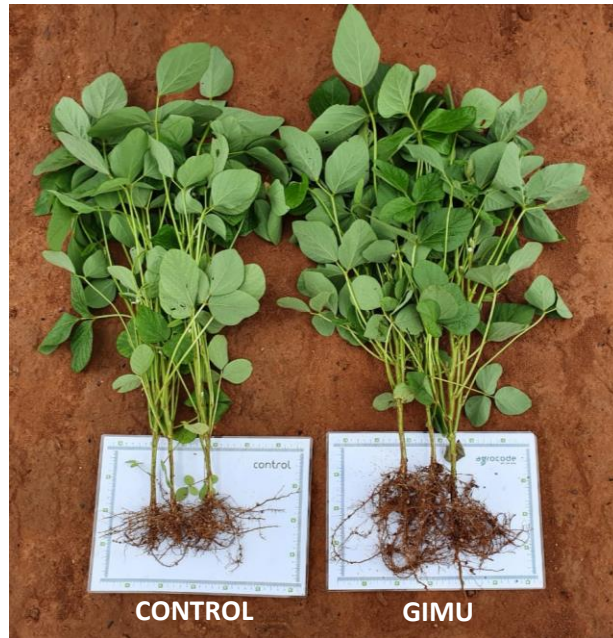
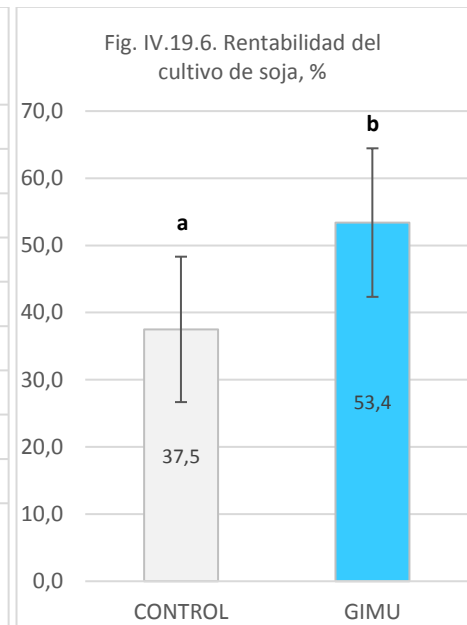
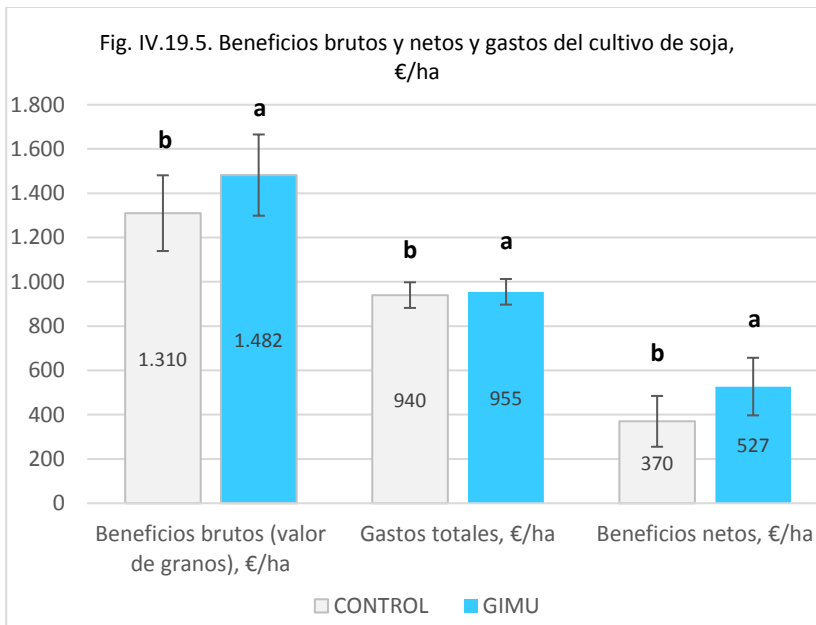


Fig. IV.19.4. Aspecto de soja, cultivar NS 7901 RR, Brasil, estado Mato Grosso (35 días después de siembra).



IV.III.III. GIRASOL

Ensayo 20. Efecto del GIMU en el cultivo de girasol (5 diferentes localizaciones y variedades, 2017-2018), producción convencional

Objetivo del ensayo

Evaluar la eficacia de GIMU sobre la micorrización, la productividad de pipas, rendimiento graso, la productividad de aceite, beneficios brutos y netos y la rentabilidad de girasoles basándose en datos de 5 diferentes pruebas en diferentes localizaciones y años (2017-2018).

Materiales y métodos

En este ensayo se realizaron varias pruebas en el cultivo de girasol de los campos agrícolas en dos diferentes lugares de España, también en Ucrania en los años 2017-2018. En cada prueba el tratamiento de CONTROL (un manejo habitual del cultivo de maíz en la zona) fue enfrentado a una variante con aplicación de GIMU (0,1L/ha, aplicado en semilla justo antes de siembra) (Tab. IV.20.1), en total fueron realizadas 5 pruebas consideradas cada una como una repetición. La densidad de siembra era 60.000 semillas/ha, los cultivos eran de secano o regadío deficitario, los suelos eran típicos de la zona. Las superficies de las unidades experimentales eran desde 1 hasta 5 ha.

Tab. IV.20.1. Datos sobre las condiciones de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba /Repetición	Lugar	Variedad de girasol	Año	Estado hídrico	Granulo-metría (arcilla/ limo/arena, %)	pH (extracto 1/2,5)	Conductividad eléctrica (extracto 1/5), $\mu\text{S}/\text{cm}$ a 20°C	Materia orgánica, %	Caliza activa, %CaCO ₃	*N total, mg/kg	P disponible**, mg/kg	K disponible**, mg/kg
1	España, Valladolid	Labud	2017	Riego deficitario (con pivot)	Franca (23/32/45)	8,51	134 (nivel bajo)	2,44 (alto)	6 (muy alto)	1463 (alto)	20,9 (alto)	296 (alto)
2	España, Valladolid	Labud	2017	Riego deficitario (por goteo)	Arcillo-arenosa (36/18/46)	7,75	191 (nivel bajo)	2,32 (alto)	5 (alto)	1314 (normal)	33,7 (alto)	592 (muy alto)
3	España, Palencia	Gibraltar	2017	Riego deficitario	Arcillosa (42/19/39)	8,36	173 (nivel bajo)	2,57 (alto)	5 (alto)	1714 (alto)	13,5 (bajo)	527 (muy alto)
4	España, Burgos	Gibraltar	2017	Secano	Franco-arcillo-arenosa (29/25/46)	8,14	137 (nivel bajo)	2,18 (alto)	3 (normal)	1294 (normal)	26,1 (alto)	495 (muy alto)
5	Ucrania, Sofiivskyy rayon	P64 HH106	2018	Secano	Arcillosa (48/19/33)	8,06	171 (nivel bajo)	3,78 (muy alto)	4 (alto)	1642 (alto)	33,8 (alto)	503 (muy alto)

*La clasificación de niveles de N en el suelo realizada según Villar & Villar (2016). **Las clasificaciones de niveles de P, K en el suelo realizadas según García-Serrano Jiménez et al. (2009).

En cada prueba se evaluaron los siguientes parámetros: Grado de micorrización, %; Rendimiento graso, %; Productividad de pipas, kg/ha; Productividad de aceite, kg/ha; Valor de pipas, €/ha; Gastos de producción, €/ha; Beneficios netos, €/ha; Rentabilidad, %.

Los resultados de las pruebas (Tab. IV.20.2) han sido tratados estadísticamente obteniendo la media entre 4 pruebas y realizando el análisis estadístico de los resultados según la metodología descrita en el capítulo "III. Materiales y métodos generales".

Tab. IV.20.2. Resultados de pruebas/repeticiones del ensayo

Prueba /Repetición	Variante	Micorrización, %	Rendimiento graso, %	Productividad de pipas, kg/ha	Productividad de aceite, kg/ha	Valor de pipas, €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
1	CONTROL	0,38	36,15	1.762	637	493	500	113	29,83
1	GIMU	5,77	35,69	2.038	727	571	590	181	46,32
2	CONTROL	0	35,79	1.382	495	387	380	7	1,83
2	GIMU	1,54	35,89	1.457	523	408	390	18	4,61
3	CONTROL	1,15	45,08	3.064	1.381	996	600	396	65,97
3	GIMU	9,85	46,41	3.115	1.446	1.012	610	402	65,96
4	CONTROL	4,17	45,24	1.168	528	380	330	50	15,03
4	GIMU	11,67	45,63	1.352	617	439	340	99	29,24
5	CONTROL	6,32	46,78	3.194	1.494	894	600	294	49,05
5	GIMU	8,51	47,52	3.407	1.619	954	610	344	56,39

Resultados del ensayo 20 en girasol

La aplicación de GIMU en el cultivo de girasol tuvo efectos positivos en la mayoría de los parámetros estudiados. La aplicación de GIMU permitió aumentar significativamente el **grado de micorrización de raíces** en 211% (Fig. IV.20.1, Tab. IV.20.3). Los ejemplos de la apariencia de estructuras micorrícicas arbusculares dentro de las raíces de girasol pueden ser observadas en la figura IV.20.3.

El rendimiento graso tuvo niveles similares entre las variantes (Fig. IV.20.2). La **productividad de pipas de girasol** aumentó en la variante con GIMU en 160 kg/ha (Fig. IV.20.4) superando a CONTROL en 7,6% (Tab. IV.20.3). La **productividad de aceite de girasol** aumentó en la variante con GIMU en 79,3 kg/ha (Fig. IV.20.5) superando a CONTROL en 8,7% (Tab. IV.20.3).

El **valor de la cosecha** de girasoles aumentó en la variante con GIMU en 47 €/ha (Fig. IV.20.7) superando a CONTROL en 7,4% (Tab. IV.20.3). Los **gastos de producción del cultivo** fueron mayores en la variante con GIMU (Fig. IV.20.7) superando a CONTROL en 10 €/ha o en 2,2% (Tab. IV.20.3). Los **beneficios netos** aumentaron 37 €/ha en la variante con GIMU (Fig. IV.20.7) superando a CONTROL en 21% (Tab. IV.20.3). No hubo diferencia significativa en la **rentabilidad del cultivo de girasol** (Fig. IV.20.8), aunque la media de GIMU superando a CONTROL en 25% (Tab. IV.20.3).

Tab. IV.20.3. Resumen de los resultados del ensayo

Variante	Micorrización, %	Rendimiento graso, %	Productividad de pipas, kg/ha	Productividad de aceite, kg/ha	Valor de pipas (beneficios brutos), €/ha	Gastos de producción, €/ha	Beneficios netos, €/ha	Rentabilidad, %
CONTROL	2,4	41,8	2114	907,1	630	458	172	32,3
GIMU	7,5	42,2	2274	986,4	677	468	209	40,5
Diferencia absoluta G-C	5,1	0,4	160	79,3	47	10	37	8,2
Diferencia relativa G/C, %	210,65	1,00	7,56	8,74	7,44	2,18	21,43	25,23
Fisher LSD, $\alpha=0,05$								
CONTROL	b	a	b	b	b	b	b	a
GIMU	a	a	a	a	a	a	a	a
Error estándar de media								
CONTROL Std Error Mean	1,2227	2,4024	425,65	218,58	131,14	58,686	74,381	11,504
GIMU Std Error Mean	1,7669	2,6456	422,15	226,93	128,3	58,686	72,401	10,838
Valor P	0,0231	0,235	0,0196	0,0077	0,0179	<0,00005	0,038	0,0622

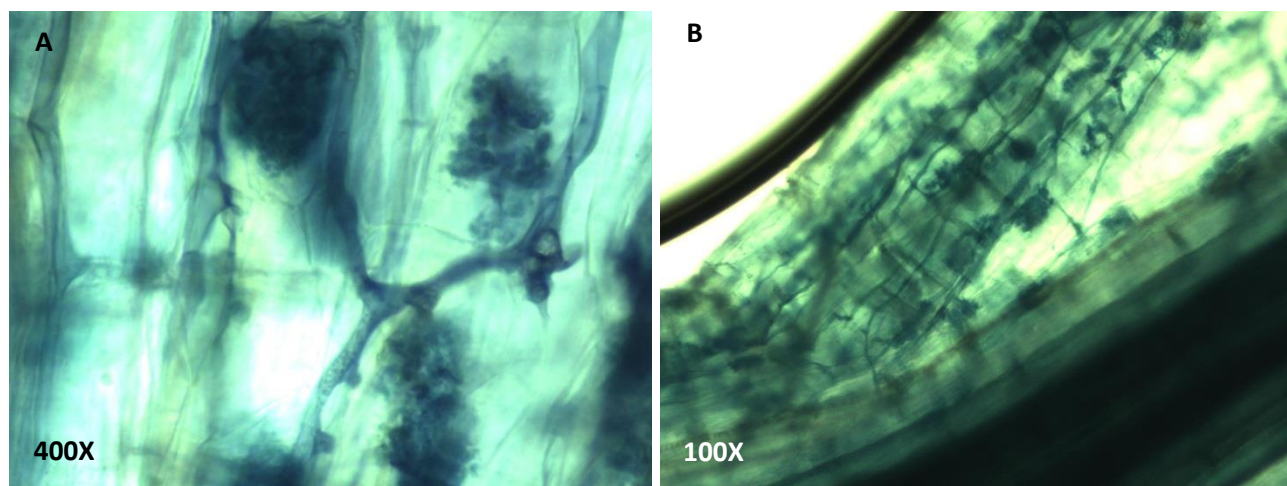
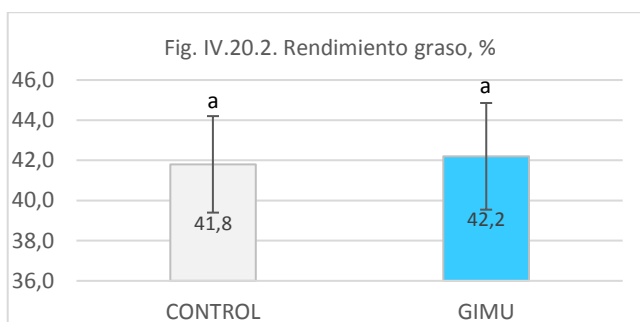
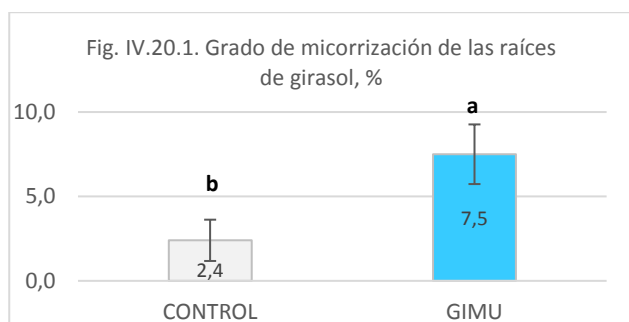


Fig. IV.20.3. Aspecto de raíces micorrizadas del girasol de la variedad Labud (A) y de la variedad Gibraltar (B) tratado con GIMU, donde podemos observar hifas y arbusculos.

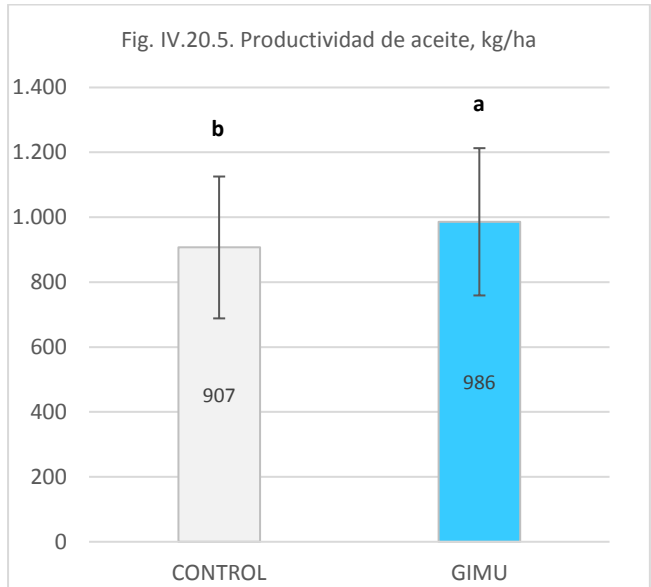
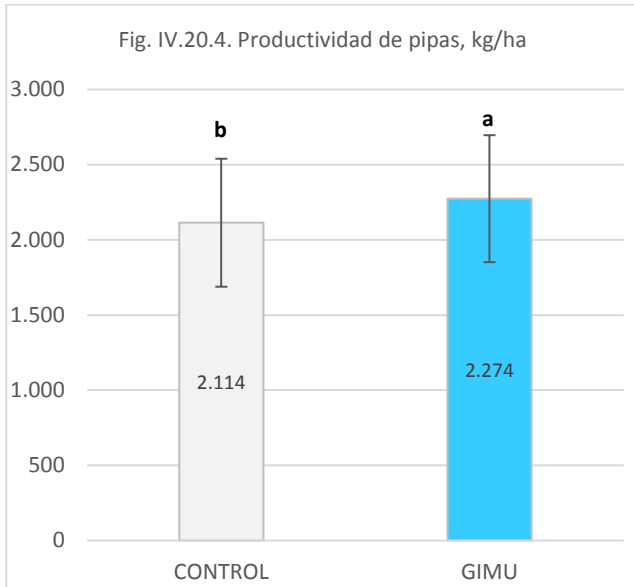
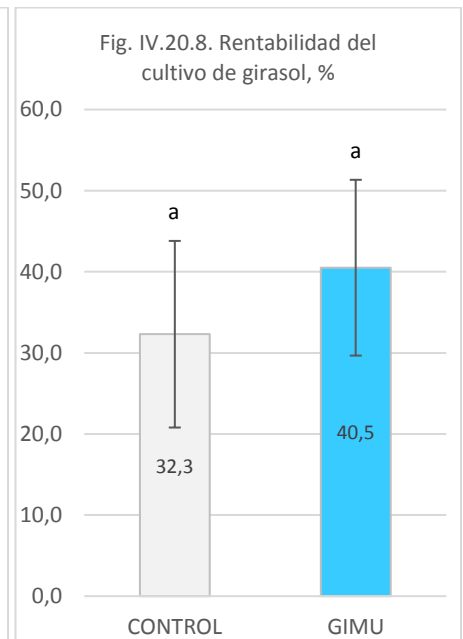
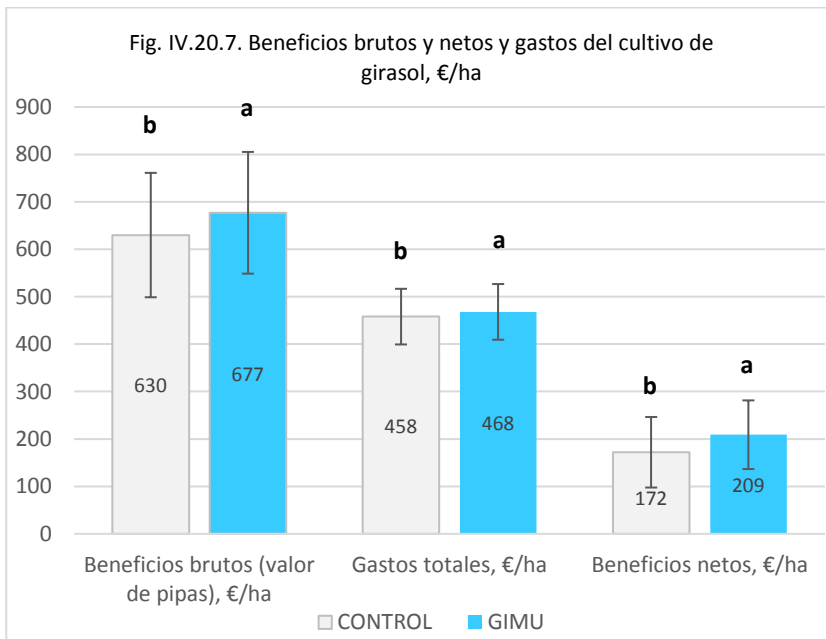


Fig. IV.20.6. Aspecto de girasoles en secano de variedad Gibraltar cultivados en la provincia de Burgos, España (27 de julio de 2017).



V. DISCUSIÓN

V.I. Efecto del gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) sobre la productividad y el vigor de los cultivos en condiciones agronómicas

La MA ha sido considerada una de las soluciones más prometedoras contra el uso (y abuso) creciente de fertilizantes químicos, fitoquímicos y pesticidas en la producción vegetal (Gianinazzi & Schuepp 1994; Gianinazzi et al. 2010; Martín et al. 2018). La capacidad de los HMAs para mejorar en gran medida tanto la absorción de nutrientes (especialmente fósforo) como la absorción, el transporte y la liberación de agua a la raíz huésped a través de las hifas extrarradicales (Smith & Smith 2012), y el importante papel de los HMAs para aliviar el estrés biótico y abiótico en plantas (Plouznikoff et al. 2016; Smith et al. 2010) han sido ampliamente reportados, haciendo de este grupo de hongos simbióticos un objetivo para la investigación y la tecnología. Sin embargo, después de más de cinco décadas, la inoculación MA aún no es una técnica utilizada como regla general por todos los cultivadores de plantas. La razón principal de esto ha sido la ausencia, durante muchos años, de inoculantes de HMAs de alta calidad que sean fáciles de combinar con prácticas agrícolas generales que brinden resultados positivos consistentes en la producción y calidad de los cultivos (Martín et al. 2018). El hecho de que los inoculantes MAs convencionales fueran (y ahora todavía lo son) emitidos a partir de cultivos abiertos que no permiten un control de calidad y número de propágulos y con contaminación casi segura con microorganismos no deseados, ha resultado en resultados confusos, incluso contradictorios, causando desconfianza entre usuarios potenciales (Bago & Cano 2006). Además, debido a que los diferentes aislados de HMAs se comportan de manera diferente dependiendo de las condiciones ambientales y del suelo, así como de la planta hospedadora e incluso del origen del inóculo, todo esto no contribuye a superar tal desconfianza. La falta de conocimiento de la genética básica de los HMAs y del funcionamiento simbiótico probablemente se encuentre en la base de estas incertidumbres.

Bago y Cano (2006) desarrollaron un protocolo para la producción en masa de los propágulos ultrapuros de HMAs *in vitro* en un sustrato de tipo gel semisólido que resultó en un gel inoculante micorrícico ultrapuro (GIMU) miscible en agua, fácil de usar y confiable. Este inoculante se puede formular con ecotipos de HMAs clonales y bien caracterizados que se seleccionaron previamente de acuerdo con sus capacidades para (entre otras) mejorar la producción de cultivos, resistencia a la sequía, resistencia a la contaminación por metales pesados, resiliencia a patógenos etc., mientras se economizan valiosos recursos de agua y nutrientes. El uso de dicho GIMU ha cambiado la visión que muchos productores tenían sobre la MA, porque ahora son más proclives a su uso extensivo en todos los cultivos agrícolas susceptibles. Los resultados en los que se basan estas afirmaciones han sido descritos en el capítulo IV. ENSAYOS de esta Tesis Doctoral, y están resumidos en la Tab. V.1. En ella se describen los principales resultados en cuanto a productividad, beneficios económicos, aumento de la rentabilidad de los cultivos, así como la mejora del vigor, calidad y grado de micorrización de las plantas en los diez cultivos estudiado (olivos, pistacheros, almendros, cerezos, tomates, pimientos, pepinos, maíz, soja, girasol).

V.I.I. Cultivos leñosos (olivo, pistachero, almendro, cerezo) [ensayos 1 a 12]

Las plantas de los cultivos leñosos experimentan una serie de efectos positivos después de la aplicación de los inóculos de HMAs, como así lo han demostrado diferentes estudios: olivo (Chliyah et al. 2015; Palla et al. 2020; Poveda & Baptista 2021), pistachero (Ferguson et al. 1998; Paymaneh et al. 2019; Abbaspour et al. 2021), almendro (Calvet et al. 2001, 2004; Vasilikiotis et al. 2020) y cerezo (Pons et al 1983; Fortuna et al. 1992, 1996; Aka-Kaçar et al. 2010; Yılmaz et al. 2010, 2020; Głuszek et al. 2021).

OLIVO

Discusión del ensayo 1. Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Pajarero, producción convencional

La aplicación del GIMU en el proceso de clonación de olivos de var. Pajarero permite **augmentar la cantidad de estaquillas enraizadas** (Tab. IV.1.2; Fig. IV.1.3; Fig. IV.1.4). A pesar de que si se aplica solo es menos eficaz que un enraizante comercial, **su adición al enraizante comercial ha permitido aumentar su eficacia**. Este dato sugiere que el GIMU puede tener algunas sustancias con acciones similares a la del enraizante, o bien de efecto sinérgico.

La **reducción de estaquillas muertas en el tratamiento con el GIMU** frente a varios tratamientos con enraizante (Tab. IV.1.2; Fig. IV.1.3) sugiere que el GIMU podría tener un efecto antiestrés sobre las estaquillas de olivo var. Pajarero.

La **cantidad de raíces** (Fig. IV.1.5, Tabla IV.1.2) y la **longitud de raíces** (Fig. IV.1.6) en los tratamientos con el GIMU fue superior frente a CONTROL, acercándose a los valores de tratamientos con enraizante solo. La adición del GIMU a un enraizante con baja concentración ha permitido tener raíces tan largas como en los tratamientos con mayor concentración de enraizante.

Estos datos demuestran que el GIMU tiene potencial para aumentar la producción de raíces en las estaquillas de olivo y mejorar su enraizamiento su vigor, reduciendo el estrés.

Tab. V.1. Descripción resumida la efectividad e GIMU en los 20 ensayos de esta Tesis Doctoral. Las celdas de color amarillo representan la producción agrícola convencional; las de color azul, producción integrada; las de color verde, producción ecológica.

№	Cultivo	Variedad	Tipo de cultivo	Año de inicio	Duración del ensayo	Tratamientos	Aumento de productividad con el GIMU vs CONTROL		Aumento de beneficios netos con el GIMU vs CONTROL		Aumento de rentabilidad con GIMU, %	Otras mejoras con el GIMU
							kg/Ha u otro	%	€/Ha u otro	%		
1	Olivo	Pajarero	Clonación con estaquillas (convencional)	2010	133 días	10	217% (var. 6 vs C0 var. 1) 22% (var. 10 vs CP var.4)	-	No calculado -	Sin calcular	Aumento de la proporción de estaquillas enraizadas, reducción de muertas, aumento de cantidad y longitud de raíces	
2	Olivo	Arbequina	Clonación con estaquillas (convencional)	2016	89 días	6	4.024 estaquillas vs C0; 2.372 estaquillas vs CP	12,6 5,8	604 €/L del GIMU vs C0*; 356 €/L del GIMU (+AIB) vs CP (+AIB)	12,6 5,8	Sin calcular Sin calcular	Aumento de la proporción de estaquillas enraizadas, reducción de muertas, aumento de cantidad y longitud de raíces, cantidad de brotes en estaquillas enraizadas
3	Olivo	Pajarero	Endurecimiento de estaquillas (convenc.)	2011	112 días	6	1.667 plántones/L (var. 4 vs var. 3)	10,1	1.667 €/L del GIMU (var. 4 vs var. 3)	10,1	Sin calcular	Mayor supervivencia de plántones, mayor altura, cantidad de hojas en plánton, mayor micorrización
4	Olivo	Picual	Ecológico superintensivo	2008	6 años	2	2.446 kg/Ha en 6 años	11,7	602 €/hca en 6 años	47,6	37,5	Mayor rendimiento graso, altura, volumen de copa y diámetro de tronco
5	Olivo	Picual	Integrado intensivo	2015	4 años	2	618 kg/Ha (solo año 4)	37,7	414 €/Ha (solo año 4)	45,3	Sin calcular	Mayor resistencia a heladas (2016), micorrización (2018), diámetro de tronco, volumen de copa, cantidad y longitud de ramos, rendimiento graso,
6	Olivo	Arbequina	Convencional superintensivo	2016	154 días	2	685 kg/Ha	9,3	387 €/Ha	23,4	12,5	Mayor micorrización, altura de copa, calibre y rendimiento graso de aceitunas
7	Pistachero	Kerman, patrón comicabra	Vivero convencional	2015	2 años	6	3.933 plant/Ha	28,5	44.487 €/Ha	59,0	45,6	Mayor altura, diámetro de tallo en invernadero y en campo, mayor éxito de injerto
8	Pistachero	Kerman, patrón UCBl	Vivero convencional	2015	1 año	4	1450 plan./Ha	5,9	16.320 €/Ha	7,9	6,6	Mayor altura, diámetro de tallo, éxito de injerto,
9	Almendro	Lauranne	Integrado, edad 6 y 7 años	2016	2 años	4	213 kg/ha y 368 kg/Ha	12,2 y 13,0	918 €/Ha y 1.487 €/Ha	17,9 y 16,5	12,9 y 11,5	Mayor micorrización, calibre de granos, cantidad de huesos y granos
10	Almendro	Constantí, Marinada	Ecológico, edad de 0 a 4 años	2015	4 años	4	40 y 156 kg/Ha (2017 y 2018); 20 y 211 kg/ha (2017 y 2018)	155 y 38; 48 y 63	949 y 1.179 €/Ha (en primeros 4 años)	No calculado	Sin calcular	Mayor diámetro de tronco, altura de árboles, longitud de ramos, volumen de copa, grado de micorrización, cantidad de flores y proporción de frutos cuajados, menor proporción de granos dobles y malos
11	Cerezo	Lapins	Integrado, edad 11 años	2018	98 días	2	1526 kg/Ha	18,8	2.548 €/Ha	87,0	75,4	Mayor proporción de calibre grande, mayor calibre y peso medio de una cereza,
12	Cerezo	Varias (3)	Integrado, edades 4-11 años	2015 - 2018	Una temporada	2	1569 kg/Ha	13,0	2.131 €/Ha	19,2	13,0	Mayor calibre medio, grados Brix
13	Tomate	Caniles	Integrado, invernadero	2014	256 días	2	22.668 kg/Ha	23,0	12.797 €/Ha	96,4	92,5	Mayor proporción de frutos de mayor calibre, más flores, ramilletes
14	Pimiento	Tipo californiana Melchor	Integrado, invernadero	2014	275 días	3	12.098 kg/Ha; 8.270 kg/Ha	13,7; 9,0	11.561 €/Ha C0; 9.886 €/Ha CP	36,8; 30,0	33,1; 27,2	Mayor proporción de frutos comerciales, menor proporción de destriós, menor cantidad de flores y frutos abortados, mayor diámetro de tallo
15	Pimiento	Tipo lamuyo Buque	Integrado, invernadero	2014	266 días	3	12.423 kg/Ha; 10.151 kg/Ha	18,6; 14,7	15.211 €/Ha C0; 12.349 €/Ha CP	36,1; 27,5	32,9; 25,1	Mayor proporción de frutos comerciales, menor proporción de destriós, mayor diámetro de tallo y altura
16	Pepino	Holandés, 091	Ecológico, invernadero	2018	145 días	2	9.103 kg/Ha	9,2	6.900 €/Ha	36,1	35,2	Mayor longitud de tallo y cantidad de hojas, menor proporción de frutos abortados
17	Tomate; pimiento; pepino	Guanche; Snacking; Mítre	Integrado, invernadero	2017	89 días	2	95 g/planta; 80 g/planta; 598 g/planta	181; 163; 145	-	No calculado	Sin calcular	Mayor vigor, productividad y resistencia a las condiciones de estrés térmico (temperaturas altas)
18	Maíz	Varias (5)	Convencional	2016 - 2019	140-210 días	2	628 kg/Ha	5,9	79 €/Ha	19,0	22,0	-
19	Soja	Varias (3)	Convencional	2015 - 2018	101-168 días	2	507 kg/Ha	13,1	157 €/Ha	42,3	42,5	-
20	Girasol	Varias (3)	Convencional	2017 - 2018	Una temporada	2	160 kg/Ha	7,6	37 €/Ha	21,4	25,2	Mayor productividad de aceite

* C0 – CONTROL cero (manejo típico del cultivo o solo agua); CP – CONTROL positivo (ensayo 2: aplicación de enraizante comercial; ensayos 14, 15: aplicación de abonado en primeras dos semanas desde el inicio de ensayo).

Discusión del ensayo 2. Efecto del GIMU en el enraizamiento de estaquillas de olivo de la var. Arbequina en las mesas de nebulización, producción convencional

Las aplicaciones del GIMU en las estaquillas de olivo de variedad Arbequina provoca los **niveles de enraizamiento mayores** que en el CONTROL, pero menores que en el enraizante sintético de AIB sólo (Tab. IV.2.2, Fig. IV.2.2; Fig. IV.2.4). También el **GIMU reduce la cantidad de estaquillas muertas** (Fig. IV.2.6). La adición del GIMU al tratamiento con AIB permite **aumentar la cantidad de estaquillas enraizadas** frente a AIB sólo y **reducir la cantidad de estaquillas muertas y estaquillas vivas sin enraizar** (Fig. IV.2.4; Fig. IV.2.5; Fig. IV.2.6; Fig. IV.2.7). Estos datos sugieren que el GIMU posee unas **propiedades bioestimulantes y de equilibrio fisiológico** para las estaquillas del olivo, lo que repercute en la productividad del vivero y aumenta sus beneficios económicos (Fig. IV.2.7; Fig. IV.2.8).

Además, **la aplicación del GIMU junto con AIB permite obtener plantas más vigorosas** comparadas con los tratamientos CONTROL y AIB sólo, tal y como lo demuestran las figuras IV.2.10, IV.2.11, IV.2.12. La adición del GIMU al tratamiento con AIB provoca un fuerte aumento de la cantidad de brotes frente a AIB sólo y todavía mayor aumento frente al CONTROL (Fig. IV.2.10).

La adición del GIMU al tratamiento con AIB provoca un **fuerte aumento de las plantas enraizadas con brotes** frente a CONTROL. Esto demuestra la **capacidad del GIMU de potenciar el efecto del AIB comercial** para producir mayor cantidad de brotes, aumentando así el vigor de las plantas (Fig. IV.2.11).

La adición del GIMU al tratamiento con AIB provoca un **aumento de la cantidad de raíces en las plántulas con brotes** frente a CONTROL y otros tratamientos, haciendo las plantas más vigorosas (Fig. IV.2.12).

Los resultados de este ensayo demuestran que el GIMU tiene poder para aumentar la producción de raíces en las estaquillas de olivo, mejorar su enraizamiento y su vigor, reduciendo el estrés de las plántulas y aumentando la productividad en un proceso de clonación de olivos, aumentando así los beneficios del vivero. La mejor opción para enraizar las estaquillas de olivo de la variedad Arbequina en una mesa de nebulización es aplicar AIB junto con el GIMU diluido en una proporción con agua de 2:1.

Discusión del ensayo 3. Comportamiento de estaquillas enraizadas y plantadas en varias mezclas de sustratos, tratadas con el GIMU para producir plantones de olivo de var. Pajarero, producción convencional

Los resultados de este ensayo demuestran que la mezcla de compost con perlita no es adecuada para el desarrollo de los plantones de olivos – está muy por debajo del sustrato profesional en la eficacia de producción de brotes y en crecimiento vegetativo de los brotes producidos (Tab. IV.3.2, Tab. IV.3.3, Tab. IV.3.4, Tab. IV.3.5, Tab. IV.3.6, Tab. IV.3.7). Habría que buscar otras formas de uso de compost para mejor desarrollo de los plantones de olivo.

La adición del GIMU hace a los **plantones de olivo más vigorosos, con mayor supervivencia** (Fig. IV.3.2; Fig. IV.3.3; Fig. IV.3.6; Fig. IV.3.7) y con **mayor crecimiento vegetativo** (altura, cantidad de hojas) (Tab. IV.3.6; Fig. IV.3.9; Fig. IV.3.10; Tab. IV.3.7; Fig. IV.3.11; Fig. IV.3.12; Fig. IV.3.13). El tratamiento GIMU obtuvo además la **mayor cantidad de plantones con brotes**, haciendo su aplicación más rentable para el vivero (Tab. IV.3.5; Fig. IV.3.8). En cualquier caso, y atendiendo a los datos estadísticos, se necesitarían más ensayos de este tipo y en condiciones más apropiadas.

Para el desarrollo de los brotes es muy importante el vigor inicial de las plántulas (estaquillas enraizadas) que salen de las mesas de nebulización. Las plántulas con mayor vigor inicial (mayor cantidad y longitud de raíces) producen mayor cantidad de brotes más vigorosos que las con menor vigor inicial. Esto enlaza con los ensayos 1 y 2 donde se demostró que la aplicación del GIMU puede inducir un mayor vigor de las estaquillas enraizadas.

Por lo tanto, podemos concluir que el GIMU actúa tanto en la fase de clonación (enraizamiento) de olivos como en la fase de endurecimiento y producción de plantones de olivo para su trasplante posterior al campo.

Discusión del ensayo 4. Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo y producción de olivos de variedad Picual durante el periodo entre 2008 y 2013, producción ecológica

Los resultados de este ensayo demuestran que el GIMU aplicado en árboles de olivo desde su plantación y hasta 6 años de cultivo **puede aumentar los parámetros de crecimiento vegetativo: altura** (Fig. IV.4.1), **diámetro de tronco** (Fig. IV.4.3) y **volumen de copa** (Fig. IV.4.4). También en algunos años mejoró los parámetros de componentes de productividad: **cantidad de aceitunas por árbol** (Fig. IV.4.5), **peso medio de la aceituna** (Fig. IV.4.6). Gracias a estas mejoras **la productividad de aceitunas aumentó en 11,7% durante 4 años de recolección** (Fig. IV.4.7). También la aplicación del **GIMU aumentó la productividad de aceite virgen extra** derivado de la aceituna recolectada (Fig. IV.4.9) y el **valor de aceite virgen extra** (Fig. IV.4.10).

Aunque los **gastos en la aplicación del GIMU se incrementaron en 595 €/Ha (7,3%)** a lo largo de los 6 años de cultivo (Fig. IV.4.11, Fig. IV.4.13), las repercusiones muy positivas en los beneficios netos del cultivo de olivo var. Picual (Fig. IV.4.12, Fig. IV.4.13) justifican de sobra la inversión inicial, especialmente en segunda y cuarta recolección (años 2011 y 2013) y en los beneficios netos totales de 6 años de cultivo. **Los beneficios adicionales debidos a la aplicación del GIMU fueron de 1197 €/Ha** (Fig. IV.4.13) lo que detrayendo los gastos adicionales en GIMU (595 €/ha) reportan **beneficios netos de 602 €/Ha con respecto al tratamiento CONTROL** (Fig. IV.4.12), es decir 47,6% más sobre el control. Estos beneficios netos repercuten a su vez en **la rentabilidad, aumentándola en más del 37%** (Fig. IV.4.14).

Por lo tanto, la aplicación del GIMU permite hacer el cultivo de olivo de variedad Picual más vigoroso, productivo y rentable durante los primeros 6 años de cultivo.

Discusión del ensayo 5. Influencia del GIMU en el crecimiento vegetativo, el estatus nutricional y la producción integrada de olivos de variedad Picual durante el periodo 2015 - 2018

En este ensayo el **tratamiento con el GIMU no influyó en la altura de los árboles** (Fig. IV.5.5). El **diámetro de tronco aumentó en la variante con el GIMU en 1^{er} año de crecimiento** (Tab. IV.5.4; Fig. IV.5.6) pero no hubo diferencia en los años posteriores.

El **volumen de copa aumentó 36% en primer año** debido a la aplicación del GIMU (Tab. IV.5.5; Fig. IV.5.7, Fig. IV.5.8, Fig. IV.5.9, Fig. IV.5.17). En el 2^o y 3^{er} años no hubo diferencias estadísticas. **En cuarto año el volumen de copa aumentó un 19% adicional.**

La aplicación del GIMU **aumentó la cantidad de ramas del árbol en 22,5%** (Fig. IV.5.13) y la **longitud total de ramas del árbol en un 26%** (Fig. IV.5.14, Fig. IV.5.8).

No se encontraron diferencias estadísticas con respecto al tratamiento CONTROL en la cantidad de aceitunas producidas por árbol en los años 2016 y 2017 (Fig. IV.5.15); sin embargo, **en el segundo y tercer año de cultivo el peso medio por aceituna fue mayor (7,8% y 8,3% respectivamente)** en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.5.16). En el cuarto año del cultivo no hubo diferencia entre las variantes.

La productividad de aceitunas fue mayor en el tratamiento con el GIMU en los tres años de recolección (Fig. IV.5.18, Fig. IV.5.8, Fig. IV.5.9, Fig. IV.5.17), superando al CONTROL en 43, 17 y 38% respectivamente para 2016, 2017 y 2018. **El rendimiento graso total, al igual que el rendimiento de aceite virgen extra fue mayor** en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.5.19, Fig. IV.5.20) en los tres años de la recolección.

No hubo diferencias **en la producción de aceite de oliva virgen extra** en la primera cosecha (Fig. IV.5.21) pero **en la segunda y la tercera cosechas con el GIMU fueron superiores en un 23,6% y 45,3%** respectivamente frente al CONTROL (Tab. IV.5.12), lo que permitió obtener **mayores beneficios económicos** (Fig. IV.5.22) superando al CONTROL en 52,2€/Ha (2017) y en 413,7€/Ha (2018). Estos beneficios **superan los gastos de la aplicación del GIMU durante 4 años en 340 €/Ha.**

Desde el punto de vista nutricional, en la primera recolección (2016) el tratamiento GIMU **aumentó el contenido de Ca, Mg y Fe en la materia seca de aceitunas** (Tab. IV.5.13). En la segunda recolección (2017), el tratamiento GIMU incrementó el **contenido de Ca, Fe y Zn en la materia seca de aceitunas** (Tab. IV.5.14).

Todos estos resultados nos indican que el GIMU puede aumentar el vigor del olivo, su productividad, los beneficios económicos obtenidos a la vez que mejora el contenido nutricional de las aceitunas/aceite obtenido, confirmando el potente poder bioestimulante del GIMU sobre las plantas de olivo var. Picual. Nuevos ensayos en años posteriores del cultivo serían útiles para determinar la rentabilidad de las aplicaciones del GIMU en un cultivo más avanzado de edad, cuando la productividad llegue al máximo de su potencial.

Discusión del ensayo 6. Influencia del GIMU en el estatus nutricional y la producción convencional de olivos de variedad Arbequina de 8 años (2016)

En este ensayo el tratamiento con el GIMU **influyó en la altura de las copas de los árboles** (Fig. IV.6.2). El diámetro medio de copa, el volumen de copa y el diámetro de tronco no tuvieron diferencias significativas.

La aplicación del GIMU **aumentó significativamente la cantidad de aceitunas por árbol** (Tab. IV.6.4, Fig. IV.6.5, Fig. IV.6.6) (+5,1%), **peso de una aceituna** (+4,1%), **productividad de aceitunas por árbol y por Ha** (+685 kg/Ha más ó +9,3%). GIMU **aumentó también el rendimiento general de aceite** (+5,3%) y el **rendimiento de aceite de oliva virgen extra** (+6,5%) dando como consecuencia un **aumento de productividad de aceite virgen extra de 159 kg/Ha** (+16,4%). El **valor de aceite virgen extra aumentó en 557€/Ha**, permitiendo así obtener **beneficios netos extra de 387 €/Ha** (+23,4%) y con ello obtener **mayor rentabilidad del cultivo de olivo** (+12,5%) comparado con el tratamiento CONTROL.

Desde el punto de vista nutricional, el tratamiento GIMU **aumentó el contenido de los siguientes nutrientes en la materia seca de aceitunas: fósforo (+20%), potasio (+16,8%), calcio (+27,1%), hierro (+93,8%), manganeso (+46,7%), cobre (+100%), zinc (+14%)** (Tab. IV.6.5).

Por lo tanto, podemos concluir que, al igual que ocurría con la var. de olivo Picual, la aplicación del GIMU posee un poder bioestimulante muy potente sobre las plantas de olivo var. Arbequina, que puede aumentar el vigor del olivo, su productividad y su contenido en P, K, Ca, Fe, Mn, Cu y Zn en las aceitunas.

Sobre los datos de micorrización en los ensayos en olivos

Un breve apunte para comentar que en los ensayos 4-6 (producción en campo de olivos) se observó un incremento en los porcentajes de micorrización (valores medios) de las plantas inoculadas con el GIMU con respecto al tratamiento CONTROL (Tab. IV.4.14; Tab. IV.5.2; Tab. IV.6.3), aunque sin diferencia estadísticamente significativas en muchos casos. Al realizarse los ensayos en suelo natural, que contiene propágulos de micorriza residentes habituales del suelo, es lógico esperar que los olivos CONTROL, aun no habiendo sido inoculados, resulten micorrizados. No obstante, el incremento obtenido en el porcentaje de micorrización para los tratamientos con el GIMU indica que su aplicación no conlleva la pérdida de ese potencial micorrízico natural, sino por el contrario que existe un efecto sinérgico que aumenta el potencial micorrízico de la planta mientras preserva la biodiversidad de la microbiota presente. Esto tiene importantes repercusiones en el equilibrio del suelo, ya que se enriquece en población micorrízica, preservando su biodiversidad, siendo éste un importante efecto adicional de la aplicación del GIMU en condiciones agronómicas.

DISCUSIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN OLIVO

Los resultados globales obtenidos indican que la aplicación del GIMU tiene influencia muy positiva tanto en la fase de clonación (enraizamiento) de olivos como en las fases de endurecimiento y producción de plantones, así como en el cultivo de olivos adultos ya directamente en campo.

En la fase de clonación el efecto del GIMU puede ser debido a las sustancias bioestimulantes que contiene el producto, generadas de manera natural durante su producción, y que son el reflejo del diálogo constante e íntimo entre los simbiontes micorrízicos que conlleva la aceptación del otro y la sinergia en la obtención de beneficios mutuos. En las fases de producción y cultivo, también puede influir la acción directa e indirecta del hongo micorrízico arbuscular aplicado como GIMU sobre las plantas.

El GIMU aumenta el crecimiento vegetativo del olivo, su resistencia a temperaturas bajas, concentración de nutrientes en aceitunas, productividad de aceitunas y aceite, beneficios de clonación, producción de plantones y cultivo de campo de olivo de diferentes variedades (Pajarero, Picual, Arbequina). Su aplicación es apta tanto para cultivo convencional integrado como para cultivo ecológico.

Por tanto, queda clara la conveniencia de aplicar el GIMU en todas las fases de producción y cultivo del olivar, en diferentes variedades comerciales. Futuros ensayos determinarán que se pueda ampliar aún más este abanico de beneficios, pero las perspectivas son muy prometedoras. Cabe recordar que los beneficios que aporta la micorrización no se restringen a los obtenidos por la planta, o en la cosecha, sino que promueven una mejora sustancial en la estructura del suelo, su microbiota asociada y su biodiversidad, por lo que la aplicación del GIMU resulta fundamental para la sostenibilidad del cultivo del olivar.

PISTACHERO

Discusión sobre el ensayo 7. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en plantones de pistachero en invernadero y en campo (patrón *Pistacia terebinthus*, injerto var. Kerman) 2015-2017, producción convencional

Primera etapa: en el invernadero

En el ensayo en invernadero se observó que la aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* provoca un incremento en la **altura de los plantones de cornicabra** (*Pistacia terebinthus*) (Fig. IV.7.6, Tab. IV.7.3) mostrando el efecto sinérgico de ambos productos sobre este variable. El GIMU aplicado sólo y *Azospirillum brasilense* aplicados solos también pueden aumentar la altura de las plantas, aunque en menor medida (22/4/2016). La ausencia de primer abonado en macetas no tuvo efectos significativos sobre la altura de las plantas.

En la variable **diámetro de tallo** en plantones de cornicabra, se observa que el GIMU aplicado sólo puede aumentar esta variable, mientras que la aplicación de sólo *A. brasilense* no provoca un aumento significativo. Sin embargo, la aplicación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico sobre el diámetro de tallo provocando los mejores resultados (Fig. IV.7.7).

Otro dato de interés es que en el tratamiento CONTROL sin primer abonado se observa una reducción en el diámetro de tallo en comparación con el CONTROL abonado (Fig. IV.7.7), pero el tratamiento GIMU sin primer abonado mantiene valores similares a del GIMU abonado, superando los dos CONTROLES. Es decir, la aplicación del GIMU puede sustituir el primer abonado y aun así aumentar el diámetro de tallo mostrando un claro efecto bioestimulante sobre el vigor de los plantones de cornicabra.

Segunda etapa: en campo abierto (vivero)

Los ensayos en campo los resultados demuestran que el GIMU y *A. brasilense* aplicados por separado pueden aumentar el **diámetro de patrón y de injerto** en plántones de pistachero, pero su aplicación conjunta tiene un valor sinérgico provocando los mayores valores (Fig. IV.7.8). La no aplicación de primer abonado en el invernadero no tuvo repercusiones en campo sobre el diámetro de tallo ni en la variante de CONTROL ni en la variante del GIMU sólo.

Los datos de **altura de injertos** indican que tanto GIMU como *Azospirillum brasilense* aplicados por separado pueden aumentar la altura de los injertos de pistachero (Fig. IV.7.9, IV.7.10), aunque GIMU es más efectivo en esta tarea que *A. brasilense*. Su acción conjunta (tratamiento 4. GIMU y *A. brasilense* abonado) promovió mayor altura de injertos, pero sin diferencia significativa del tratamiento con el GIMU solo (variante 2). La no aplicación de primer abonado en las macetas en invernadero estadísticamente no tuvo un efecto negativo sobre la altura de injertos ni en caso de la variante 5. CONTROL sin abono, ni en la variante 6. GIMU abonado.

En el campo los análisis del **grado de la micorrización** no dieron diferencias significativas para ninguno de los tratamientos en ambas fechas de mediciones, aunque las variantes con el GIMU tuvieron los mayores valores de esta variable (Fig. IV.7.11). Esta situación es podría ser resultado de la variabilidad de terreno y de la escasez de muestras (N=3).

En general, tomando en cuenta los datos de invernadero y de campo, observamos que las aplicaciones del GIMU aumentan el nivel de la micorrización de las raíces de los plántones de pistachero.

Los resultados de campo demuestran que la aplicación del GIMU y *A. brasilense* tanto por separado como en conjunto puede aumentar el **éxito de injerto** y por lo tanto la **productividad de plántones de pistachero**, siendo la aplicación del GIMU solo la mejor opción (Fig. IV.7.13, IV.7.14). El no aumento de la eficacia de producción de plántones de pistachero por la aplicación conjunta del GIMU y *A. brasilense* intuitivamente se presenta raro, ya que, como se ha visto en los ensayos con almendros (se discutirá mas adelante) y en los parámetros de vigor hemos podido observar este efecto sinérgico. Quizás la cantidad de plantas utilizadas en este ensayo, o la variabilidad de las condiciones del terreno no han sido apropiadas para observar dicho efecto sinérgico. Futuros ensayos son necesarios para aclarar estas dudas.

La aplicación del GIMU y *A. brasilense* tanto por separado como juntos puede aumentar los **beneficios brutos y netos** de la producción de los plántones de pistachero siendo la aplicación del GIMU solo la mejor opción (Fig. IV.7.15). La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tuvo un efecto significativo sobre beneficios netos ni en el tratamiento CONTROL ni en el tratamiento GIMU.

La aplicación del GIMU y *A. brasilense* tanto por separado como conjuntamente puede aumentar la **rentabilidad de la producción de los plántones de pistachero** (Fig. IV.7.16) siendo la aplicación del GIMU solo la mejor opción. La no aplicación de primer abonado en macetas de invernadero no tiene un efecto significativo sobre la rentabilidad, por lo que podría obviarse, aumentando así aún más los beneficios.

Discusión sobre el ensayo 8. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en plántones de pistachero recién injertados (patrón UCB1, injerto var. Kerman), producción convencional

En este ensayo se observaron varios efectos positivos como consecuencia de las aplicaciones del GIMU y/o *A. brasilense* descritos abajo. El mayor crecimiento en la **altura de patrones** fue en el tratamiento donde el GIMU y *A. brasilense* se aplican conjuntamente, seguido por el tratamiento con *A. brasilense* solo, el tratamiento con el GIMU solo, y la menor altura de patrones se obtuvo con el tratamiento CONTROL (Fig. IV.8.4). Vemos el efecto positivo sobre la altura de patrones del GIMU y *Azospirillum brasilense* aplicados por separado junto con efecto sinérgico de la aplicación conjunta de estos dos productos.

La mayor **altura de injerto a final del ensayo** se consiguió mediante la aplicación solo con el GIMU, seguida por la combinación del GIMU y *A. brasilense* y la aplicación de *A. brasilense* solo (Fig. IV.8.4, IV.8.6). En esta ocasión no se observa la sinergia entre estos dos productos sobre la altura de injertos.

El mayor **diámetro de patrones** fue en los tratamientos 4. GIMU + *A. brasilense*, 3. *Azospirillum brasilense* y 2. GIMU, y el menor diámetro el tratamiento CONTROL (Fig. IV.8.7). Vemos el efecto positivo sobre la altura de patrones del GIMU y/o *Azospirillum brasilense* aplicados por separado o juntos.

En el final de ensayo el mayor **diámetro de patrones** fue en la variante 2. GIMU seguida por las variantes 4. GIMU y *A. brasilense* y luego por la variante 3. *A. brasilense*. Se comprueba la influencia positiva del GIMU sobre el diámetro de patrones, y algo menor influencia de *A. brasilense*. No se observa sinergia entre estos dos productos sobre el diámetro de patrones a final de ensayo.

El mayor **diámetro de injerto a final del ensayo** se obtuvo para los tratamientos 2. GIMU y 4. GIMU y *A. brasilense* (Fig. IV.8.7). El menor diámetro de injertos hubo las variantes 1. CONTROL y 3. *A. brasilense*. Aquí vemos la influencia fuerte del GIMU sobre el diámetro de injertos, y la no influencia de *A. brasilense*, sin que se detecte sinergia entre estos dos productos para este parámetro.

La mayor **proporción de plántones con injerto exitoso** se obtuvo para el tratamiento 2. GIMU, seguida por el 3: *A. brasilense*. El tratamiento CONTROL obtuvo al final un 5,9% menos de plántones con injerto exitoso que el tratamiento 2. GIMU (Fig. IV.8.9). La mayor **cantidad por Ha de plántones con injerto exitoso** se obtuvo con el tratamiento 2. GIMU, seguida del tratamiento 3: *A. brasilense*, el tratamiento 4. GIMU + *A. brasilense*, y por último el tratamiento 1. CONTROL que obtuvo el 5,9% de plántones menos con injerto exitoso que el injerto con el GIMU.

Estos datos demuestran que GIMU y *A. brasilense* aplicados por separado pueden aumentar la proporción de plántones con injerto exitoso. Sin embargo, en este caso la interacción entre GIMU y *A. brasilense* no tuvo el efecto sinérgico esperado. Probablemente este resultado es debido al tamaño de la muestra (100 plantas por unidad experimental con 6 repeticiones). Futuros ensayos en parcelas de mayor tamaño son necesarios para aclarar este efecto.

En general, los mayores **beneficios brutos y netos** de la producción de plántones de pistachero se obtuvieron con el tratamiento 2. GIMU, seguida por la aplicación de *A. brasilense*, la combinación del GIMU + *A. brasilense*, terminando el CONTROL, que obtuvo entre un 5,9% y un 7,9% menos de beneficios brutos y netos en comparación con la aplicación del GIMU (Fig. IV.8.11). Finalmente, la mayor **rentabilidad de la producción de plántones** de pistachero se obtuvo con el tratamiento 2. GIMU. *A. brasilense* aplicado por separado tiene indicios de poder aumentar la rentabilidad, pero la interacción entre GIMU y *A. brasilense* no resultó rentable, debido en parte a que los beneficios obtenidos no superaron a los gastos necesarios.

DISCUSIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN PISTACHERO

Los datos obtenidos en los diversos ensayos con pistacheros nos permiten afirmar que la aplicación de *A. brasilense* y/o GIMU tiene efectos positivos sobre el vigor (altura, diámetro de tallos) de los plántones de pistachero (patrón cornicabra, injerto de variedad Kerman), siendo su aplicación conjunta la que da mejores resultados.

En la producción de los plántones de pistacheros, tanto la aplicación del GIMU como la aplicación de *A. brasilense* (por separado o juntos) tuvieron efecto positivo siendo el tratamiento con el GIMU solo el que ha dado los mejores resultados. Este patrón se ha repetido para las variables de beneficios brutos y netos y para la rentabilidad de la producción.

La no adición de primer abonado en general no tuvo un efecto negativo sobre el crecimiento y la productividad de los plántones de pistachero. La aplicación del GIMU sin primer abonado permitió superar incluso el control abonado y estar estadísticamente a nivel del GIMU abonado.

Basándose en los resultados de este ensayo, la opción del GIMU sólo (con primer abonado) debería ser la que se recomendase para aumentar la productividad, los beneficios y la rentabilidad del cultivo de plántones de pistachero. Futuros ensayos son necesarios para aclarar el grado de interacción entre GIMU y *A. brasilense* y para buscar las mejores combinaciones de las dosis y momentos de aplicación de estos productos en el cultivo de los plántones de pistachero.

En cuanto a los ensayos realizados con patrón de pistachero UCB1 e injerto de variedad Kerman, podemos afirmar que la aplicación de *A. brasilense* y GIMU por separado tienen efectos positivos sobre el vigor (altura, diámetro de tallos) de los plántones de pistachero (Fig. IV.8.4, IV.8.6, IV.8.7), mientras que la aplicación conjunta de estos dos productos tuvo efecto sinérgico solo sobre la altura de patrones (Fig. IV.8.7). La proporción de plántones con injerto exitoso y por lo tanto la productividad depende en mayor medida de la aplicación del GIMU solo y en menor medida del inoculante comercial a base de *A. brasilense* solo. La aplicación de los dos productos en la misma variante no influye en la productividad. Este dato intuitivamente es extraño y debe ser contrastado en ensayos futuros.

Los beneficios brutos y los beneficios netos siguen el mismo patrón que la proporción de plántones con injerto exitoso (Fig. IV.8.11). En las tres variantes distintas a la de CONTROL la aplicación del GIMU y/o *A. brasilense* causó el aumento de beneficios netos a pesar de aumento de gastos en estos productos.

Hay indicios de que cuanto antes se aplique el GIMU o *A. brasilense* mayores son los beneficios netos adicionales obtenidos. También hay indicios de que el patrón UCB1 produce mayor proporción de plántones de pistachero exitosos que el patrón cornicabra. Futuros ensayos son necesarios para buscar la frecuencia y las dosificaciones óptimas en las aplicaciones de los dos productos, aunque las indicadas en ensayo ya son altamente beneficiosas para el cultivo.

ALMENDRO

Discusión del ensayo 9. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en almendros de var. Lauranne de 6 y 7 años en regadío de producción convencional

En estos dos ensayos hemos visto que *A. brasilense* y el GIMU por separado son capaces de aumentar la **productividad de huesos secos** de almendro, pero que la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando la mayor productividad de huesos de todos los tratamientos ensayados (Fig. IV.9.5).

Además, *A. brasilense* y el GIMU por separado han demostrado ser capaces de aumentar la **productividad de granos de 1ª categoría** de almendro (Fig. IV.9.6), pero además la combinación de estos dos productos tiene un efecto sinérgico causando la mayor productividad de granos de todos los tratamientos ensayados.

Con respecto a la **cantidad de huesos por árbol** de almendro vemos que GIMU por separado es capaz de aumentarla, pero que la combinación de este producto con *A. brasilense* muestra de nuevo un efecto sinérgico, causando la mayor cantidad de huesos por árbol de todos los tratamientos (primer año de ensayo) y manteniendo ese valor a los niveles más altos en el segundo año (Fig. IV.9.7). De manera similar, en los dos años de ensayos se observa que GIMU por sí mismo es capaz de aumentar la **cantidad de granos de 1ª categoría por árbol** (en 2017) (Fig. IV.9.8), pero que la combinación de este producto con *A. brasilense* tiene un efecto sinérgico causando la mayor cantidad de granos de 1ª categoría por árbol de todos los tratamientos (en 2016 y 2017). Este ensayo demuestra además que la combinación del GIMU con *A. brasilense* puede provocar el aumento del **peso medio del grano de 1ª categoría en almendro** (Fig. IV.9.9). Este valor está relacionado tanto con vigor de cultivo como con la calidad de almendras.

Otros parámetros, como el **valor de granos de 1ª categoría, los beneficios netos del cultivo y la rentabilidad de cultivo de almendro** también se benefician del efecto sinérgico de la aplicación del GIMU y *A. brasilense*. Este ensayo nos da también indicios de que la adición de *A. brasilense* al suelo permite estimular un mayor desarrollo de micorrizas arbusculares dentro de las raíces (Fig. IV.9.11), tanto de las especies nativas preexistentes en el suelo como del *Rhizophagus irregularis* de contenido en el GIMU utilizado.

A pesar de que la aplicación del GIMU y/o *A. brasilense* conlleva gastos adicionales, los **beneficios brutos adicionales** (en comparación con CONTROL) fueron mucho mayores, variando de 925 hasta 2359€/Ha (Fig. IV.9.20). Esto permitió obtener altos **beneficios netos adicionales** (desde 795 hasta 2059€/Ha adicionalmente). Se puede por tanto afirmar que la aplicación de *Azospirillum brasilense* y GIMU tiene efectos positivos sobre la productividad, el vigor, la calidad de almendras y los beneficios económicos del cultivo integrado de almendro, var. Lauranne. Las aplicaciones conjuntas de los dos productos provocan los mayores beneficios, lo que recomendaría la estandarización de su aplicación en campo.

Discusión sobre resultados del ensayo 10. Aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* en almendros ecológicos de variedades Constantí y Marinada cultivados desde la plantación hasta la edad de 4 años (2015-2018)

Los resultados obtenidos en este ensayo muestran que la aplicación del GIMU y/o *A. brasilense* en almendros de las dos variedades estudiadas provocó el aumento del **diámetro de tronco** especialmente cuando ambos productos se combinan, lo que indica un efecto sinérgico. La aplicación del GIMU solo tiene un efecto estimulante sobre el diámetro de tronco de almendros ligeramente superior a la aplicación de *A. brasilense por separado*. El comportamiento de este parámetro no es estadísticamente regular durante el desarrollo de los árboles de almendro.

En las dos variedades (Constantí y Marinada) observamos que las aplicaciones del GIMU y/o *Azospirillum brasilense* son capaces de provocar **mayor crecimiento de los árboles en la altura**. Las aplicaciones conjuntas del GIMU y *Azospirillum brasilense* no eran estadísticamente diferentes de las aplicaciones separadas de los dos productos. El comportamiento de este parámetro no es estadísticamente regular durante el desarrollo de los árboles de almendro probablemente debido a las podas de invierno realizadas por el agricultor.

La **longitud total de ramos**, así como el **volumen total de copa** en ambas variedades de almendros fueron mayores en el tratamiento del GIMU + *A. brasilense*, mientras que en CONTROL fue la menor (Tab. IV.10.4, Fig. IV.10.11). Los tratamientos por separado tuvieron valores intermedios sin diferencia significativa con el mejor y peor tratamiento.

La **cantidad de flores por árbol** incrementa con la aplicación del GIMU y/o *A. brasilense* (Tab. IV.10.6, Fig. IV.10.17, IV.10.18, IV.10.17, IV.10.19), así como la **proporción de flores cuajadas y fructificadas**, lo que es síntoma de mayor vigor de las plantas. Por su parte, la **cantidad total de granos producidos por árbol** y la **cantidad de granos de 1ª categoría por árbol** tienen patrones de comportamiento similares, siendo el tratamiento conjunto el más efectivo y

rentable. Las aplicaciones de *Azospirillum brasilense* o del GIMU por separado también tienen efecto estimulante en la producción total de granos por un árbol, pero menores que su combinación.

Las aplicaciones de productos GIMU y/o *A. brasilense* provocaron **gastos adicionales** (desde 340 hasta 795 €/Ha en 4 años), pero también tuvieron mayores **beneficios brutos adicionales** en comparación con el tratamiento CONTROL, mucho mayores que los gastos variando de **1.094 hasta 2.092€/Ha** (Tab. IV.10.13, Fig. IV.10.42). Esto permitió obtener altos **beneficios netos adicionales (de 639 hasta 1.297€/Ha)**. En las dos variedades las tendencias fueron similares – los menores beneficios brutos y netos adicionales fueron en el tratamiento de *Azospirillum brasilense* por separado, seguido por GIMU por separado, y con mayores valores en el tratamiento GIMU + *A. brasilense*. La variedad Marinada es algo más rentable que la variedad Constantí en todos los tratamientos.

Estos datos demuestran que para mayores beneficios habría que aplicar los dos productos (GIMU y *A. brasilense*) en el cultivo de almendro ecológico. Las aplicaciones del GIMU solo o *A. brasilense* también son rentables.

DISCUSIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN ALMENDRO

En general, los datos obtenidos demuestran un gran poder bioestimulante de los productos GIMU y *A. brasilense* en el cultivo de almendro, tanto de producción integrada en plena producción (variedad Lauranne) como de producción ecológica desde inicio de cultivo hasta la edad de 4 años (variedades Constantí y Marinada).

El GIMU y *A. brasilense* aplicados por separado pueden aumentar vigor de las plantas, grado de micorrización de raíces, productividad y calidad de almendra y los beneficios económicos. Pero la combinación de las aplicaciones de estos dos productos son las que provocan los mejores valores para diferentes parámetros descritos. La cooperación de la micorriza arbuscular junto con las bacterias PGPR como *A. brasilense* dentro de unos formulados exclusivos que potencian su actuación hace que el cultivo de almendro suba considerablemente sus rendimientos a nivel productivo y vegetativo.

Por lo tanto, queda comprobada la alta eficacia del GIMU y *A. brasilense* en diferentes tipos y edades de producción de almendros tanto convencionales como ecológicos, aplicados por separado en conjunto. Su acción sinérgica es mayor que su acción por separado, por lo que las recomendaciones deberían ser de aplicar estos dos productos conjuntamente. Serían necesarios futuros ensayos para determinar la mejor dosificación de productos y periodo de aplicación.

CEREZO

Discusión sobre el ensayo 11. Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo var. Lapins, 2018, producción convencional

Los cerezos tratados con el GIMU han producido mayor **proporción por cantidad del mayor calibre (30 – Premium) de frutas** que los cerezos de CONTROL (Fig. IV.11.3, Tab. IV.11.2) superándolo en 68%. En otros calibres (28, 26 y 24) no hubo diferencia significativa entre las variantes) aunque se ve la tendencia en calibres menores (26 y 24) de producir menor proporción de cerezas en los tratamientos con el GIMU.

El **calibre medio de las cerezas** fue mayor en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.11.4, IV.11.6). Las frutas de cerezos tratados con el GIMU visiblemente tenían la coloración más oscura (Fig. IV.11.6) aunque las mediciones de color no fueron realizadas. El **peso de cerezas por árbol** en el tratamiento con el GIMU fue 19% mayor (+ 3,814 kg/árbol) que en CONTROL (Fig. IV.11.8, Tab. IV.11.2). No hubo diferencia significativa entre los tratamientos para la variable de la **concentración de sólidos solubles en jugo de frutas** (Fig. IV.11.5) aunque el tratamiento GIMU superaba a CONTROL en 0,5°Brix o en un 3%. No hubo diferencia significativa entre los tratamientos para la variable **cantidad de frutas por árbol** (Fig. IV.11.7, Tab. IV.11.2), aunque la variante del GIMU superaba a CONTROL en 183 cerezas/árbol o en un 9%.

El **peso medio por cereza** fue mayor en el tratamiento con el GIMU para calibres 30 y 24 (Fig. IV.11.10, Tab. IV.11.3) y también para la media de todos calibres. En los calibres 28 y 26 no hubo la diferencia significativa para peso medio de una cereza entre las variantes. En general vemos que GIMU es capaz de aumentar el peso medio de las frutas (parámetro de calidad) llegando a superar el CONTROL en 9% (+0,85 g para media de todos calibres). La **productividad de cerezas** fue mayor en el tratamiento con el GIMU para calibre 30 (Tab. IV.11.4, Fig. IV.11.11), no hubo diferencias significativas para calibres 28, 26 y 24. La productividad total de cerezas aumentó en 1.526 kg/ha en el tratamiento con el GIMU (+19%) frente al CONTROL (Tab. IV.11.4, Fig. IV.11.11). El aumento de la productividad total en la variante con el GIMU es debido en mayor parte al aumento de la productividad del mayor calibre (30 – Premium).

El **valor de cosecha** (las ventas de cerezas) fue mayor en el tratamiento con el GIMU para calibre 30 (Fig. IV.11.13, Tab. IV.11.4), no hubo diferencias significativas para calibres 28, 26 y 24. El valor total de cerezas aumentó en 2.918

€/Ha en la variante con el GIMU (+34%) frente a CONTROL (Fig. IV.11.13, Tab. IV.11.4). El aumento del valor total de cosecha en el tratamiento con el GIMU es debido en mayor parte al aumento del valor del mayor calibre (30 – Premium).

Los **beneficios netos** del cultivo de cerezas fueron mayores en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.11.14, Tab. IV.11.5) superando a CONTROL en 2.548 €/Ha (+87%). La **rentabilidad de cultivo** de cerezas fue mayor en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.11.15, Tab. IV.11.5), superando a CONTROL en un 75%.

Como conclusión podemos afirmar que la aplicación del GIMU **aumentó la calidad y la productividad de los cerezos, llegando con ello a mayores beneficios y mayor rentabilidad de cultivo.**

Por lo tanto, GIMU puede ser recomendado para el cultivo de cerezo de la variedad Lapins para mejorar la calidad de frutos, aumentar la productividad, los beneficios y la rentabilidad de cultivo haciéndolo más sostenible para el agricultor y para el medio ambiente.

Discusión sobre el ensayo 12. Efecto del GIMU en el cultivo de cerezo (4 diferentes localizaciones, 2015-2018), producción convencional

En este ensayo las cerezas de los árboles tratados con el GIMU desarrollaron mayor **calibre medio** en comparación con CONTROL (Fig. IV.12.2, IV.12.5) superándolo en 1,5 mm (+5%, Tab. IV.12.3). La **concentración de sólidos solubles (azúcares) en el jugo de las frutas** fue mayor en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.12.6) superando a CONTROL en 1,6°Brix o en un 10% (Tab. IV.12.3). La **productividad de cerezas** aumentó en el tratamiento con el GIMU en 1.569 kg/Ha (Fig. IV.12.7, IV.12.8) superando al CONTROL en un 13% (Tab. IV.12.3), mientras que el **valor de la cosecha** de cerezas aumentó en el tratamiento con el GIMU en 2.511 €/Ha (Fig. IV.12.9), superando a CONTROL en un 15% (Tab. IV.12.3).

Los **gastos anuales del cultivo** fueron mayores en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.12.10) superando a CONTROL en 380€/Ha o en un 6% (Tab. IV.12.3), pero los **beneficios netos** aumentaron en 2.131€/Ha en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.12.11) superando a CONTROL en un 19% (Tab. IV.12.3). La **rentabilidad de cultivo de cerezas** fue mayor en el tratamiento con el GIMU (Fig. IV.12.12), superando a CONTROL en un 13% (Tab. IV.12.3).

En este ensayo hemos visto que a pesar de no registrar estadísticamente un aumento de micorrización de las raíces de cerezo tratados con el GIMU hemos podido registrar varios efectos positivos de su aplicación: **el aumento de la calidad de los frutos (calibre y grados Brix), el aumento de la productividad.** Los gastos en el tratamiento GIMU aumentaron significativamente (+6%), pero muy por debajo del **aumento de las ventas (+15%)**, lo que permite obtener **beneficios netos del 19% en el tratamiento con el GIMU.** La **rentabilidad del cultivo crece en un 13%** gracias a las aplicaciones del GIMU.

Por lo tanto, GIMU puede ser recomendado para el cultivo de cerezo para mejorar la calidad de frutos, aumentar la productividad, los beneficios y la rentabilidad de cultivo haciéndolo más sostenible para el agricultor y para el medio ambiente.

DISCUSIÓN GENERAL DE LOS ENSAYOS EN CEREZO

En general, los datos de estos dos ensayos demuestran nuevamente el gran poder bioestimulante del GIMU para aumentar la calidad y la productividad de cerezas, lo que finalmente repercute positivamente en beneficios económicos y la rentabilidad del cultivo. Por tanto, el GIMU debería ser recomendado para el cultivo de cerezo en diferentes momentos de su desarrollo para mejorar el vigor de las plantas, la calidad de frutos, aumentar la productividad, los beneficios y la rentabilidad. Futuros ensayos podrían aclarar los momentos más idóneos de la aplicación del producto, sus dosis y formas de aplicación.

V.I.II. Cultivos hortícolas (tomate, pimiento, pepino) [ensayos 13, 14, 15, 16]

Las plantas de cultivos hortícolas pueden reaccionar positivamente a la aplicación de los inóculos de MAs, lo que confirman numerosos estudios, incluyendo los estudios con el tomate (Giovannetti et al. 2012; Ordookhani et al. 2013; Al-Karaki 2001, 2006; Song et al. 2010; Douds Jr et al. 2016; Volpe et al. 2018; Schubert et al. 2020; Fracasso et al. 2020; Zheng et al. 2020; Paskovic et al. 2021; Chouyia et al. 2022; Majkowska-Gadomska et al. 2022), el pimiento (Douds & Reider 2003; Rodríguez-del-Bosque 2003; Long et al. 2008; Douds Jr et al. 2012; Hernádi et al. 2012; Pereira et al. 2016; Sánchez-Roque et al. 2016; El-Sarkassy et al. 2017; Trimananda & Syafruddin 2018; Almaca et al. 2021) y con el pepino

(Akiyama & Hayashi 2002; Ortas 2010; Haghghi et al. 2015; Chen et al. 2017; Hashem et al. 2018; Ma et al. 2019; Ali et al. 2019, 2021; Aljawasim et al. 2020).

Los ensayos con el GIMU en los cultivos hortícolas realizados en el marco de esta Tesis Doctoral fueron en el tomate de producción integrada [13], en el pimiento de producción integrada [14 y 15] y en pepino ecológico [16]. También se realizó un ensayo con los tres cultivos (tomate, pimiento y cultivo) y GIMU en las condiciones de estrés térmico severo [ensayo 17], de cuál se realizará la discusión en un subcapítulo aparte (subcapítulo V.III).

TOMATE

Discusión del ensayo 13. Efecto del GIMU en el cultivo de tomates pera de variedad Caniles (2014-2015), producción integrada

En este ensayo hemos visto que el tratamiento con el GIMU no ha influido en la longitud de tallo de tomates pera (Fig. IV.13.4). No hubo diferencia significativa de la cantidad de ramilletes con frutos y flores por planta a los 90 días DDT (Fig. IV.13.5, Tab. IV.13.2, IV.13.3). Al final de ensayo en el tratamiento GIMU **la cantidad de ramilletes aumentó en 0,89 ramillete por planta o en 4,9%** frente a CONTROL.

A los 90 días DDT no hubo diferencia significativa de la cantidad de flores ni de los frutos recolectados (Fig. IV.13.7, Tab. IV.13.2). Sin embargo, **las plantas tratadas con el GIMU produjeron mayor cantidad de frutos cuajados (22,1% más que en CONTROL) y frutos en fase de engorde (12,1% más)**. Estos datos demuestran mayor vigor de las plantas tratadas con el GIMU a los 90 DDT.

La **cantidad de frutos en fase de engorde** al final del ensayo (Fig. IV.13.8, Tab. IV.13.3) ha sido menor en el tratamiento GIMU (30,4% menos que en CONTROL) lo que demuestra que el tratamiento con el GIMU permite engordar los frutos de tomate con mayor velocidad y agotar más rápidamente la cantidad de frutos a engordar después de hacer el recorte de la punta del tallo. **La cantidad de frutos comerciales recolectados a lo largo de la temporada aumentó en un 19,4%** frente al CONTROL (Fig. IV.13.8, IV.13.11) contribuyendo significativamente en la productividad. No hubo diferencias significativas en la cantidad de frutos de destrío recolectados de una planta (Fig. IV.13.8).

Tampoco hubo diferencias significativas de la cantidad de flores y frutos producidos por ramillete a 90 DDT (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.2). **La cantidad de frutos comerciables por un ramillete a 256 DDT subió en 13,8%** en el tratamiento GIMU (Fig. 9, Tab. 3) contribuyendo a la productividad comercial de tomates pera. No hubo diferencias significativas de la cantidad de frutos de destrío producidos por un ramillete a 256 DDT (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.3). **La cantidad de todos frutos por un ramillete a 256 DDT subió en 6,7%** en el tratamiento GIMU (Fig. IV.13.9, Tab. IV.13.3).

La cantidad de frutos recolectados por planta fue un 129,2% mayor para el calibre M en el tratamiento GIMU (Fig. IV.13.13, Tab. IV.13.4). Para calibres MM y MMM y frutos de destrío no hubo una diferencia estadísticamente significativa.

El peso de los frutos recolectados por planta en la variante con el GIMU fue un 139,1% mayor para el calibre M y un 12,8% mayor para el calibre MM (Fig. IV.13.14, Tab. IV.13.4). Para calibre MMM y frutos de destrío no hubo una diferencia estadísticamente significativa.

La proporción por peso de frutos de calibre M fue significativamente mayor para el tratamiento GIMU superando al CONTROL en un 102,7% (Fig. IV.13.19, Tab. IV.13.9). Para calibres MM, MMM y frutos de destrío no hubo diferencias significativas.

En el parámetro de peso medio de un fruto para calibres M, MM, MMM y frutos de destrío no hubo diferencias significativas, aunque en los calibres comerciales las medias son mayores en el tratamiento GIMU (Fig. IV.13.20, IV.13.11, IV.13.12, Tab. IV.13.9).

No han sido detectadas las micorrizas arbusculares ni en el tratamiento GIMU ni en el tratamiento CONTROL (Tab. IV.13.9).

La productividad de tomates comerciales (Fig. IV.13.21, Tab. IV.13.10) **fue mayor en el tratamiento GIMU en calibre M (+8.135 kg/Ha ó +139,1%) y en calibre MM (+8.135 kg/Ha ó +12,8%)**. En calibre MMM no hubo diferencia significativa, aunque la media del GIMU supera al CONTROL en 20,8%.

La productividad de total (Fig. IV.13.22, Tab. IV.13.10) **fue mayor en el tratamiento GIMU (+22.038 kg/Ha ó +21,1%)**. **La productividad de frutos comerciales gracias a la aplicación del GIMU aumentó en 22.668 kg/Ha o en un 23%**.

El valor de la cosecha de tomates comerciales (Fig. IV.13.23, Tab. IV.13.10) **fue mayor en el tratamiento GIMU en calibre M (+5.877 €/Ha ó +139,1%), en calibre MM (+4.991 €/Ha ó + 13,7%) y en calibre MMM (+2.749 €/Ha ó +22,3%)**.

El valor total de cosecha (Fig. IV.13.24, Tab. IV.13.10) **fue mayor en el tratamiento GIMU (+13.617 €/ha o +25,6%)**. Aunque los gastos de cultivo subieron en 820€/Ha en el tratamiento GIMU, **los beneficios netos aumentaron en 12.797 €/Ha ó en un 96,4%** frente a CONTROL. **La rentabilidad de cultivo de tomate de pera** (Fig. IV.13.25, Tab. IV.13.10) **subió en un 92,5%** gracias a la aplicación del GIMU.

Por lo tanto, GIMU puede aumentar algunos parámetros de vigor tomates pera var. Caniles, mejorar la calidad de frutos, aumentar la proporción de frutos de mayor calibre, aumentar la productividad, los beneficios brutos y netos y la rentabilidad del cultivo. Estos datos confirman que GIMU posee un poder bioestimulante muy potente sobre las plantas tomate pera var. Caniles.

PIMIENTO

Discusión del ensayo 14. Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento california var. Melchor, producción integrada

Los resultados del ensayo claramente indican que la aplicación del GIMU en el cultivo de pimiento tipo california var. Melchor tiene varios efectos positivos.

La aplicación del GIMU **aumenta la altura de plantas** en comparación con CONTROL y la mantiene similar en comparación con el tratamiento abonado (Fig. IV.14.6). GIMU provoca el **aumento del diámetro de tallo** (Fig. IV.14.7), el **aumento de la cantidad de flores** (Fig. IV.14.8), el **aumento de la cantidad de frutos cuajados** (Fig. IV.14.10), el **aumento de la cantidad de frutos en fase de engorde varios días después del estrés térmico** (Fig. IV.14.11), la **reducción de la cantidad de frutos con fisiopatías** (Fig. IV.14.13), el **aumento de la cantidad de frutos verdes recolectados (>50 mm, Fig. IV.14.15)**, el **aumento de la cantidad de frutos rojos recolectados** (Fig. IV.14.16), el **aumento de la cantidad total de frutos por planta** (Fig. IV.14.18, IV.14.20, IV.14.21), la **disminución de los frutos y flores abortados** (Fig. IV.14.19), la **reducción de proporción de los frutos y flores abortados** (Fig. IV.14.22), el **aumento en la proporción de frutos comerciales** (Fig. IV.14.23, IV.14.24, IV.14.25, IV.14.28) y la **reducción en la proporción de los frutos no comerciales** (Fig. IV.14.23, IV.14.28), el **aumento de la productividad de los frutos comerciales y totales con peso medido** (Fig. IV.14.26, IV.14.27) y la **reducción de la productividad de los frutos no comerciales (destríos)**, con un **aumento de la productividad en los calibres más demandados (G, GG, Fig. IV.14.29, IV.14.30, IV.14.31)**.

La **productividad total de los frutos comerciales aumentó con el GIMU en 12.444 kg/Ha (+16%)** frente al CONTROL y **8.270 kg/Ha (+12%)** frente a la variante ABONADO (Tab. IV.14.8, Fig. IV.14.27).

La aplicación del GIMU **aumentó además el valor de cosechas de frutos rojos y verdes** (Fig. IV.14.32). El **aumento de beneficios brutos en el tratamiento GIMU fue 12.540€/Ha (+17%)** frente a CONTROL y **+10.626€/Ha (+14%)** frente a la variante ABONADO (Tab. IV.14.10, Fig. IV.14.34). Estas ventas adicionales cubren con creces los gastos adicionales del cultivo con el GIMU (Fig. IV.14.34) y permiten obtener **beneficios netos adicionales de 11.571€/Ha (+37%)** frente a CONTROL y de **9.886€/Ha (+30%)** frente a la variante ABONADO.

Los datos de rentabilidad del cultivo muestran que **el tratamiento GIMU es 33% y 27% más rentable** que los otros tratamientos.

Por lo tanto, con el GIMU podemos aumentar el crecimiento vegetativo y el vigor del cultivo, potenciar su capacidad de resistencia frente a estrés térmico, aumentar la productividad, beneficios y la rentabilidad del cultivo. La aplicación del GIMU hace el cultivo mucho más sostenible y reduce riesgos de pérdida económicas para el agricultor en el cultivo de pimiento tipo california.

Discusión del ensayo 15. Efecto del GIMU en el cultivo de pimiento lamuyo (pimiento español) var. Buque, producción integrada

Los resultados del ensayo claramente indican que la aplicación del GIMU en el cultivo de pimiento tipo lamuyo var. Buque tuvo varios efectos positivos, mientras que algunos parámetros no tuvieron la diferencia estadísticamente significativa.

La aplicación del GIMU provoca la micorrización de las raíces de las plantas (Tab. IV.15.3, Fig. IV.15.6), aunque sin la diferencia significativa con las variantes CONTROL y ABONADO, donde no se detectaron las micorrizas.

La aplicación del GIMU **aumenta la altura de plantas** en comparación con el tratamiento CONTROL y la mantiene similar en comparación con el tratamiento abonado (Fig. IV.15.7) durante los primeros tres meses del cultivo. GIMU provoca el **aumento del diámetro de tallo** (Fig. IV.15.8), el **aumento de la cantidad de flores** (Fig. IV.15.9), el **aumento de la cantidad de frutos cuajados** (Fig. IV.15.11), el **aumento de la cantidad de frutos en fase de engorde varios días después del estrés térmico** (Fig. IV.15.12), la **reducción de la cantidad de destríos** (Fig. IV.15.14), el **aumento de la cantidad de frutos verdes (>60 mm, Fig. IV.15.16)**, el **aumento de la cantidad de frutos rojos recolectados** (Fig. IV.15.17), el **aumento de la cantidad total de frutos por planta** (Fig. 20, 22, 23), la **disminución de los frutos y flores abortados** (Fig. 21), la **reducción de proporción de los frutos y flores abortados** (Fig. IV.15.24), el **aumento de proporciones de los frutos verdes, frutos comerciales totales** (Fig. IV.15.25, IV.15.26, IV.15.27, IV.15.30) y la **reducción de proporciones de los frutos no comerciales** (Fig. IV.15.25, IV.15.30), el **aumento de la productividad de los frutos**

comerciales y totales con peso medido (Fig. IV.15.28, IV.15.29) y la **reducción de la productividad de los frutos no comerciales (destríos)**, con un **aumento en la productividad de los mayores calibres que se pagan mejor (GGG de frutos rojos, GG y G de frutos verdes**, Fig. IV.15.31, IV.15.32, IV.15.33).

La productividad total de los frutos comerciales aumentó con la aplicación del GIMU en 12.423 kg/Ha (+19%) frente al CONTROL y en **10.151 kg/Ha (+15%)** frente al tratamiento ABONADO (Tab. IV.15.8, Fig. IV.15.29).

La aplicación del GIMU consiuió aumentar el valor de cosechas de frutos rojos y verdes (Fig. 34). El **aumento de beneficios brutos** en el tratamiento GIMU fue de 16.188 €/Ha (+20%) frente al CONTROL, y de 13.119 €/Ha (+15%) frente a la variante ABONADO (Tab. IV.15.10, Fig. IV.15.36). Esos beneficios adicionales cubren con creces los gastos incrementados del cultivo con el GIMU (Fig. IV.15.36), y permiten obtener unos **beneficios netos adicionales de 15.211€/Ha (+36%) frente a CONTROL, y de 12.349€/Ha (+27%) frente al tratamiento ABONADO**. En resumen, **el tratamiento con el GIMU fue 33% y 25% más rentable** que los otros tratamientos (CONTROL Y ABONADO, respectivamente).

Por lo tanto, con el GIMU podemos aumentar el crecimiento vegetativo y el vigor del cultivo, potenciar su capacidad de resistencia frente a estrés térmico, aumentar la productividad, beneficios y la rentabilidad del cultivo. La aplicación del GIMU hace el cultivo mucho más sostenible y reduce riesgos de pérdida económicas para el agricultor en el cultivo de pimiento tipo lamuyo.

PEPINO

Discusión del ensayo 16. Efecto del GIMU en el cultivo de pepino holandés ecológico de variedad 091, 2018-2019

La aplicación del GIMU **aumenta la longitud de tallo** en plantas de pepino durante el experimento a 51 y 145 DDT llegando a superar a CONTROL al final del ensayo en 43,4cm o en 8,5% (Fig. IV.16.4, IV.16.9, IV.16.10). La **cantidad de hojas** (Fig. IV.16.5) y la **cantidad de flores** (Fig. IV.16.6) producidas por una planta ha sido mayor en todas fechas de mediciones en el tratamiento GIMU. La **cantidad de frutos comerciales recolectados por planta** fue mayor en el tratamiento GIMU, tanto según las mediciones en las plantas de muestreo (Fig. IV.16.11, Tab. IV.16.3) como según las mediciones efectuados en los líneas dobles (Fig. IV.16.21, Tab. IV.16.5), superando a CONTROL en 6,2 y 6,3% respectivamente.

La cantidad de frutos en fase de engorde, cantidad de flores y cantidad de frutos abortados al final del ensayo no tuvieron diferencia significativa entre los dos tratamientos (Fig. IV.16.12). La **proporción de frutos abortados** (Fig. IV.16.16) **fue 11,7% menor** en la variante GIMU (Fig. IV.16.15).

La productividad de las plantas de pepino fue mayor en el tratamiento GIMU en 9 recolecciones (Tab. IV.16.4, Fig. IV.16.20), y no mostró diferencias significativas para el resto de las recolecciones. La diferencia de productividad especialmente se hizo notable en el último mes del ensayo (Fig. IV.16.17, IV.16.18, IV.16.19, IV.16.20), mientras que en las últimas 10 recolecciones (todas con los valores de las medias superiores en la variante del GIMU) hubo diferencias significativas en 5 fechas de recolecciones superando a CONTROL entre 14,0 y 22,9% (Tab. IV.16.4).

No hubo diferencia significativa para el peso medio por fruto (Fig. IV.16.22, Tab. IV.16.5). **La productividad total en el tratamiento GIMU aumentó en 9.103 kg/Ha** (Fig. IV.16.23), lo que equivale a un incremento del 9,2%.

Gracias a la mayor productividad obtenida, se consiguieron **mayores ventas para el tratamiento GIMU (+7.328 €/Ha**, Fig. IV.16.24). Los gastos de producción debido a la aplicación del GIMU subieron en 428 €/Ha, lo que es debido en su mayor parte a la necesidad de recolectar mayor cantidad de fruta y por lo tanto aplicar mayor mano de obra (Fig. IV.16.24). **Los beneficios netos crecieron gracias a la aplicación del GIMU en 6.900 €/Ha ó +36,1%** (Tab. IV.16.5, Fig. IV.16.24), haciendo **el cultivo de pepino ecológico un 35,2% más rentable** (Fig. IV.16.25).

Los resultados del ensayo claramente indican que la aplicación del GIMU en el cultivo de pepino ecológico permite mejorar su vigor y la productividad. Gracias a GIMU, en las condiciones de un cultivo de otoño-invierno con las temperaturas bajas que provocan un estrés en las plantas de pepino, se pudo mejorar su crecimiento vegetativo, reducir la cantidad de los frutos abortados y aumentar la cantidad de los frutos comerciales y, por lo tanto, la productividad total. Este aumento se hizo más notorio en el último mes de cultivo cuando las plantas del pepino ecológico estaban con mayor estrés debido al agotamiento general del cultivo al final de invierno.

Por lo tanto, los datos demuestran que la aplicación del GIMU puede mejorar significativamente el desarrollo vegetativo y la productividad del cultivo ecológico de pepino holandés de la variedad 091 cultivado en un invernadero tipo raspa y amagado. Con el GIMU el cultivo ecológico de pepino puede ser mucho más sostenible y dar garantías de beneficios para el agricultor.

V.I.III. Cultivos extensivos (maíz, soja, girasol) [ensayos 18, 19, 20]

Los cultivos extensivos responden positivamente a la aplicación de MAs, como así lo confirman numerosos estudios, incluyendo estudios con maíz (Augé 2001; Subramanian et al. 2013; Zhao et al. 2015; Ma et al. 2021; Saboor et al. 2021), soja (Xie et al. 1995; Nogueira & Cardoso 2000; Ruiz-Lozano et al. 2001; Tang et al. 2001; Barea et al. 2002; Porcel et al. 2003; Jia et al. 2004; Aysan & Demir 2009; Wang et al. 2011; Grumberg et al. 2015; Wang et al. 2016; Sakariyawo et al. 2017; Thioub et al. 2019; Adeyemi et al. 2019, 2021a; Soretire et al. 2020a, 2020b; Sheteiwiy et al. 2021) y girasol (Chandrashekara et al. 1995; Soleimanzadeh 2010; Gholamhoseini et al. 2013; Ibrahim 2018, 2019; Kalaiyarasan et al. 2019; Rashad et al. 2020; Bellido et al. 2021; Langeroodi et al. 2021; Parça & Unay 2021; Sharma et al. 2021).

MAÍZ

Discusión sobre el ensayo 18. Efecto del GIMU en el cultivo de maíz (5 diferentes localizaciones y variedades, 2016-2019), producción convencional

Los resultados de este ensayo indican que las aplicaciones del GIMU sobre semillas en el cultivo de maíz permite **aumentar el grado de micorrización de las raíces** (Fig. IV.18.1, Tab. IV.18.3). Con el GIMU hemos podido registrar **el aumento de la productividad de granos de maíz** en 628 kg/Ha (Fig. IV.18.2) superando a CONTROL en un 5,9% (Tab. IV.18.3). Con la aplicación del GIMU aumentan los gastos (+0,9%), pero muy por debajo del **aumento de las ventas** (+6%, 89 €/ha; Fig. IV.18.6) lo que permite obtener **incrementos en los beneficios netos de un 19% (+79 €/Ha)**. La **rentabilidad del cultivo muestra incrementos del 22%** gracias a las aplicaciones del GIMU (Fig. IV.18.7), aunque sin diferencia significativa según el test de Fisher LSD, $\alpha=0,05$.

Por lo tanto, GIMU puede ser recomendado para el cultivo de maíz en diferentes zonas climáticas y tipos de suelo para aumentar la productividad y los beneficios del cultivo, haciéndolo más sostenible para el agricultor y para el medio ambiente.

SOJA

Discusión sobre el ensayo 19. Efecto del GIMU en el cultivo de soja (4 diferentes localizaciones y variedades, 2015-2018), producción convencional

En este ensayo se ha podido comprobar que las aplicaciones del GIMU sobre semillas en el cultivo de soja **aumentan la productividad en un 13%, (507 kg/Ha)** (Fig. IV.19.2). El aumento del gasto asociado a su aplicación (+1,6%) está muy por debajo del **aumento de las ventas (+13% ó + 172 €/Ha)** lo que permite obtener unos **beneficios netos un 42% superiores (+157 €/Ha)** en los tratamientos GIMU (Fig. IV.19.5). La **rentabilidad del cultivo muestra asimismo un incremento de hasta un 43%** gracias a las aplicaciones del GIMU (Fig. IV.19.6).

Por lo tanto, el GIMU puede ser recomendado para el cultivo de la soja en diferentes zonas climáticas y tipos de cultivo de Brasil y España para aumentar la productividad y los beneficios del cultivo haciéndolo más sostenible para el agricultor y para el medio ambiente.

GIRASOL

Discusión sobre el ensayo 20. Efecto del GIMU en el cultivo de girasol (5 diferentes localizaciones y variedades, 2017-2018), producción convencional

En este ensayo hemos visto que las aplicaciones del GIMU sobre semillas en el cultivo de girasol promueve **el aumento de la productividad de pipas y de aceite de girasol** en 160 kg/Ha (Fig. IV.20.4), superando al CONTROL en un 7,6% (Tab. IV.20.3). Los gastos como consecuencia de la aplicación del GIMU aumentan significativamente (2,2%) pero muy por debajo del **aumento de las ventas (+7,4%)**, lo que permite obtener **beneficios netos de hasta un 21% (+37€/Ha)** (Fig. IV.20.7). La **rentabilidad del cultivo demuestra un aumento de la media de uno 25%** gracias a las aplicaciones del GIMU, aunque sin diferencia significativa según la prueba de Fisher LSD, $\alpha=0,05$ (Fig. IV.20.8).

Por lo tanto, GIMU puede ser recomendado para el cultivo de girasol en diferentes zonas climáticas y tipos de cultivo y suelo para aumentar la productividad y los beneficios del cultivo haciéndolo más sostenible para el agricultor y para el medio ambiente.

V.II. Efecto del GIMU como estimulante de enraizamiento e injerto en especies arbóreas (olivos y pistacheros) [ensayos 1, 2, 3, 7, 8]

Los ensayos sobre la producción de plántones de olivo [1, 2, 3] y de pistachero [7, 8] mostraron claramente las propiedades bioestimulantes del GIMU.

El GIMU es capaz de fomentar el enraizamiento de las estacas de olivo de var. Pajarero (ensayo 1), Arbequina (ensayo 2), mejorar el endurecimiento y el desarrollo posterior de las estacas enraizadas de olivo var. Pajarero (ensayo 3), promover el desarrollo de los patrones de pistachero en las macetas en el invernadero (ensayo 7) y el desarrollo posterior en vivero tanto de patrones de pistachero como posteriormente de los plántones de pistachero (patrón + injerto) (ensayos 7 y 8).

En la clonación de los olivos (ensayos 1 y 2) no se encontró la micorrización en las raíces de las estacas enraizadas, por lo que cabe pensar que los efectos obtenidos se debieron a las sustancias bioestimulantes contenidas dentro del GIMU. Es de suponer que estas sustancias, producidas y exudadas al gel por la MA durante la etapa de elaboración del GIMU, provocaron mayor proporción de las estacas enraizadas, menor proporción de estacas muertas, mayor vigor de las estacas enraizadas (cantidad y longitud de raíces, cantidad de brotes por estaca y la cantidad de estacas enraizadas con brotes) (Tab. IV.1.2; Tab. IV.2.2) y mayor productividad (Fig. IV.2.7) y valor económico (Fig. IV.2.8) frente a los controles con agua.

También se observaron los efectos positivos de la adición del GIMU en los tratamientos de estacas de olivo con el enraizante comercial de las fitohormonas auxínicas (Tab. IV.1.2; Tab. IV.2.2). Por ejemplo, en la clonación de los olivos de var. Pajarero la adición del tratamiento del GIMU (por inmersión de las puntas de las estacas) al tratamiento de AIB provocó el incremento en 22% de la proporción de las estacas enraizadas. En la clonación de los olivos de var. Arbequina, la adición del tratamiento del GIMU al tratamiento de AIB provocó un incremento significativo de un 6% en la cantidad de las estacas con respecto al mismo tratamiento de AIB, pero sin aplicar GIMU. La adición del GIMU diluido al AIB en este ensayo también redujo en un 68% la proporción de las estacas muertas frente al tratamiento con solo AIB, y aumentó el valor económico de las estacas producidas en 356€ por cada litro del GIMU aplicado. Estos datos demuestran que la aplicación del GIMU tiene un efecto adicional al efecto de la auxina comercial. El mecanismo de este efecto todavía está pendiente de averiguar.

Una vez producidas las estacas enraizadas de olivo, el paso siguiente es realizar su endurecimiento y acondicionamiento en formato de los plántones que luego puedan ser trasplantados al campo de producción industrial. En este trabajo se ha estudiado el efecto de la aplicación del GIMU en esta etapa sobre olivos de la var. Pajarero. En esta ocasión ya sí se detecta la micorrización de las raíces. Las estacas enraizadas tratadas con el GIMU muestran un mayor vigor (cantidad de hojas, altura), mayor supervivencia y menor mortalidad en diferentes tipos de sustratos y estados de vigor inicial. Con la aplicación del GIMU también aumenta el valor económico de los plántones producido al final de ensayo a partir de las estacas enraizadas. Por lo tanto, la aplicación del GIMU es recomendable en esta fase de cultivo de olivo. Sería interesante realizar más ensayos para encontrar o comprobar el sustrato más idóneo para la producción de los plántones de olivo en combinación con el GIMU, y para averiguar en detalle los beneficios económicos aportados con su uso.

V.III. Efecto del GIMU frente estrés térmico [ensayo 17]

Las plantas pueden beneficiarse enormemente de los efectos protectores que confiere la simbiosis MA contra el estrés por temperatura (Zhu et al. 2017). Diferentes estudios han demostrado que las condiciones fisiológicas, bioquímicas, nutricionales e incluso reproductivas mejoran en las plantas MAs en comparación con las plantas no micorrizadas a temperaturas bajas o altas (Abdel-Latef & Chaoping 2011; Atkin et al. 2009; Baon et al. 1994; Barrett et al. 2014; Bunn et al. 2009; Cabral et al. 2016; Chen et al. 2013, 2014; Duc et al. 2018; Gavito et al. 2005; Hawkes et al. 2008; Hu et al. 2015; Martin & Stutz 2004; Mathur et al. 2018; Matsubara et al. 2000, 2004; Maya & Matsubara 2013; Wu & Zou 2010; Zhu et al. 2010a, 2010b, 2011). La mayoría de estos trabajos también indicaron que la selección del aislado de HMA apropiado es crucial para obtener resultados positivos. El hecho de que las temperaturas sigan aumentando a nivel mundial, afectando en gran medida a la producción de cultivos, y de que las predicciones indiquen que seguirán aumentando, hace mandatorio desarrollar nuevas estrategias o encontrar nuevos aliados que puedan paliar tales situaciones.

Nuestros resultados indican claramente que la aplicación del GIMU en tres cultivos de importancia agrícola en condiciones agronómicas dio como resultado una mayor resistencia de las plantas frente al estrés térmico severo con las temperaturas por encima de 40°C durante 9 días del cultivo. Se obtuvo un mejor desarrollo de tallos y raíces y mayor vigor de las plantas tratadas con el GIMU en comparación con las del tratamiento CONTROL, arrojando resultados positivos para casi todos los parámetros probados. Estos resultados están de acuerdo con los de la mayoría de los estudios de MA informados hasta la fecha actual para diferentes plantas y condiciones ambientales y de suelo: mayor biomasa vegetal y contenido de agua y menores efectos negativos del estrés térmico en las plantas MAs (Zhu et al, 2017). Sin embargo, nuestro trabajo también demuestra que el uso del inoculante MA adecuado aumenta la eficiencia en la producción y la calidad de la fruta, los dos parámetros más apreciados tanto por la planta (en términos reproductivos) como por los productores (en términos de ingresos). Si a esto le sumamos que la aplicación del GIMU promovió todos estos efectos como parte de una gestión más respetuosa del suelo y el medio ambiente, podemos concluir que la inoculación de la MA en la agricultura, con la fuente de inóculo adecuada, es una de las claves para construir nuestro próximo muro de defensa contra el cambio climático.

En general, los tres cultivos analizados se beneficiaron mucho de la inoculación MA después de un estrés térmico severo. Esto es especialmente evidente en el número reducido de hojas dañadas/muertas de las plantas micorrizadas, lo que obviamente es crucial para mantener sus mejores tasas fotosintéticas y de fijación de CO₂. El número de flores activas se redujo drásticamente para las plantas sin micorrizas después de los eventos del estrés térmico, pero se mantuvo o fue más alto para las plantas tratadas con el GIMU, lo que es consistente con una mayor producción de frutos, medidos como frutos de engorde y frutos comerciales maduros recolectados. Además, al considerar la cantidad y el peso total de frutos producidos para los tres cultivos, e incluso el peso medio por fruto maduro en el caso del tomate, se evidencian diferencias muy importantes, lo que obviamente se traduce en un importante aumento de beneficios para el productor.

La aplicación del GIMU redujo la cantidad y proporción de flores y frutos abortados de tomate. La cantidad y proporción de frutos de pimiento con fisiopatías y abortados fue menor en el tratamiento GIMU. La aplicación del GIMU redujo además la cantidad y proporción de flores y frutos abortados de pepino. Es de suponer que estas reducciones de flores y frutos abortados contribuyeron al aumento de la productividad de los tres cultivos.

Desde el punto de vista económico y ecológico, también se debe considerar el contenido de agua de los tallos y las raíces. Debido a que los recursos hídricos son importantes para la agricultura y se encuentran entre los más afectados por los aumentos de temperatura en los escenarios de cambio climático global, el hecho de que la inoculación con HMA incremente estadísticamente el contenido de agua en los tallos en 1% en pimiento, en 2% en tomate y 8% en pepino resulta muy relevante. Se ha reportado que el estrés por temperatura afecta negativamente la absorción de agua en las plantas sin micorrizas (Zhu et al. 2011, 2017). Por el contrario, las plantas MAs superan esta situación, y esto está asociado no solo con la mayor capacidad de las raíces micorrícicas para explorar y explotar los recursos hídricos del suelo a través del micelio extrarradical del socio fúngico MA (Barrett et al. 2014; Gavito et al. 2005), sino también con la mejora de la capacidad de las plantas MAs para gestionar el agua de manera más económica y productiva. La expresión y regulación del gen de la acuaporina vegetal, inducida por el establecimiento de la MA, está significativamente relacionada con estas capacidades (Aroca et al. 2009; Luu & Maurel 2005).

En nuestro estudio, la simbiosis MA redujo en gran medida la proporción parte aérea/raíz en comparación con las plantas sin micorrizas, aunque sin diferencia significativa según comparaciones de Fisher LSD, $\alpha=0,05$. Sin embargo, se ha informado que las plantas MAs suelen aumentar este parámetro (Smith, 1980) porque el hongo actúa como "extensiones de la raíz" (Bago et al. 1997) por lo que la planta no debe invertir en carbohidratos y energía en el tejido

de la raíz para desarrollo de brotes similar (o incluso mayor). Estos resultados aparentemente contradictorios son fáciles de explicar: la presencia de simbiosis MA funcional mejoró en gran medida la situación estresante de las plantas tratadas con el GIMU, permitiendo que sus raíces crecieran casi sin restricciones dentro de su entorno más protegido del estrés térmico (el suelo). La parte aérea, cuando se enfrentó directamente con el aumento de la temperatura, probablemente cambió su ruta de desarrollo para invertir en la producción de frutos en lugar de en la biomasa vegetativa. Esta es una de las mejores pruebas de la eficacia de la MA en el alivio del estrés térmico.

Cabe mencionar que la inoculación con el GIMU comercial utilizado resultó en una extensa colonización de las raíces de los tres cultivos ensayados. Esto es relevante porque existen dudas sobre la capacidad de colonización de los propágulos MA emitidos *in vitro* debido a su “naturaleza artificial”, y estas dudas, sorprendentemente, iban de un extremo a otro: o eran “incapaces de colonizar las raíces en absoluto” o promovieron una “invasión descontrolada” y se comportaron como “parásitos” invadiendo por completo y deformando las raíces, haciéndolas no funcionales. Los resultados obtenidos demuestran que ninguna de estas situaciones es cierta, lo que lleva a sospechar que estas dudas son estrategias comerciales malintencionadas. Los inoculantes *in vitro* de HMAs inducen una simbiosis funcional a niveles que normalmente oscilan entre el 5 % y el 40 % de colonización de raíces (Cano & Bago, sin publicar). Estos niveles podrían considerarse bajos si se comparan con los obtenidos para los inoculantes *ex vitro*/en recipiente abierto (normalmente oscilan entre el 40 % y el 80 %). Sin embargo, la funcionalidad, pero no la cantidad de tejido fúngico intrarradical, es la clave para obtener una simbiosis MA eficiente; se señaló que una sola “unidad de micorrizas” altamente eficiente es suficiente para generar los beneficios para la planta hospedadora (Smith & Read 2008). Las otras dudas sobre la supuesta “voracidad” de los propágulos de HMA producidos *in vitro* han sido aclaradas por estos resultados: principalmente la colonización arbuscular, el paradigma de la funcionalidad MA, es la regla cuando se usan inoculantes MAs producidos *in vitro* con algunas vesículas/espores intrarradiculares presentes en el tejido de la raíz como parte del comportamiento y desarrollo normal de los hongos micorrícicos arbusculares del género *Rhizophagus*.

También cabe mencionar que en nuestro experimento la colonización inicial de plantas de tomate aumentó de 2,1% (28 DDT) a 12,8% (54 DDT), alcanzando 16,8% a los 77 DDT. En otras palabras, el episodio grave de estrés térmico que ocurrió entre el 63 y el 74 DDT no impuso ninguna restricción a la colonización por MA. Sin embargo, sí observamos tales restricciones en plantas de pimiento (36,6% a los 54 DDT y 19% a los 77 DDT; Tab. IV.17.6) y pepino (25% a los 54 DDT y 18% a los 77 DDT; Tab. IV.17.10). Aunque debemos considerar que estos datos podrían reflejar la dilución de la colonización MA debido a una mayor tasa de crecimiento de raíces no seguida por el mismo grado de desarrollo intrarradical de MA, también debemos considerar que la colonización de raíces por MA es un proceso equilibrado en el que la planta y las necesidades fúngicas están funcionando; el equilibrio perfecto se alcanza cuando la planta se coloniza hasta el punto correcto en el que puede obtener los nutrientes que necesita sin verse sobrecargada, y cuando el hongo se desarrolla hasta el punto correcto en el que no se produce una biomasa excesiva e innecesaria y puede obtener los carbohidratos que necesita. Es evidente que las raíces de las plantas son propensas a ser colonizadas por HMA en condiciones adversas; sin embargo, controlan la propagación de hongos de manera más estricta si tal condición se mantiene durante períodos prolongados.

Diferentes mecanismos de la simbiosis MA (inducción de actividades antioxidantes, tolerancia a las condiciones de estrés, producción de fitohormonas, inducción de mecanismos defensivos, efecto priming, involucración de la ruta de señalización) podrían tener efecto positivo sobre la resistencia de las plantas al estrés térmico (Mittra et al. 2021).

Finalmente, con respecto a la posibilidad de que la MA se vea afectada por el contenido de nutrientes del suelo, se ha descrito que los altos contenidos de nutrientes (especialmente P) en el sustrato perjudican la colonización y el funcionamiento de la MA (Smith & Read 2008). Esto es cierto durante los pasos iniciales de la colonización MA, cuando el hongo tiene que desarrollarse a partir de propágulos y encontrar una raíz para colonizar (crecimiento asimbiótico del hongo); además, las raíces tienen que “elegir” si permitirán que el HMA entre e invada sus tejidos. En esta situación, el P bajo en el sustrato es obligatorio para que la colonización no se vea afectada. Sin embargo, cuando la colonización está completamente establecida, el hongo se ve menos afectado por la concentración de P en el sustrato (Bago et al. sin publicar). Una de las recomendaciones más importantes a la hora de aplicar el GIMU en cultivos agrícolas es evitar la fertilización con P durante las 2 semanas siguientes a la aplicación del inóculo (ver recomendaciones del fabricante del GIMU). Los resultados obtenidos confirman la idoneidad de esta práctica, tanto por el amplio desarrollo de estructuras simbióticas (especialmente arbusculos) en las plantas tratadas con el GIMU como por los beneficios obtenidos en términos de producción de frutos.

Otros ensayos, donde se observaron efectos de estrés térmico

En el ensayo 5 con el cultivo de olivo de variedad Picual de un año se observaron los efectos de estrés térmico provocados por el frío (-11°C durante varias noches), que tuvieron consecuencias negativas en los brotes jóvenes de los

árboles, provocando las quemaduras de los ápices y puntas tiernas de las ramas y defoliaciones. Sin embargo, se observó que los árboles tratados con el GIMU soportaron mucho mejor las heladas, reduciendo el nivel de daño por el frío en un 27%. Este dato sugiere que el GIMU tiene la capacidad de inducir el mayor nivel de autodefensas de las plantas de olivo contra temperaturas muy bajas y complementa los resultados antes expuestos sobre la actuación positiva del GIMU en condiciones de altas temperaturas.

También los datos obtenidos en los ensayos 14 y 15 nos muestran que las condiciones de estrés térmico (una combinación de temperaturas muy altas en otoño y temperaturas bajas en invierno) pueden ser soportadas mejor por el cultivo de pimiento tratado con el GIMU. Esta resistencia aumentada de las plantas de pimiento finalmente permite obtener mayores cosechas de los frutos comerciales y mayores beneficios económicos para el agricultor.

En resumen, los datos de los ensayos 5, 14, 15 y 17 en cultivos de olivo, pimiento, tomate y pepino se complementan uno a otro en la visión de que el GIMU tiene un potente efecto para aumentar la resistencia de las plantas al estrés térmico, tanto en temperaturas bajas como altas.

V.IV. Interacciones beneficiosas del gel inoculante micorrícico ultrapuro con inoculante de rizobacterias promotoras de crecimiento de las plantas (RPCP) [ensayos 7, 8, 9, 10]

Los ensayos en los cultivos de pistachero [7, 8] y almendro [9, 10] demostraron la eficacia de las interacciones sinérgicas entre el GIMU y RPCP *Azospirillum brasilense*. La discusión detallada sobre estos cuatro ensayos se realizó en el subcapítulo V.I., por lo que aquí sólo puntualizaremos algunos aspectos de interacción entre estos dos microorganismos beneficiosos.

En el **ensayo 7** en el cultivo de los plantones de pistachero tanto en la etapa de macetas en un invernadero con los patrones *Pistacia terebinthus* como en la etapa de cultivo de los plantones en vivero, donde estos patrones se injertaron con la variedad Kerman, se observó que la aplicación conjunta del GIMU y *A. brasilense* tiene un efecto sinérgico sobre el desarrollo vegetativo de las plantas. En la etapa de invernadero la aplicación conjunta del GIMU y *A.* tuvo un efecto sinérgico sobre aumento del grado de la micorrización de las raíces (Tab. IV.7.5). No hubo aumento en la producción de plantones exitosos ni en valor de los plantones en la combinación de las aplicaciones de los dos inóculos frente a las aplicaciones de cada uno por separado, y el mejor resultado se obtuvo con la aplicación del GIMU por separado.

En el **ensayo 8** en la producción de plantones de pistachero (patrón UCB1, injerto de var. Kerman) la aplicación conjunta del GIMU y *A. brasilense* tuvo un efecto sinérgico sobre la altura de patrón y el grado de micorrización, pero no tuvo influencia en la altura de injerto, diámetros de patrón e injerto, ni en la productividad de plantones exitosos (con injerto desarrollado) en comparación con la aplicación del GIMU sólo. Futuros ensayos serían necesarios para aclarar las bases fisiológicas de los efectos observados.

En el **ensayo 9** en el cultivo de almendro de var. Lauranne de 6 y 7 años en regadío con producción convencional se observaron los efectos sinérgicos de las aplicaciones conjuntas del GIMU y *A. brasilense* para una serie de parámetros: productividad de hueso seco, peso total de granos de 1^{ra} categoría, cantidad de huesos por árbol, cantidad de granos de 1^{ra} categoría por árbol, peso de un grano de 1^{ra} categoría en el año 7, micorrización de las raíces, valor de granos de 1^{ra} categoría, beneficios netos y rentabilidad del cultivo. Por ejemplo, la productividad de granos de 1^a categoría en el tratamiento GIMU y *A. brasilense* aplicados juntos fue un 12% mayor frente a la aplicación del GIMU por separado en el año 6 y 5% en el año 7 lo que demuestra la capacidad de la RPCP para mejorar el funcionamiento de la MA en el cultivo de almendro en la producción convencional intensiva.

En el cultivo de almendros ecológicos de variedades Constantí y Marinada cultivados desde la plantación hasta la edad de 4 años (**ensayo 10**) se observó el efecto sinérgico de las aplicaciones conjuntas del GIMU y *A. brasilense* frente las aplicaciones del GIMU por separado en cantidad total de granos por árbol, cantidad de granos de 1^a categoría por árbol, productividad de huesos y granos en la var. Constantí, productividad de huesos y granos en la var. Marinada y valor de granos de 1^a categoría por hectárea de almendro de la var. Constantí. También se observó el efecto sinérgico de las aplicaciones conjuntas del GIMU y *A. brasilense* para el valor de los granos de 1^a categoría y valor total de granos por hectárea de almendro de la var. Marinada. Esto demuestra claramente la capacidad de interacción sinérgica entre los dos inóculos estudiados, y que los HMAs y las RPCP *Azospirillum brasilense* son capaces de sumar sus efectos positivos para las plantas y mejorar su productividad y los beneficios económicos por encima de las aplicaciones de un solo inóculo microbiano.

En general, los cuatro ensayos de la aplicación conjunta del GIMU y *A. brasilense* muestran un gran potencial de uso de estas prácticas en la producción agrícola tanto convencional intensiva como ecológica. Estos ensayos en las condiciones de campo con la combinación de los dos tipos de inóculos son los primeros de este tipo realizados para los cultivos de pistachero y almendros. Para aclarar el funcionamiento de las aplicaciones conjuntas de HMAs y bacterias de *Azospirillum* sería conveniente realizar más ensayos de este tipo en otros cultivos agrícolas.

V.V. El GIMU aplicado en la agricultura convencional [ensayos 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 18, 19, 20], integrada [ensayos 5, 13, 14, 15, 17] y ecológica [ensayos 4, 10, 16]

En esta Tesis Doctoral se realizaron ensayos en los tres tipos de producción agrícola: convencional, integrada y ecológica. Tal y como muestran los datos de todos estos ensayos, la aplicación del GIMU tuvo una serie de efectos positivos sobre el crecimiento vegetativo, el vigor de las plantas y las capacidades de las plantas de soportar el estrés térmico, también sobre la productividad de los cultivos y la calidad de las cosechas y, finalmente, sobre los beneficios económicos de los cultivos, **independientemente del tipo de la producción agrícola** (Tab. V.1).

Los aumentos de productividad con las aplicaciones del GIMU en la agricultura convencional han variado desde 5,8% en la producción de las estaquillas enraizadas de olivo de var. Arbequinas frente a un CONTROL positivo (con AIB) (ensayo 2) hasta 217% en la producción de las estaquillas enraizadas de olivo de var. Pajarero (ensayo 1). En el ensayo de endurecimiento de las estaquillas enraizadas de olivo de var. Pajarero (ensayo 3) el aumento de la productividad gracias a la aplicación del GIMU en el sustrato de peatmoss (turba profesional) fue de 10,1%, mientras que en los olivos de 8 años de var. Arbequina la productividad de aceitunas aumentó en 9,3%. La productividad de los plantones de pistachero de patrón *Pistacia terebinthus* e injerto de var. Kerman aumentó con el GIMU en 28,5% (ensayo 6), mientras que la productividad de los plantones de pistachero de patrón UC1 e injerto de var. Kerman aumentó en 5,9%. La productividad de almendros de 6 y 7 años de var. Lauranne aumentó con las aplicaciones del GIMU en 17,9% y 16,5% respectivamente (ensayo 10). En el cultivo de cerezo de var. Lapins el aumento de productividad con la aplicación del GIMU fue de 18,8% (ensayo 11), y para la media de tres variedades de cerezo el aumento de productividad fue 13%. En el cultivo de maíz tratado con el GIMU tuvo un aumento de productividad de un 5,9% (ensayo 18), en el cultivo de soja un 13,1% (ensayo 19) y en el cultivo de girasol un 7,6% (ensayo 20).

Los aumentos de productividad con las aplicaciones del GIMU en la agricultura de producción integrada han variado desde 9% en la producción de pimiento de var. Melchor frente a un CONTROL positivo (con abonado inicial) (ensayo 14) hasta 181% en la producción de tomates de var. Guanche en las condiciones de estrés térmico severo frente a un control cero (solo agua) (ensayo 17) (Tab V.1). Otros ensayos en la producción integrada mostraron los valores intermedios de aumento de la productividad con las aplicaciones del GIMU: el olivo de var. Picual cultivado desde trasplante hasta 4 años un 37,7% (ensayo 5); el tomate de var. Caniles un 23% (ensayo 13), el pimiento de var. Melchor un 13,7% frente a control cero (ensayo 14); el pimiento de var. Buque un 18,6% frente a control cero y 14,7% frente a control positivos (con abonado inicial) (ensayo 15); el cultivo de pimiento de var. Snacking en las condiciones de estrés térmico severo un 163% (ensayo 17), el cultivo de pepino de var. Mitre en las condiciones de estrés térmico severo un 145% (ensayo 17).

Los aumentos de productividad con las aplicaciones del GIMU en la agricultura ecológica han variado desde 9,2% en la producción de pepino holandés de var. 091 frente a un CONTROL cero (ensayo 16) hasta 155% en la producción de almendro de var. Constantí de 3 años a un control cero (ensayo 10) (Tab V.1). Otros ensayos y combinaciones de las variantes con los cultivos en la producción ecológica mostraron los valores intermedios de aumento de la productividad con las aplicaciones del GIMU: el olivo de var. Picual cultivado desde trasplante hasta 6 años un 11,7% (ensayo 4); el almendro de var. Constantí de 4 años un 38% (ensayo 10); el almendro de var. Marinada de 3 y 4 años un 48% y 63% respectivamente (ensayo 10).

Con respecto a los beneficios obtenidos, en la producción convencional el aumento de los beneficios económicos netos con las aplicaciones del GIMU variaron desde 37€/Ha en el cultivo de girasol (ensayo 20) hasta 44.487 €/Ha en el cultivo de la producción de los plantones de pistachero (ensayo 7). En la producción integrada el aumento de los beneficios económicos netos con las aplicaciones del GIMU variaron desde 414€/Ha en el 4^{to} año del cultivo de olivo de var. Picual (ensayo 5) hasta 15.211 €/ha en el cultivo de pimiento de var. Buque (ensayo 15). En la producción ecológica el aumento de los beneficios económicos netos con las aplicaciones del GIMU variaron desde 602 €/Ha en 6 años del cultivo superintensivo de olivo de var. Picual (ensayo 4) hasta 6.900 €/Ha en el cultivo de pepino de var. 091 (ensayo 16).

Podemos concluir por tanto que la aplicación del GIMU tiene efectos positivos en los tres tipos de la producción agrícola (convencional, integrada, ecológica), por lo que el uso del GIMU debería ser recomendado en todas estas situaciones.

V.VI. Ensayos donde no se detectó la presencia de la micorriza arbuscular en las raíces tratadas con el GIMU [ensayos 1, 2, 13, 14]

De los 20 ensayos realizados en esta Tesis doctoral, en 4 no se detectó la presencia de la micorriza arbuscular ni en las plantas tratadas con el GIMU, lo que puede resultar sorprendente, dado los resultados positivos obtenidos.

Los datos de la Tab. V.2 muestran que hay mucha heterogeneidad en el parámetro de la micorrización de las raíces a los largos de los ensayos realizados. Esta heterogeneidad no se correlaciona con los efectos positivos de las aplicaciones del GIMU sobre el crecimiento de las plantas, su vigor, la productividad de cultivos, la calidad de cosechas y los beneficios económicos. La posible explicación de este hecho está en la insuficiente cantidad de muestra recolectada para su análisis frente a las condiciones de los suelos, sustratos y otras condiciones ambientales de cada ensayo, que pueden alterar el desarrollo de las micorrizas dentro de las raíces.

Tab. V.2. Grado de micorrización en variantes de CONTROL y GIMU en los 20 ensayos realizados.

№	Cultivo	Variedad	Tipo de cultivo	Año de inicio	Micorrización, %		Diferencia según Fisher LSD $\alpha=0,05$
					CONTROL	GIMU (última medición)	
1	Olivo	Pajarero	Clonación con estaquillas	2010	0	0	-
2	Olivo	Arbequina	Clonación con estaquillas	2016	0	0	-
3	Olivo	Pajarero	Endurecimiento de estaquillas	2011	0	7,6	No
					0	30,5	Si
					0	21,4	Si
4	Olivo	Picual	Ecológico superintensivo	2008	25,5	36,4	No
5	Olivo	Picual	Integrado intensivo	2015	8,2	24,3	No
6	Olivo	Arbequina	Convencional superintensivo	2016	10,9	28,4	Si
7	Pistachero	Kerman, patrón <i>Pistacia terebinthus</i> (cornicabra)	Vivero convencional	2015	0	14,6	No
					29,0	37,2	No
8	Pistachero	Kerman, patrón UCB1	Vivero convencional	2015	8,1	23,2	No
9	Almendro	Lauranne	Convencional, edad 6 y 7 años	2016	62,8	70,5	No
					11,8	42,1	Si
10	Almendro	Constantí, Marinada	Ecológico, edad de 0 a 4 años	2015	43,5	59,3	No
					31,2	46,8	No
11	Cerezo	Lapins	Convencional, edad 11 años	2018	27,2	26,5	No
12	Cerezo	Varias (3)	Convencional, edades 4-11 años	2015-2018	41,3	54,2	No
13	Tomate	Caniles	Integrado, invernadero	2014	0	0	-
14	Pimiento	Tipo california Melchor	Integrado, invernadero	2014	0 y 0	0	-
15	Pimiento	Tipo lamuyo Buque	Integrado, invernadero	2014	0 y 0	1,5	No
16	Pepino	Holandés, 091	Ecológico, invernadero	2018	0	61,1	Si
17	Tomate	Cuanche	Integrado, invernadero	2017	0	16,6	Si
					0	19,0	Si
					0	18,0	Si
18	Maíz	Varias (5)	Convencional	2016-2019	13,8	45,3	Si
					13,8	45,3	Si
19	Soja	Varias (3)	Convencional	2015-2018	26,8	51,5	No
20	Girasol	Varias (3)	Convencional	2017-2018	2,4	7,5	Si

Sin embargo, se pueden suponer otras razones para esa ausencia de micorrización. En los ensayos 1 y 2, donde se realizó el enraizamiento de las estaquillas de olivo, la aplicación del GIMU se realizó al menos un par de meses antes de la formación de la primera raíz, y podríamos suponer que los tres tipos de propágulos micorrícicos (las esporas, los trozos de raíces y los trozos de hifas) podrían haber sido lavados con el agua de riego por microaspersores (en ensayo 1) o por el agua de nebulización (en el ensayo 2); o bien los propágulos del GIMU podrían no haber sobrevivido hasta el momento de la formación de las raíces. Sin embargo, en los ensayos 1 y 2 se ve claramente en efecto bioestimulante del GIMU, lo que lleva a pensar que son las sustancias de origen simbiótico que se encuentran en el formulado del GIMU exudadas durante la interacción entre el HMA y la raíz hospedadora, las responsables de este efecto.

En los ensayos 13 y 14, en las plantas de tomate y pimiento cultivadas en condiciones de invernadero, tampoco se encontró la presencia de las estructuras micorrícicas arbusculares en las raíces. Este hecho se podría explicar por un muestreo inadecuado (las muestras de raíces se cogieron cerca de la planta 5-20 cm de la distancia del tronco y a una profundidad de 0 a 15 cm), mientras que las micorrizas podrían estar presentes en otras zonas del sistema radicular más alejadas del tronco (raíces secundarias más finas que quedan dispersas por el sustrato). Otras posibles explicaciones serían la escasa cantidad de muestra de raíz tomada (3 repeticiones) para un suelo con las condiciones muy heterogéneas, o bien la presencia de concentraciones muy altas de fosfatos disponibles, que pudieran haber bloqueado la colonización de las raíces por el HMA en algunas partes del suelo. Las concentraciones altas de fosfatos solubles afectan negativamente el establecimiento de micorrizas en las plantas: a más concentración, menor presencia de colonización micorrícica se observa hasta llegar a un nivel en que puede ser nula. También la aplicación de fungicidas vía riego en estas mismas fechas podría provocar la muerte de los propágulos del HMA del GIMU.

Sin embargo, en los ensayos 13 y 14 se ve claramente el efecto bioestimulante del GIMU (mayor vigor de las plantas, mayor productividad y calidad de los frutos), por lo que de nuevo todo parece apuntar a que son las sustancias de origen simbiótico contenidas dentro del formulado del GIMU las que fueran responsables de los efectos observados.

Los datos de micorrización de los 20 ensayos realizados demuestran que no siempre la aplicación del GIMU provoca mayor micorrización de las raíces en comparación con las plantas no tratadas. Por el contrario, en bastantes ocasiones la micorrización es estadísticamente similar, y en algunos casos no se produce la micorrización ni en las plantas de CONTROL ni en las plantas tratadas con el GIMU. Por lo tanto, la detección de la micorriza arbuscular en las raíces de las plantas no debería considerarse como una prueba fehaciente de funcionamiento del GIMU en las plantas tratadas. Hay que considerar mayor cantidad de parámetros para ver la respuesta de las plantas a los tratamientos con el GIMU. Investigaciones adicionales deberían ser realizadas para esclarecer las causas de la ausencia de la micorrización en algunas plantas tratadas con el GIMU.

V.VII. Beneficios económicos derivados de la aplicación del gel inoculante micorrícico ultrapuro en los cultivos ensayados [ensayos 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20]

Los datos sobre los beneficios económicos derivados de las aplicaciones del GIMU mostraron claramente un efecto muy positivo de su uso en la producción agrícola. Utilizando los valores más bajos de aumento de la productividad en los ensayos, se elaboraron las tablas donde se calcula la influencia del GIMU en el aumento de la productividad de cultivos y sus beneficios económicos (Tab. V.3; Tab. V.4; Tab. V.5; Tab. V.6).

Estos cálculos demuestran la aplicación del GIMU en los viveros para la producción de los plántones de olivo en España podría dar beneficios adicionales de 6.135 €/Ha (403.533 €/año en total), en plántones de pistacheros 16.380€/Ha (1.790.532€/año en total) y en plántones de almendros 3.330 €/Ha (1.189.263 €/año en total) (Tab. V.3).

La aplicación del GIMU en la producción de olivos reporta unos beneficios netos adicionales hipotéticos en secano de 43€/Ha, y en regadío de 67€/Ha; en total 120.614.762 €/año (Tab. V.4). En los campos de pistacheros en producción los beneficios se calculan en 298 €/Ha en secano, 497 €/Ha en regadío, en total 5.522.379 €/Ha; en los campos de almendros en producción los cálculos arrojan 131€/Ha en secano, 811 €/Ha en regadío, en total 137.807.804 €/año; y en los campos de cerezos en producción se estiman en 425 €/Ha en secano, 1.041 €/Ha en regadío, en total 18.518.125 €/año (Tab. V.4).

Con respecto a la aplicación del GIMU en la producción de tomate, se calculan unos beneficios netos adicionales hipotéticos de 380 €/Ha en secano, 2.278 €/Ha en regadío al aire libre, 10.673 €/Ha en regadío en suelo protegido, 268.499.927 €/año en total (Tab. V.5); en los campos de pimientos, 104 €/Ha en secano, 1.481 €/Ha en regadío al aire libre, 5.903 €/Ha en regadío en suelo protegido, con un total de 99.345.850 €/año. En el cultivo de pepino obtenemos 121 €/Ha en secano, 917 €/Ha en regadío al aire libre, 5.209 €/Ha en regadío en suelo protegido, 37.973.422 €/año en total (Tab. V.5).

La aplicación del GIMU en el cultivo de maíz supone los beneficios netos adicionales hipotéticos de 59 €/Ha en secano, 135 €/Ha en regadío, 45.046.907 €/año en total; en los campos de soja, 46 €/Ha en secano, 154 €/Ha en regadío, 241.226 €/año en total; y en los campos de girasol – 17 €/Ha en secano, 53 €/Ha en regadío con un total de 14.738.430 €/año.

Tab. V.3. Cálculos hipotéticos de la posible influencia de un gel inoculante micorrícico ultrapuro de última generación (GIMU) en el aumento de la producción de plántones de 3 cultivos leñosos en viveros de España usando los resultados de ensayos de esta Tesis Doctoral (aumento de la supervivencia de los plántones, valores reservados) y los datos estadísticos del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación para 2020.

	Olivo, nuevos plántones	Pistachero, nuevos plántones	Almendra, nuevos plántones	Total, para 3 cultivos
Superficie calculada de los viveros, ha	66	102,4	272	
Densidad media inicial, plantas/ha	250.000	30.000	30.000	
Rendimiento medio de viveros, plántones/ha	236.000	24.700	24.700	
Producción total de plántones para nuevas plantaciones en España en 2020, unidades	15.536.657	2.529.000	6.719.000	24.784.657
Precio por plántón, €	1,00	12,00	3,00	
Mejora con el GIMU, % de aumento de supervivencia	3,5	5,9	5,9	
Mejora con el GIMU, aumento en plántones/ha	8.260	1.450	1.450	
Mejora con el GIMU, aumento total en plántones	543.783	149.211	396.421	1.089.415
Dosis del GIMU	12,5L/ha	6L/ha	6L/ha	
Valor total, €	15.536.657	30.348.000	20.157.000	66.041.657
Gastos adicionales con el GIMU, €/ha/año	2.125	1.020	1.020	
Valor adicional con el GIMU, €/ha	8.260	17.400	4.350	
Beneficios netos adicionales con el GIMU, €/ha	6.135	16.380	3.330	
Valor total adicional con el GIMU, €	543.783	1.790.532	1.189.263	3.523.578
Gastos totales con el GIMU, €	140.250	104.448	277.440	522.138
Beneficios netos adicionales anuales con el GIMU, €	403.533	1.686.084	911.823	3.001.440
ROI (retorno de la inversión)	2,9	16,1	3,3	5,7

El retorno de la inversión (ROI) hipotético con las aplicaciones del GIMU en la producción de los plántones de olivo es de 2,9; plántones de pistachero – 16,1; plántones de almendra – 3,3 (Tab. V.3); en los campos de olivo en secano – 0,7, en regadío – 0,4; en los campos de pistachero en secano – 4,7, en regadío – 2,9; en los campos de almendra en secano – 2,1, en regadío – 4,8; en los campos de cerezo en secano – 2,2, en regadío – 6,1 (Tab. V.4); en los campos de tomate en secano – 2,0, en regadío al aire libre – 13,4, en regadío protegido – 62,8; en los campos de pimiento en secano – 0,5, en regadío al aire libre – 8,7, en regadío protegido – 34,7; en los campos de pepino en secano – 0,6, en

regadío al aire libre – 5,4, en regadío protegido – 30,6 (Tab. V.5); en los campos de maíz en seco – 5,9, en regadío – 13,5; en los campos de soja en seco – 3,1, en regadío – 10,3; en los campos de girasol en seco – 1,7, en regadío – 5,3 (Tab. V.6).

Tab. V.4. Cálculos hipotéticos de la posible influencia de un gel inoculante micorrízico ultrapuro de última generación (GIMU) en el aumento de la productividad de 4 cultivos leñosos de España usando los resultados de ensayos de esta Tesis Doctoral (aumento del rendimiento con los valores más reservados) y los datos estadísticos del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación para 2020.

	Olivo en producción, seco	Olivo en producción, regadío	Olivo en producción, total	Pistachero en producción, seco	Pistachero en producción, regadío	Pistachero en producción, total	Almendro en producción, seco	Almendro en producción, regadío	Almendro en producción, total	Cerezo en producción, seco	Cerezo en producción, regadío	Cerezo en producción, total
Superficie, ha	1.963.626	549.646	2.513.272	10.749	4.678	15.427	512.546	87.081	599.627	13.541	12.256	25.797
Densidad media, plantas/ha	204	833		238	238		238	238		667	667	
Rendimiento medio, kg/ha	2.525	5.663		739	1.366		442	2.233		2.090	4.123	
Producción, t	4.958.156	3.112.645	8.070.801	7.944	6.390	14.334	226.545	194.452	420.997	28.301	50.531	78.832
Precio por tonelada €	450	450		4.000	4.000		3.600	3.600		2.260	2.260	
Mejora con el GIMU, % de aumento	9,3	9,3		12,2	12,2		12,2	12,2		13,0	13,0	
Mejora con el GIMU, aumento en kg/ha	235	527		90	167		54	272		272	536	
Mejora con el GIMU, aumento en t	461.108	289.476	750.584	969	780	1.749	27.639	23.723	51.362	3.679	6.569	10.248
Dosis del GIMU	1L/ha cada 3 años	1 L/ha cada año		1L/ha cada 3 años	1 L/ha cada año		1L/ha cada 3 años	1 L/ha cada año		1 L/ha cada año	1 L/ha cada año	
Valor total, €	2.231.170.043	1.400.690.384	3.631.860.427	31.774.044	25.560.592	57.334.636	815.563.195	700.026.743	1.515.589.938	63.959.559	114.201.163	178.160.722
Gastos adicionales con el GIMU, €/ha/año	63	170		63	170		63	170		189	170	
Valor adicional con el GIMU, €/ha	106	237		361	667		194	981		614	1.211	
Beneficios netos adicionales con el GIMU, €/ha	43	67		298	497		131	811		425	1.041	
Valor total adicional con el GIMU, €/año	207.498.814	130.264.206	337.763.020	3.876.433	3.118.392	6.994.826	99.498.710	85.403.263	184.901.972	8.314.743	14.846.151	23.160.894
Gastos totales con el GIMU, €/año	123.708.438	93.439.820	217.148.258	677.187	795.260	1.472.447	32.290.398	14.803.770	47.094.168	2.559.249	2.083.520	4.642.769
Beneficios netos adicionales anuales con el GIMU, €/año	83.790.376	36.824.386	120.614.762	3.199.246	2.323.132	5.522.379	67.208.312	70.599.493	137.807.804	5.755.494	12.762.631	18.518.125
ROI (retorno de la inversión)	0,7	0,4	0,6	4,7	2,9	3,8	2,1	4,8	2,9	2,2	6,1	4,0

El retorno de inversión (ROI) se considera lo suficiente grande si puede superar los riesgos asociados con los rendimientos variables de esa inversión (Farquharson 2006). Entonces, la pregunta es: "¿cuándo es suficiente el ROI de un insumo variable para la producción?" En cuanto a las inversiones de capital, CIMMYT (1988) propuso que un ROI mínimo de dos veces el costo de capital podría ser una medida relevante para las inversiones de capital en nuevas tecnologías. Alternativamente, especialmente para los agricultores pobres en los países en desarrollo o para las tecnologías que requieren un cambio sustancial en un sistema agrícola, un ROI objetivo mínimo del 1,0 probablemente sería más relevante (Farquharson 2006).

Los cálculos de ROI para España en los cultivos investigados en esta Tesis doctoral demuestran que en la mayoría de los casos la aplicación del GIMU permite obtener ROI lo suficientemente grande para cubrir los posibles riesgos asociados a la inversión en esta nueva biotecnología. Las excepciones son el cultivo de olivo en seco (ROI=0,7) y en regadío (0,4), el cultivo de pimiento en seco (0,5) y el cultivo de pepino en seco (0,6) (Tab. V.4; Tab. V.5) donde el ROI no llega hasta el valor deseado de 1,0 (Farquharson 2006). Para estos casos hay que puntualizar que el valor de ROI solo es calculado para los beneficios económicos directos, pero las aplicaciones del GIMU proporcionan otros valores adicionales no incluidos en el cálculo tales como la mayor sostenibilidad del cultivo frente las condiciones climáticas y bióticas adversas, la mayor sostenibilidad medioambiental debido a la reducción de uso de los fertilizantes y productos fitosanitarios asociada al uso del GIMU, la mejor calidad de las cosechas y la mayor biodiversidad de los suelos con mayor biomasa microbiana y animal, lo que repercute en la salud humana, el impacto social del GIMU que está cambiando la percepción de los agricultores, consumidores y ciudadanos hacia un modo de producción más natural con la reducción de los productos sintéticos dañinos para el medio ambiente y la salud humana. Por otro lado, este cálculo de ROI es el primer intento para determinar este valor económico – faltarían más estudios en los cultivos de olivo, pimiento, pepino y otros para definir más precisamente este valor.

Por otro lado, la aplicación del GIMU en varios cultivos demuestra que el retorno de inversión puede ser muy grande (superando 10) en una serie de los cultivos importantes: los plantones de pistachero con ROI de 16,1 (Tab. V.3),

los tomates a regadío al aire libre (ROI 13,4) y en regadío protegido (62,8), los pimientos en regadío protegido (34,7), los pepinos en regadío protegido (30,6) (Tab. V.5), el maíz en regadío (13,5), la soja en regadío (10,3) (Tab. V.6).

Tab. V.5. Cálculos hipotéticos de la posible influencia de un gel inoculante micorrízico ultrapuro de última generación (GIMU) en el aumento de la productividad de 3 cultivos hortícolas de España usando los resultados de ensayos de esta Tesis Doctoral (aumento del rendimiento con los valores más reservados) y los datos estadísticos del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación para 2020.

	Tomate, secano	Tomate, regadío al aire libre	Tomate, regadío protegido	Tomate, total	Pimiento, secano	Pimiento, regadío al aire libre	Pimiento, regadío protegido	Pimiento, total	Pepino, secano	Pepino, regadío al aire libre	Pepino, regadío protegido	Pepino, total
Superficie, ha	315	38.150	17.003	55.468	143	6.162	15.282	21.587	5	526	7.197	7.728
Densidad media, plantas/ha	40.000	40.000	15.000		60.000	40.000	20.000		33.000	40.000	12.000	
Rendimiento medio, kg/ha	8.250	70.962	94.284		6.505	36.687	81.295		8.416	29.549	108.276	
Producción, t	2.599	2.707.200	1.603.111	4.312.910	930	226.065	1.242.350	1.469.346	42	15.543	779.262	794.847
Precio por tonelada €	300	150	500		500	500	830		400	400	540	
Mejora con el GIMU, % de aumento	23	23	23		9	9	9		9,2	9,2	9,2	
Mejora con el GIMU, aumento en kg/ha	1.898	16.321	21.685		585	3.302	7.317		774	2.719	9.961	
Mejora con el GIMU, aumento en t	598	622.656	368.715	991.969	84	20.346	111.812	132.241	4	1.430	71.692	73.126
Dosis del GIMU	1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación		1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación		1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación	1 L/ha cada plantación	
Valor total, €	779.625	406.080.045	801.555.426	1.208.415.096	465.108	113.032.647	1.031.150.658	1.144.648.412	16.832	6.217.110	420.801.681	427.035.622
Gastos adicionales con el GIMU, €/ha/año	189	170	170		189	170	170		189	170	170	
Valor adicional con el GIMU, €/ha	569	2.448	10.843		293	1.651	6.073		310	1.087	5.379	
Beneficios netos adicionales con el GIMU, €/ha	380	2.278	10.673		104	1.481	5.903		121	917	5.209	
Valor total adicional con el GIMU, €	179.314	93.398.410	184.357.748	277.935.472	41.860	10.172.938	92.803.559	103.018.357	1.549	571.974	38.713.755	39.287.277
Gastos totales con el GIMU, €	59.535	6.485.500	2.890.510	9.435.545	27.027	1.047.540	2.597.940	3.672.507	945	89.420	1.223.490	1.313.855
Beneficios netos adicionales anuales con el GIMU, €	119.779	86.912.910	181.467.238	268.499.927	14.833	9.125.398	90.205.619	99.345.850	604	482.554	37.490.265	37.973.422
ROI (retorno de la inversión)	2,0	13,4	62,8	28,5	0,5	8,7	34,7	27,1	0,6	5,4	30,6	28,9

Tab. V.6. Cálculos hipotéticos de la posible influencia de un gel inoculante micorrízico ultrapuro de última generación (GIMU) en el aumento de la productividad de 3 cultivos extensivos de España usando los resultados de ensayos de esta Tesis Doctoral (aumento del rendimiento con los valores más reservados) y los datos estadísticos del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 2019 y 2020.

	Maíz, secano*	Maíz, regadío*	Maíz, total*	Soja, secano**	Soja, regadío**	Soja, total**	Girasol, secano**	Girasol, regadío**	Girasol, total**
Superficie, ha	18.061	325.717	343.778	11	1.560	1.571	629.359	72.409	701.768
Densidad media, plantas/ha	70.000	90.000		400.000	400.000		60.000	60.000	
Rendimiento medio, kg/ha	6.011	12.605		1.173	3.231		970	2.254	
Producción, t	108.565	4.105.663	4.214.227	13	5.040	5.053	610.478	163.210	773.688
Precio por tonelada €	195	195		400	400		370	370	
Mejora con el GIMU, % de aumento	5,9	5,9		13,1	13,1		7,6	7,6	
Mejora con el GIMU, aumento en kg/ha	355	744		154	423		74	171	
Mejora con el GIMU, aumento en t	6.405	242.234	248.639	2	660	662	46.396	12.404	58.800
Dosis del GIMU	0,1 L/ha en semilla	0,1 L/ha en semilla		0,15 L/ha en semilla	0,15 L/ha en semilla		0,1 L/ha en semilla	0,1 L/ha en semilla	
Valor total, €	21.170.111	800.604.243	821.774.354	5.161	2.016.144	2.021.305	225.876.945	60.387.658	286.264.603
Gastos adicionales con el GIMU, €/ha/año	10	10		15	15		10	10	
Valor adicional con el GIMU, €/ha	69	145		61	169		27	63	
Beneficios netos adicionales con el GIMU, €/ha	59	135		46	154		17	53	
Valor total adicional con el GIMU, €	1.249.037	47.235.650	48.484.687	676	264.115	264.791	17.166.648	4.589.462	21.756.110
Gastos totales con el GIMU, €	180.610	3.257.170	3.437.780	165	23.400	23.565	6.293.590	724.090	7.017.680
Beneficios netos adicionales anuales con el GIMU, €	1.068.427	43.978.480	45.046.907	511	240.715	241.226	10.873.058	3.865.372	14.738.430
ROI (retorno de la inversión)	5,9	13,5	13,1	3,1	10,3	10,2	1,7	5,3	2,1

* Datos estadísticos de MAPA para 2020; ** datos estadísticos de MAPA para 2019.

En general, basándonos en los resultados de los ensayos realizados y en los cálculos de los beneficios hipotéticos para los cultivos estudiados a escala de la agricultura española, podemos concluir que el uso del GIMU es beneficioso para todos los parámetros económicos evaluados (valor adicional, beneficios netos adicionales por hectárea y anuales, ROI). Gracias a las aplicaciones del GIMU en los 10 cultivos estudiados en esta tesis doctoral el valor de los beneficios adicionales totales hipotéticos podría ascender a 751.310.272 €/año.

A nivel mundial la producción de los cultivos primarios en 2019 alcanzó 9.356.505.000 toneladas (FAO 2021, *Tab. 17*) recolectados en 1.430.123.000 Ha (FAO 2021, *Tab. 49*) de los cuales 341.585.000 Ha son bajo riego (FAO 2021, *Tab. 5*). El valor agregado de los productos agrícolas a nivel mundial en 2019 fue 3.535.000.000.000 \$US (Banco Mundial 2022) lo que corresponde a 378\$US/tonelada o 2.472 \$/Ha. El cálculo de la contribución hipotética de un gel inoculante micorrícico arbuscular ultrapuro (GIMU) en el aumento de la productividad agrícola global y valor de producción agrícola podría dar siguientes resultados (teniendo en cuenta los datos de los ensayos de esta Tesis de incrementos de productividad entre 5,9 y 23,0% y la distribución global de los cultivos agrícolas micorrícicos arbusculares que ocupan 90% de superficie agrícola, *Tab. I.1.2*, extrapolados a la productividad):

- Aumento hipotético de la productividad mundial con el GIMU: 496.830.416 – 1.936.796.535 toneladas;
- Aumento hipotético del valor agregado mundial de los productos agrícolas con el GIMU: 187.708.500.000 – 731.745.000.000 \$US en total o entre 131-512 \$US/Ha.

Por lo tanto, los resultados y los cálculos económicos, relacionados con las aplicaciones del GIMU tanto a nivel local de un cultivo concreto, como a nivel de un país (España), como a nivel global, demuestran que el uso de este inoculante micorrícico arbuscular de última generación puede ser beneficioso para los agricultores, mejorando la productividad y la calidad de cultivos y haciendo la agricultura más sostenible. El uso del GIMU debería ser recomendado en la agricultura tanto para los 10 cultivos estudiados (olivo, pistachero, almendro, cerezo, tomate, pimiento, pepino, maíz, soja, girasol) como para todos los demás cultivos micorrizables con el objetivo de incrementar los beneficios económicos del sector agrícola. Es muy probable que el uso del GIMU en el sector forestal también tenga importantes beneficios económicos.

VI. CONCLUSIONES

I. La aplicación del GIMU en condiciones agronómicas reales induce importantes efectos positivos sobre el vigor, la productividad, la calidad de las cosechas y los beneficios económicos en diversos cultivos agrícolas: leñosos, hortícolas y extensivos.

II. El GIMU funciona como estimulante natural del enraizamiento, tanto aplicado solo como en combinación con enraizantes comerciales. Además, mejora el desarrollo vegetativo, la supervivencia y el éxito de injerto de los plantones de olivo y pistachero.

III. La aplicación del GIMU aumenta en gran medida la resistencia de las plantas al estrés térmico al aumentar su vigor, productividad y calidad de la fruta, al mismo tiempo que supone una práctica agrícola más sostenible y duradera.

IV. La aplicación conjunta del GIMU y *Azospirillum brasilense* muestra efectos sinérgicos superiores a la aplicación de estos inoculantes biológicos por separado, teniendo gran potencial de uso para mejorar el vigor de las plantas, la productividad, la calidad de cosecha y los beneficios económicos obtenidos.

V. La aplicación del GIMU tiene efectos positivos sobre el vigor, la productividad, la calidad de cosecha y los beneficios económicos independientemente del tipo de producción agrícola: convencional, integrada o ecológica.

VI. La detección de la micorriza arbuscular en las raíces de las plantas no debería considerarse como una prueba fehaciente de funcionamiento del GIMU en las plantas tratadas.

VII. Los resultados y los cálculos económicos, relacionados con las aplicaciones del GIMU tanto a nivel local de un cultivo concreto, como a nivel de un país (España) y a nivel global, demuestran que el uso de esta tecnología de última generación puede ser económicamente muy beneficioso para los agricultores, haciendo la agricultura más sostenible.

En general, el uso de del GIMU de última generación con HMA *Rhizophagus irregularis* es capaz de amoldarse a las exigencias y condiciones de la agricultura moderna, y debería ser recomendado tanto para los 10 cultivos estudiados (olivo, pistachero, almendro, cerezo, tomate, pimiento, pepino, maíz, soja, girasol) como para todos los demás cultivos micorrizables con el objetivo de incrementar los beneficios productivos, medioambientales y económicos del sector agrícola.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- 360 Market Updates (2021) Global phosphate rock market insights and forecast to 2027. SKU ID: QYR-18087024. 145 pp. <https://www.360marketupdates.com/global-phosphate-rock-market-18087024> (último acceso 30/1/2022).
- A Dixon R, Achnine L, Kota P, Liu C-J, Reddy MSS & Wang L (2002) The phenylpropanoid pathway and plant defense – a genomics perspective. *Mol. Plant Pathol.* 3, 371–390.
- Abadía J, Morales F & Abadía A (1999) Photosystem II efficiency in low chlorophyll, iron-deficient leaves. *Plant Soil* 215:183–192.
- Abbaspour H, Pour FS & Abdel-Wahhab MA (2021) Arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates the physiological responses, ion distribution and relevant gene expression to trigger salt stress tolerance in pistachio. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 27(8), 1765–1778.
- Abbaspour H, Saeidi-Sar S, Afshari H & Abdel-Wahhab MA (2012) Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *Journal of plant physiology*, 169(7): 704–709.
- Abbott AK & Robson AD (1982) Infectivity of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *J. Agric. Res.* 33: 1049–1059.
- Abbott I (2002) Origin and spread of the cat, *Felis catus*, on mainland Australia, with a discussion of the magnitude of its early impact on native fauna. *Wildl. Res.* 29, 51–74.
- Abbott L & Robson AD (1982a) Infectivity of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Australian Journal of Agricultural Research* 33, 1049–1059.
- Abbott LK & Lumley SE (2014) Mycorrhizal fungi as a potential Indicator of soil health. In: *Solaiman MZ, Abbott LK, Varma A (eds) Mycorrhizal Fungi: use in sustainable agriculture and land restoration*. Springer, Heidelberg, Germany, pp 17–31
- Abbott LK & Robson A D (1984) The effect of mycorrhizae on plant growth. In: *Powell CL and Bagyaraj D J (eds) VA Mycorrhiza*. CRC Press, Boca Raton pp 113–130.
- Abbott LK & Robson AD (1982b) The role of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Aust J Agric Res* 33:389–408.
- Abbott LK & Robson AD (1984) The effect of VA mycorrhizae on plant growth. In: *Powell CL, Bagyaraj DJ (eds) VA Mycorrhiza*. CRC Press, Boca Raton, Fla., pp 113–130.
- Abbott LK, Robson AD, Hall IR (1983) Introduction of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi into agricultural soils. *Aust J Agric Res* 34:741–749.
- Abbott, L.K & Robson, A.D. 1985. Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 99: 245–255.
- ABC CASTILL LA MANCHA (2022) Más de 82% de la superficie de pistacho en España se encuentra en Castilla-La Mancha, líder en producción. 06/01/2022. Último acceso - 21/2/2022: https://www.abc.es/espana/castilla-la-mancha/abci-mas-82-por-ciento-superficie-pistacho-espana-encuentra-castilla-la-mancha-lider-produccion-202201061820_noticia.html
- Abdel Latef AA & Chaoxing H (2011b) Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiol. Plant.* 33, 1217–1225. doi: 10.1007/s11738-010-0650-3
- Abdel Latef AA & Chaoxing HJ (2014) Does the inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants? *Plant Grow. Regul.* 33, 644–653. doi: 10.1007/s00344-014-9414-4
- Abdel Latef AA (2011) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and copper on growth, accumulation of osmolyte, mineral nutrition and antioxidant enzyme activity of pepper (*Capsicum annum* L.). *Mycorrhiza* 21, 495–503. doi: 10.1007/s00572-010-0360-0
- Abdel Latef, A. A, Chaoxing, H. (2011a) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Sci. Hort.* 127, 228–233. doi: 10.1016/j.scienta.2010.09.020
- Abdel-Fattah G.M. & Asrar A.-W.A. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungal application to improve growth and tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants grown in saline soil. *Acta Physiol Plant*, 34:267–277. DOI 10.1007/s11738-011-0825-6
- Abdel-Fattah GM & Shabana YM (2002) Efficacy of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* in protection of cowpea plants against root rot pathogen *Rhizoctonia solani*. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, 109: 207–215.
- Abdel-Latef AA, Hashem A, Rasoot S, Abd-Allah EF, Alqarawi AA, Egamberdieva D, Jan S, Anjum NA & Ahmad P (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and abiotic stress in plants: A review. *J. Plant Biol.* 59, 407–426.
- Abdurrahman MI, Chaki S & Saini G (2020) Stubble burning: Effects on health & environment, regulations and management practices. *Environmental Advances*, 2, 100011. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2020.100011>.
- Abe S, Maruyama N, Hayama K, Ishibashi H, Inoue S, Oshima H, Yamaguchi H. (2003) Suppression of tumor necrosis factor-alpha-induced neutrophil adherence responses by essential oils. *Mediators of Inflammation*, 12, 323–328.
- Abel S (2017) Phosphate scouting by root tips. *Current Opinion in Plant Biology* 39: 168–177.
- Abobaker AM, Bound SA, Swarts ND & Barry KM (2018) Effect of fertiliser type and mycorrhizal inoculation on growth and development of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Rhizosphere*, 6, 11–19. doi:10.1016/j.rhisph.2018.01.005
- Abrishami MH (1995) Persian pistachio. A comprehensive history. University Press, Tehran (In Persian).
- Abushita AA, Hebshi EA, Daood HG & Biacs PA (1997) Determination of antioxidant vitamins in tomatoes. *Food Chem.* 60, 207–212.
- Abuzinadah RA, Read DJ 1989. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. V. Nitrogen transfer in birch (*Betula pendula*) grown in association with mycorrhizal and nonmycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112: 61–68.
- Achatz, M. & Rillig, M.C. (2014) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae enhance transport of the allelochemical juglone in the field. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 76–82.
- ADAM (2022) Folic acid in diet. *Medline Plus, Medical Encyclopedia*. <https://medlineplus.gov/ency/article/002408.htm> (last access 22/1/2022)
- Addy HD, Boswell EP, Koide RT 1998 Low temperature acclimation and freezing resistance of extraradical VA mycorrhizal hyphae. *Mycological Research* 102, 582–586.
- Addy HD, Miller MH, Peterson RL 1997 Infectivity of the propagules associated with extraradical mycelia of two AM fungi following winter freezing. *New Phytologist* 135, 745–753.
- Addy HD, Schaffer G, Miller MH, Peterson RL 1994 Survival of the external mycelium of a VAM fungus in frozen soil over winter. *Mycorrhiza* 5, 1–5.
- Adesemoye AO, Torbert HA & Klopper JW (2008) Enhanced plant nutrient use efficiency with PGPR and AMF in an integrated nutrient management system. *Canadian Journal of Microbiology*, 54(10): 876–886.
- Adetula O & Denton L (2003) Performance of vegetative and yield accessions of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Horticultural Society of Nigeria (HORTSON) Proceedings of 21st Annual Conference 10-13 Nov, 2003*, 10–13.
- Adeyemi N, Sakariyawo O & Atayese M (2017) Yield and yield attributes responses of soybean (*Glycine max* L. Merrill) to elevated CO₂ and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in the humid transitory rainforest. *Notulae Scientia Biologicae* 9 (2):233–41.
- Adeyemi NO, Atayese MO, Olubode AA & Akan ME (2019) Effect of commercial arbuscular mycorrhizal fungi inoculant on growth and yield of soybean under controlled and natural field conditions. *Journal of Plant Nutrition* 43 (4):487–99. doi: 10.1080/01904167.2019.1685101.
- Adeyemi NO, Atayese MO, Sakariyawo OS & Azeez JO (2021a) Mycorrhizal growth and phosphorus responses of tropical soybean (*Glycine max* L.) cultivars differ with arbuscular mycorrhizal fungi isolates and phosphorus application rates in a derived-savanna zone of Nigeria. *Journal of Plant Nutrition*, 1–17.
- Adeyemi NO, Atayese MO, Sakariyawo OS, Azeez JO, Sobowale SP, Olubode A, Mudathir R, Adebayo R & Adeoye S (2021b) Alleviation of heavy metal stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Glycine max* (L.) grown in copper, lead and zinc contaminated soils. *Rhizosphere*, 18, 100325.
- Adholeya A (2003) Commercial production of AMF through industrial mode and its large-scale application. In: *Abstracts, 4th International Conference on Mycorrhizae*. Montreal, Canada, p 240.
- Adholeya A, Tiwari P, Singh R (2005) Large-scale production of arbuscular mycorrhizal fungi on root organs and inoculation strategies. In: *Declerck S, Strullu DG, Fortin JA (eds) In vitro culture of mycorrhizas*. Springer, Heidelberg, pp 315–338

- Adiova JM, Pampolina NM & Aggangan NS (2013) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on growth and Cu uptake and toxicity of *Desmodium cinereum* (Kunth) DC. *Philipp J Sci* 142:87–96
- Adolfsson L, Nziengui H, De Abreu I.N, Šimura J, Beebo A, Herdean A, Aboalizadeh J, Široká J, Moritz T, Novák O, et al. (2017) Enhanced secondary- and hormone metabolism in leaves of arbuscular mycorrhizal *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 175, 392–411.
- Affokpon A, Coyne DL, Lawouin L, Tossou C, Agbèdè RD & Coosemans J (2011) Effectiveness of native west African arbuscular mycorrhizal fungi in protecting vegetable crops against root-knot nematodes. *Biol Fertil Soils* 47:207–217.
- Afzal, A, Bano, A & Fatima, M. (2010) Higher soybean yield by inoculation with N-fixing and P-solubilizing bacteria. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 487–495.
- Agafonova NV, Kaparullina EN, Doronina NV & Trotsenko YA (2013) Phosphate-solubilizing activity of aerobic methylobacteria. *Microbiology* 82, 864–867. doi: 10.1134/S0026261714010020
- Agarwal S & Rao AV (2000) Tomato lycopene and its role in human health and chronic diseases. *CMAJ* 163, 739–744.
- Aggarwal K, Khanuja S, Ahmad A, Santha Kumar T, Gupta VK & Kumar S (2002) Antimicrobial activity profiles of the two enantiomers of limonene and carvone isolated from the oils of *Mentha spicata* and *Anethum sowa*. *Flavour and Fragrance Journal*, 17, 59–63.
- Agnolucci M, Battini F, Cristani C & Giovannetti M (2015) Diverse bacterial communities are recruited on spores of different arbuscular mycorrhizal fungal isolates. *Biol Fertil Soils* 51:379–389.
- Aguilar-Fernandéz M, Jaramillo VJ, Varela-Fregoso L, Gavito ME (2009) Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19:179–186.
- Aguilar-Trigueros CA, Hempel S, Powell JR, Cornwell WK, Rillig MC. 2019. Bridging reproductive and microbial ecology: a case study in arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME Journal* 13: 873–884.
- Aguilera, P, Larsen, J, Borie, F, Berríos, D, Tapia, C & Cornejo, P. (2018) New evidences on the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi inducing Al tolerance in wheat. *Rhizosphere* 5, 43–50. doi: 10.1016/j.rhisph.2017.11.002
- Aguilera, P, Pablo, C, Fernando, B, Fritz, O. (2014) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Triticum aestivum* L. plants growing in an andosol with high aluminum level. *Agri. Eco. Environ.* 186, 178–184. doi: 10.1016/j.agee.2014.01.029
- Aguirre-Medina JF, Cadena-Iñiguez J, Olguín-Hernández G, Aguirre-Cadena JF & Andrade-Luna MI (2021) Co-Inoculation of *Sechium edule* (Jacq.) Sw. Plants with *Rhizophagus intraradices* and *Azospirillum brasilense* to Reduce *Phytophthora capsici* Damage. *Agriculture*, 11(5), 391.
- Agyei D, Potumarthi R & Danquah MK (2015) Food-derived multifunctional bioactive proteins and peptides: applications and recent advances. In: *Gupta VK, Tuohy MG, O'Donovan A & Lohani M (Eds). Biotechnology of Bioactive Compounds: Sources and Applications*. Wiley Blackwell, Chichester, pp. 507–524.
- Ahmed GJ, Mao Q, Yan Y, Wu M, Wang Y, Ren J, Guo P, Liu A, Chen S (2020) Role of melatonin in arbuscular mycorrhizal fungi-induced resistance to *Fusarium* wilt in cucumber. *Phytopathology* 110:999–1009.
- Ahanger MA & Agarwal RM (2017) Potassium up-regulates antioxidant metabolism and alleviates growth inhibition under water and osmotic stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Protoplasma* 254 (4), 1471–1486. doi: 10.1007/s00709-016-1037-0
- Ahanger MA, Alyemeni MN, Wijaya L, Alamri SA, Alam P, Ashraf M et al. (2018) Potential of exogenously sourced kinetin in protecting *Solanum lycopersicum* from NaCl-induced oxidative stress through up-regulation of the antioxidant system, ascorbate–glutathione cycle and glyoxalase system. *PLoS One* 13 (9), e0202–e0175. doi: 10.1371/journal.pone.0202175
- Ahanger MA, Tittal M, Mir RA & Agarwal RM (2017a) Alleviation of water and osmotic stress-induced changes in nitrogen metabolizing enzymes in *Triticum aestivum* L. cultivars by potassium. *Protoplasma* 254 (5), 1953–1963. doi: 10.1007/s00709-017-1086-z
- Ahanger MA, Tomar NS, Tittal M, Argal S & Agarwal RM (2017b) Plant growth under water/salt stress: ROS production; antioxidants and significance of added potassium under such conditions. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 23 (4), 731–744. doi: 10.1007/s12298-017-0462-7
- Ahanger MA, Tyagi SR, Wani MR & Ahmad P (2014) Drought tolerance: role of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. In: *Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment, vol. 1. Eds. Ahmad P, Wani MR*. Springer, 25–55.
- Ahmad, P, Jaleel, C. A, Salem, M. A, Nabi, G, Sharma, S. (2010) Roles of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Crit. Rev. Biotechnol.* 30, 161–175. doi: 10.3109/07388550903524243
- Ahmed B, Midrarullah & Sajjad Mirza M (2013) Effects of inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPRs) on different growth parameters of cold area rice variety, Fakre malakand. *Afr. J. Microbiol. Res.* 7, 1651–1656. doi: 10.5897/ajmr2013.5351
- Ahuja I, Kissen R, Bones AM (2012) Phytoalexins in defense against pathogens. *Trends Plant Sci* 17:73–90.
- Ainsworth GC (1976) Introduction to the history of mycology. Cambridge University Press, New York
- Ait-El-Mokhtar M, Laouane RB, Anli M, Boutasknit A, Wahbi S & Meddich A (2019) Use of mycorrhizal fungi in improving tolerance of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings to salt stress. *Sci. Hori.* 253, 429–438. doi: 10.1016/j.scienta.2019.04.066
- Aka-Kaçar Y, Akpınar Ç, Agar A, Yalçın-Mendi Y, Serçe S & Ortaş İ (2010) The effect of mycorrhiza in nutrient uptake and biomass of cherry rootstocks during acclimatization. *Roman Biotechnol Lett* 15:5246–5252.
- Akhtar MS & Siddiqui ZA (2008) Arbuscular mycorrhizal fungi as potential bioprotectants against plant pathogens. In *Mycorrhizae: Sustainable agriculture and forestry*. Z. A. Siddiqui, M. S. Akhtar & K. Futai (Eds.), (pp. 61–97). Dordrecht: Springer.
- Akhtar MS & Abdulla NSA (2014) Mass production techniques of arbuscular mycorrhizal fungi: major advantages and disadvantages: A review. *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 11: 1199-1204.
- Akiyama K & Hayashi H (2002) Arbuscular mycorrhizal fungus-promoted accumulation of two new triterpenoids in cucumber roots. *Biosci Biotechnol Biochem* 66(4):762–769. <https://doi.org/10.1271/bbb.66.762>
- Akiyama K, Matsuzaki KI & Hayashi H (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824–827.
- Aktar MW, Sengupta D & Chowdhury A (2009) Impact of pesticides use in agriculture: their benefits and hazards. *Interdisciplinary toxicology*, 2(1), 1–12. <https://doi.org/10.2478/v10102-009-0001-7>
- Al Jawaldeh A, Pena-Rosas JP, McColl K, Johnson Q, Elmadafa I & Nasreddine L (2019) Wheat flour fortification in the Eastern Mediterranean Region. *World Health Organization*. 44pp. ISBN: 978-92-9022-251-4
- Alarcon A, Davies FT Jr, Autenrieth RL & Zuberer DA (2008) Arbuscular mycorrhiza and petroleum-degrading microorganisms enhance phytoremediation of petroleum-contaminated soil. *International Journal of Phytoremediation*, 10(4), 251–263.
- Alaux PL, Naveau F, Declerck S & Cranenbrouck S (2020) Common mycorrhizal network induced JA/ET genes expression in healthy potato plants connected to potato plants infected by *Phytophthora infestans*. *Frontiers in plant science*, 11, 602.
- Alaux P-L, Zhang Y, Gilbert L & Johnson D (2021) Can common mycorrhizal fungal networks be managed to enhance ecosystem functionality? *Plants, People, Planet*, 00:1–12. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10178>
- Al-Babili, S. Bouwmeester, H.J. Strigolactones, a Novel Carotenoid-Derived Plant Hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2015, 66, 161–186.
- Alban R, Guerrero R, Toro M (2013) Interactions between a root-knot nematode (*Meloidogyne exigua*) and arbuscular mycorrhizae in coffee plant development (*Coffea arabica*). *Am J Plant Sci* 4:19–23.
- Albornoz FE, Dixon KW & Lambers H (2021) Revisiting mycorrhizal dogmas: Are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? *Soil Ecology Letters*, 3(1), 73–82.
- Albrechtova J, Latr A, Nedorost L, Pokluda R, Posta K & Vosatka M (2012) Dual inoculation with mycorrhizal and saprotrophic fungi applicable in sustainable cultivation improves the yield and nutritive value of onion. *Sci World J*, 2012(ID 3740911):1-8.
- Aldwell FEB & Hall IR (1987) A review of serological techniques for the identification of mycorrhizal fungi. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (eds) *Mycorrhizae in the next decade. Practical applications and research priorities. Proceedings of the 7th North American Conference on Mycorrhizae*, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla, 305–307.

- Alejo-Iturvide F, Márquez-Lucio MA, Morales-Ramírez I, *et al.* (2008) Mycorrhizal protection of chili plants challenged by *Phytophthora capsici*. *Eur J Plant Pathol* 120:13–20.
- Alexander T, Meier R, Toth, R & Weber HC (1988) Dynamics of arbuscule development and degeneration in mycorrhizas of *Triticum aestivum* L. and *Avena sativa* L. with reference to *Zea mays* L. *New Phytologist*, 110(3), 363-370.
- Alexander T, Toth R, Meier R & Weber HC (1989) Dynamics of arbuscule development and degeneration in onion, bean and tomato with reference to vesicular-arbuscular mycorrhizae in grasses. *Canadian Journal of Botany* 67: 2505-2513. doi:10.1139/b89-320.
- Alfiky A & Weiskopf L (2021) Deciphering *Trichoderma*–plant–pathogen interactions for better development of biocontrol applications. *Journal of Fungi*, 7(1), 61.
- Alford RA & Wilbur HM (1985) Priority effects in experimental pond communities: competition between *Bufo* and *Rana*. *Ecology* 66: 1097–1105.
- Alguacil MM, Lozano Z, Campoy MJ, Roldán A. 2010. Phosphorus fertilisation management modifies the biodiversity of AM fungi in a tropical savanna forage system. *Soil Biology and Biochemistry* 42(7):1114-1122.
- Alguacil MM, Lumini E, Roldán A, Salinas-García JR, Bonfante P & Bianciotto V (2008) The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Application* 18(2):527-536.
- Alho L, Carvalho M, Brito I & Goss MJ (2015) The effect of arbuscular mycorrhiza fungal propagules on the growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) under Mn toxicity in ex situ experiments. *Soil Use Manage.* 31: 337-344.
- Ali A, Ghani MI, Ding H, Fan Y, Cheng Z & Iqbal M (2019) Co-amended synergistic interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the organic substrate-induced cucumber yield and fruit quality associated with the regulation of the am-fungal community structure under anthropogenic cultivated soil. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(7), 1539.
- Ali A, Ghani MI, Ding H, Iqbal M, Cheng Z & Cai Z (2021) Arbuscular mycorrhizal inoculum coupled with organic substrate induces synergistic effects for soil quality changes, and rhizosphere microbiome structure in long-term monocropped cucumber planted soil. *Rhizosphere*, 20, 100428.
- Aliasgharzad N, Neyshabouri MR & Salimi G (2006) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium japonicum* on drought stress of soybean. *Biologia*, 61(19), S324-S328.
- Aliferis KA, Chamoun R & Jabaji S (2015) Metabolic responses of willow (*Salix purpurea* L.) leaves to mycorrhization as revealed by mass spectrometry and (1)H NMR spectroscopy metabolite profiling. *Frontiers in plant science*, 6, 344.
- Aljawasim BD, Khaeim HM & Manshood MA (2020) Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) as potential biocontrol agents against damping-off disease *Rhizoctonia solani* on cucumber. *Journal of Crop Protection*, 9(1), 141-147.
- Al-Karaki GN, Mcmichael B & Zak J (2004) Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* 14, 263–269.
- Al-Karaki GN (1998) Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza* 8:41–45
- Al-Karaki GN (2001) Salt stress response of salt-sensitive and tolerant durum wheat cultivars inoculated with mycorrhizal fungi. *Acta Agron Hung* 49:25–34.
- Al-Karaki GN (2006) Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water. *Scientia horticulturae*, 109(1), 1-7.
- Al-Karaki GN (2017) Effects of mycorrhizal fungi inoculation on green pepper yield and mineral uptake under irrigation with saline water. *Adv Plants Agric Res*, 6(5): 00231. DOI: 10.15406/apar.2017.06.00231
- Al-Karaki GN, Hammad R & Rusan M (2001) Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress. *Mycorrhiza* 11:43–47.
- ALL THE RESEARCH (2021) Orchid Market by Product Type (Phalaenopsis Orchid, Cattleya Orchid, Vanda Orchid, Paphiopedilum Orchid, Miltonia Orchid and Others), by Application (Garden, Cosmetic and Herbal Medicine), by regions (North America, Europe, Asia Pacific, Latin America, and Middle East & Africa): Opportunity Analysis and Industry Forecast, 2021-2027. Report ID: 735. <https://www.alltheresearch.com/report/735/orchid-market> (acceso 3/10/2021)
- Allaway WG & Ashford AE (2001) Motile tubular vacuoles in extrametrical mycelium and sheath hyphae of ectomycorrhizal systems. *Protoplasma*, 215: 218–225.
- Allaway WG, Carpenter JL & Ashford AE (1985) Amplification of inter-symbiont surface by root epidermal transfer cells in the *Pisonia* mycorrhiza. *Protoplasma*, 128: 227–231. doi:10.1007/BF01276346.
- Allen EB & Allen MF (1980) Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following strip mine reclamation in Wyoming. *J Appl Ecol* 17:139–147.
- Allen EB, Allen MF, Helm DJ, Trappe JM, Molina R & Rincon E (1995) Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* 170: 47 – 62.
- Allen JW & Shachar-Hill Y (2009) Sulfur transfer through an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol* 149:549–560. DOI 10.1104/pp.108.129866
- Allen MF & McMahon JA (1988) Direct VA mycorrhizal inoculation of colonizing plants by pocket gophers (*Thomomys talpoides*) on Mount St. Helens. *Mycologia* 80(2):754–756.
- Allen MF (1987) Re-establishment of mycorrhizas on Mount St Helens: migration vectors. *T Brit Mycol Soc* 88:413–417.
- Allen MF (1996) The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycol Res* 100:769–782.
- Allen MF (2007) Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone J* 6:291–297.
- Allen MF (2009) Bidirectional water flows through the soil-fungal-plant mycorrhizal continuum. *New Phytologist* 182, 290-293.
- Allen MF, Allen EB & Friese CF (1989) Responses of the non-mycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 111(1), 45-49.
- Allen MF, Hipps LE & Wooldridge GL (1989) Wind dispersal and subsequent establishment of VA mycorrhizal fungi across a successional arid landscape. *Landscape Ecology* 2: 165–171.
- Allen MR, Barros VR, Broome J, *et al.* (2014) IPCC fifth assessment report (AR5) “Climate change 2014”. Synthesis report. *Intergovernmental Panel on Climate Change*, 116pp.
- Allen TR, Millar T, Berch SM & Berbee ML (2003) Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots. *New Phytol* 160:255–272. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00885.x.
- Alloway BJ (2009) Soil factors associated with zinc deficiency in crops and humans. *Environ Geochem Health*, 31:537–48.
- Almacá A, Almacá ND & Senbayram M (2021) Interactive effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation and phosphorus fertilizer application on yield and nutrient content of red pepper (*Capsicum annum* L.) in a semi-arid region. *Applied Ecology and Environ Research* 19(4), 2779-2792.
- Alori ET, Glick BR & Babalola OO (2017) Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 8, article 971. doi:10.3389/fmicb.2017.00971
- Al-Qarawi AA, Mridha MAU & Dhar PP (2013) Report of *Funnelformis mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. and Trappe from rangeland soil of Saudi Arabia. *Res J Biotechnol* 8:96–99
- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 19–31.
- Altieri MA, Nicholls CI, Henao A & Lana MA (2015) Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. *Agron Sustain Dev* 35:869–890. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0285-2>
- Alvarado P, Cabero J, Moreno G, Bratek Z, Van Vooren N, Kaounas V, Konstantinidis G, Agnello C, Merényi Z & Smith ME (2014) Species diversity of *Genea* (Ascomycota, *Pezizales*) in Europe. *Ascomycete.org.* 6(3): 41-51.
- Álvarez M, Sueldo R & Barassi C (1996) Effect of *Azospirillum* on coleoptile growth in wheat seedlings under water stress. *Cereal Res. Commun.* 24 (1), 101–107.

- Álvarez-Fernández A, Melgar JC, Abadía J & Abadía A (2011) Effects of moderate and severe iron deficiency chlorosis on fruit yield, appearance and composition in pear (*Pyrus communis* L.) and peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Environ Exp Bot* 71:280–286
- Amanifar S & Toghranegar Z (2020) The efficiency of arbuscular mycorrhiza for improving tolerance of *Valeriana officinalis* L. and enhancing valerenic acid accumulation under salinity stress. *Ind. Crops Prod.* 147, 112234. DOI 10.1016/j.indcrop.2020.112234.
- Amaya-Carpio L, Davies FT Jr, Fox T & He C (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi and organic fertilizer influence photosynthesis, root phosphatase activity, nutrition, and growth of *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa*. *Photosynthetica* 47: 1–10.
- Ambardar VK (2011) Potential of endo-mycorrhizae and bacterial antagonist on the growth performance of tomato cultivars against bacterial wilt. *Journal of Research & Development*, 11: 3-12.
- Ames RN & Linderman RG. 1978. The growth of easter lily (*Lilium longiflorum*) as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, *Fusarium oxysporum*, and fertility level. *Canadian Journal of Botany* 56:2773- 2780.
- Ames RN, Mihara KL & Bayne HG (1989) Chitin-decomposing actinomycetes associated with a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus from a calcareous soil. *New Phytol.* 111, 67–71. doi: 10.1111/j.1469-8137.1989.tb04219.x
- Ames RN, Porter LK, St John TV & Reid CP (1984) Nitrogen sources and 'A' values for vesicular–arbuscular and non-mycorrhizal sorghum grown at three rates of 15N-ammonium sulphate. *New Phytologist*, 97(2), 269-276.
- Ames RN, Reid CP, Porter LK & Cambardella C (1983) Hyphal uptake and transport of nitrogen from two ¹⁵N-labelled sources by *Glomus mosseae*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 95(3), 381-396.
- Ames RN, Reid CPP & Ingham ER (1984) Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist* 96 (4), 555–563.
- AMF-PHYLOGENY.COM (2021) AMF species list: AMF higher taxa. (Edited by Schüßler A. & Walker C.) <https://docs.google.com/spreadsheets/d/e/2PACX-1vQlfpYMAHZy5MfrbEy38xaDXoRE9XDJlv1AiUnMdxIV7Y9413IbbgD1MYdy-tziujkBr5sq8P3tDCqz/pubhtml?gid=1525717312&single=true> (último acceso 8/9/2021) a través de la página-web "Glomeromycota TAXONOMY": http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_species.html, SYMPLANTA GmbH & Co. KG.
- Amir H, Jourand P, Cavaloc Y & Ducouso M (2014) Role of mycorrhizal fungi in the alleviation of heavy metal toxicity in plants In *Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration* (eds Solaiman ZM, Abbott LK & Varma A). Springer, Berlin Heidelberg 41, 241–258.
- Amundson R, Berhe AA, Hopmans JW, Olson C, Sztein AE & Sparks DL (2015) Soil and human security in the 21st century. *Science* 348: 1261071.
- An J, Zeng T, Ji C, de Graaf S, Zheng Z, Xiao TT, Deng X, Xiao S, Bisseling T, Limpens E & Pan Z (2019) A *Medicago truncatula* SWEET transporter implicated in arbuscule maintenance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 224(1): 396-408.
- Anbi AA, Mirshekari B, Eivazi A, Yarnia M & Behrouzfar EK (2020) PGPRs affected photosynthetic capacity and nutrient uptake in different *Salvia* species. *J. Plant Nutr.* 43, 108–121. doi: 10.1080/01904167.2019.1659342
- Anderson, R. C., Ebbers, B. C & Liberta, A. E. (1986) Influence of varied soil moisture conditions on VAM fungal colonization of prairie cordgrass (*Spartina pectinata*, Lind.). *New Phytologist*, 102, 523–527.
- Andrade SAL & Silveira APD (2008) Mycorrhiza influence on maize development under Cd stress and P supply. *Braz. J. Plant Physiol.* 20 (1), 39–50. doi: 10.1590/S1677-04202008000100005
- Andrade G, Mihara KL, Linderman RG & Bethlenfalvai GJ (1997) Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 192 (1), 71–79.
- Andrade G, Mihara KL, Linderman RG & Bethlenfalvai GJ (1998) Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant and Soil* 202 (1), 89–96.
- Andrews JH & Harris RF (2000) The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces. *Annual Review of Phytopathology*, 38, 145–180. doi:10.1146/annurev.phyto.38.1.145
- Anonymous (1931) Establishing pines: Preliminary observations on the effects of soil inoculation. *Rhodesia Agr. J.* 28:185-187.
- Anschütz U, Becker D & Shabala S (2014) Going beyond nutrition: regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment. *J Plant Physiol* 171:670–687.
- Anslan S, Bahram M, Tederloo L (2016) Temporal changes in fungal communities associated with guts and appendages of Collembola as based on culturing and high-throughput sequencing. *Soil Biol Biochem* 96:152–159.
- Ansori A & Gholami A (2015) Improved nutrient uptake and growth of maize in response to inoculation with *Thiobacillus* and mycorrhiza on an alkaline soil. *Commun Soil Sci Plant Anal* 46:2111–2126.
- Antonious, G.F. Impact of Soil Management and Two Botanical Insecticides on Urease and Invertase Activity. *J. Environ. Sci. Health Part B* 2003, 38, 479–488.
- Aono T, Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR, Harrison MJ, Saito M (2004) Expression of alkaline phosphatase genes in arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist*, 162(2), 525-534.
- Aranda E, Scervino JM, Godoy P, Reina R, Ocampo JA, Wittich RM & García-Romera I (2013) Role of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus custos* in the dissipation of PAHs under root-organ culture conditions. *Environmental Pollution*, 181, 182–189. doi:10.1016/j.envpol.2013.06.034
- Arditti J & Ernst R (1993a) Several early scientific investigators and their research: A contribution towards the history of orchids in the United States of America. In W. Rittershausen (ed.), *100 years of orchids, the Orchid Review centenary year book 1893-1993*. Bardfield Books, Great Bardfield, Braintree, Essex, U. K. Pp. 125-142.
- Arditti J (1990) Lewis Knudson (1884-1958): His science, his times, and his legacy. *Lindleyana* 5: 1-79.
- Arditti J (1992) Fundamentals of orchid biology. *Wiley-Interscience*, New York. 691p. ISBN: 9780471549062.
- Argaw A (2012) Evaluation of co-inoculation of *Bradyrhizobium japonicum* and phosphate solubilizing *Pseudomonas* spp. Effect on soybean (*Glycine max* L. (Merr.)) in Assosa area. *J. Agr. Sci. Tech.* 14, 213–224.
- Arines J, Porto ME & Vilariño A (1992) Effect of manganese on vesicular-arbuscular mycorrhizal development in red clover plants and on soil Mn-oxidizing bacteria. *Mycorrhiza* 1:127–131. <https://doi.org/10.1007/BF00203260>
- Arines J, Vilarino A & Sainz M (1989) Effect of different inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on manganese content and concentration in red clover (*Trifolium pratense* L.) plants. *New Phytol* 112:215–219.
- Aroca R, Bago A, Sutka M, Paz JA, Cano C, Amodeo G & Ruíz-Lozano JM (2009) Expression analysis of the first arbuscular mycorrhizal fungi aquaporin described reveals concerted gene expression between salt-stressed and non-stressed mycelium. *Mol. Plant Microbe Interact* 22: 1169-1178.
- Aroca R, Porcel R & Ruiz-Lozano JM (2007) How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins. *New Phytologist* 173, 808-816.
- Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Zamarreño AM, Paz JA, García-Mina JM, Pozo MJ & López-Ráez JA (2013) Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *J. Plant Physiol.* 170, 47–55. doi: 10.1016/j.jplph.2012.08.020
- Arquero O, Belmonte A, Casado B, Cruz-Blanco M, Espadafor M, Fernández JL, Gallego JC, García A, Lorite I, Lovera M, et al. (2013) Manual del almendro. *Ediciones Junta de Andalucía*, Consejería de Agricultura, Pesca y Desarrollo Rural: Sevilla, Spain, 81 pp.
- Arscott SA & Tanumihardjo SA (2010) Carrots of many colors provide basic nutrition and bioavailable phytochemicals acting as a functional food. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 9, 223–239.
- Artursson V & Jansson JK (2003) Use of bromodeoxyuridine immunocapture to identify active bacteria associated with arbuscular mycorrhizal hyphae. *Appl Environ Microbiol* 69:6208–6215.
- Artursson V, Finlay RD & Jansson JK (2006) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environ Microbiol* 8:1–10.

- Aryal UK, Xu HL & Fujita M (2003) Rhizobia and AM fungal inoculation improve growth and nutrient uptake of bean plants under organic fertilization. *J Sustain Agric* 21:27–39. https://doi.org/10.1300/J064v21n03_04
- Arzaneh MH, Alikhani HA, Khavazi K, Rahimian HA & Miransari M (2011) Wheat (*Triticum aestivum* L.) growth enhancement by *Azospirillum* sp. under drought stress. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 27 (2), 197–205.
- Asai T (1934) Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. *Jap J Bot* 7:107-150.
- Asai T (1943) Die Bedeutung der mycorrhiza für das Pflanzenleben. *Jpn J Bot* 12:359–436.
- Asai T (1944) Über die Mykorrhizenbildung der leguminösen Pflanzen. *Jpn J Bot* 13:463.
- Asher CJ & Ozanne PG (1967) Growth and potassium content of plants in solution cultures maintained at constant potassium concentrations. *Soil Sci* 103:155–161.
- Ashford AE & Allaway WG (1982) A sheathing mycorrhiza on *Pisonia grandis* R. Br. (Nyctaginaceae) with development of transfer cells rather than a Hartig net. *New Phytol.* 90: 511– 519. doi:10.1111/j.1469-8137.1982.tb04483.x.
- Ashford AE & Allaway WG (2002) The role of the motile tubular vacuole system in mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 244: 177–187.
- Askary M, Mostajeran A, Amooaghaei R & Mostajeran M (2009) Influence of the co-inoculation *Azospirillum brasilense* and *Rhizobium meliloti* plus 2,4-D on grain yield and N, P, K content of *Triticum aestivum* (cv. Baccros and Mahdavi). *Am-Euras. J. Agric. Environ. Sci.* 5, 296–307.
- Åslund ML, Lunney AJ, Rutter A & Zeeb BA (2010) Effects of amendments on the uptake and distribution of DDT in *Cucurbita pepo* ssp *pepo* plants. *Environmental Pollution*, 158(2), 508–513. doi:10.1016/j.envpol.2009.08.030
- Athenaeus (2008) The Banquet of the learned. (trans: Yonge CD) The Project Gutenberg EBook,
- Atilano RA, Menge JA & Gundy SD (1981) Interaction between *Meloidogyne arenaria* and *Glomus fasciculatus* in grape. *J Nematol* 13:52–57.
- Atkin OK, Sherlock D & Fitter AH (2009) Temperature dependence of respiration in roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 182, 189-199.
- Atkinson D & Watson CA (2000) The beneficial rhizosphere: a dynamic entity. *Appl Soil Ecol* 15:99–104.
- Atkinson D & Watson CA (2000) The research needs of organic farming: distinct or just the same as other agricultural research. *Proceeding BCPC Conference - Pest and Diseases*, 151-158.
- Atkinson D (2000) Root characteristics: why and what to measure. In: *Root methods*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1-32.
- Atkinson D (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and the form and functioning of the root system. In: *Microbial activity in the rhizosphere*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 199-222.
- Atkinson D (2020) Mycorrhizal activity, resource and microbial cycles. In: *The science beneath organic production*. Atkinson D & Watson CA, eds. John Wiley & Sons Ltd, pp. 199-212.
- Atkinson D, Baddeley JA, Goicoechea N, Green J, Sánchez-Díaz M & Watson CA (2002) Arbuscular mycorrhizal in low input agriculture. In: *Gianinazzi S, Schiøpp H, Barea JM & Haselwandter K (Eds). Mycorrhizal Technology in Agriculture: From Genes to Bioproducts*. Birkhäuser Verlag, 211–222.
- Atkinson D, Berta G & Hooker JE (1994) Impact of mycorrhizal colonization on root architecture, root longevity and the formation of growth regulators. In: *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhäuser, Basel, 89-99.
- Atkinson D, Bhat KK, Coultts MP, Mason PA & Read DK, editors (2012) Tree root systems and their mycorrhizas. *Volume 7 of Developments in Plant and Soil Sciences*. Springer Science & Business Media, 525 pp. ISBN 9789400968332.
- Atkinson D, Black KE, Forbes PJ, Hooker JE, Baddeley JA & Watson CA (2003) The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation and environment on root development in soil. *Eur Soil Sci* 54:751–757.
- Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K & Germida J (2009) The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza* 19:239–246. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0215-0>
- Audet P & Charest C (2006) Effects of AM colonization on “wild tobacco” plants grown in zinc-contaminated soil. *Mycorrhiza*, 16(4), 277-283.
- Audet P (2014) Arbuscular mycorrhizal fungi and metal phytoremediation: ecophysiological complementarity in relation to environmental stress. In: *Emerging technologies and management of crop stress tolerance*. Eds. Ahmad, P., Rasool, S. (San Diego: Academic Press), 133–160.
- Augé RM & Moore JL (2005) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and plant drought resistance. In: *Mycorrhiza: role and applications*. Allied Publishers Limited, New Delhi, 136–157.
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42.
- Augé RM (2004) Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4): 373-381.
- Augé RM, Stodola AJW, Tims JE, et al. (2001) Moisture retention properties of a mycorrhizal soil. *Plant Cell Environ* 230: 87–97
- Augé RM, Sylvia DM, Park S, et al. (2004) Partitioning mycorrhizal influence on water relations of *Phaseolus vulgaris* into soil and plant components. *Can J Bot* 82:503–514. doi:10.1139/b04-020.
- Augé RM, Toler HD & Saxton AM (2014) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Front. Plant. Sci.* 5, 562. doi: 10.3389/fpls.2014.00562
- Augé RM, Toler HD & Saxton AM (2016) Mycorrhizal stimulation of leaf gas exchange in relation to root colonization, shoot size, leaf phosphorus and nitrogen: a quantitative analysis of the literature using meta-regression. *Frontiers in Plant Science* 7: 1084. doi 10.3389/fpls.2016.01084
- Aula L, Dhillon JS, Omara P, Wehmeyer GB, Freeman KW & Raun WR (2019) World sulfur use efficiency for cereal crops. *Agron J* 111(5):2485–2492.
- Avio L, Maggini R, Ujvári G, Incrocci L, Giovannetti M & Turrini A (2020) Phenolics content and antioxidant activity in the leaves of two artichoke cultivars are differentially affected by six mycorrhizal symbionts. *Sci. Hortic.* 264, 109153.
- Avio L, Pellegrino E, Bonari E & Giovannetti M (2006) Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks. *New Phytologist*, 172(2), 347-357.
- Avis TJ, Gravel V, Antoun H & Tweddell RJ (2008) Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity. *Soil Biol Biochem* 40: 1733–1740.
- Awad SM (1999) Response of flame grape transplant to mycorrhizal inoculation and phosphorus fertilization. *Egyptian J of Horticult* 26(3):421-423.
- Awasthi A, Bharti N, Nair P, Singh R, Shukla AK, Gupta MM, Darokar MP & Kalra A (2011) Synergistic effect of *Glomus mosseae* and nitrogen fixing *Bacillus subtilis* strain Daz26 on artemisinin content in *Artemisia annua* L. *Applied Soil Ecology*, 49, 125– 130.
- Awasthi RP, Godara RK & Kaith NS (1998) Interaction effect of VAM and *Azotobacter* inoculation on micro-nutrient uptake by peach seedlings. *Horticulture Journal* 11(2):1-5.
- Ayres DR, Smith DL, Zaremba K, Klohr S & Strong DR (2004) Spread of exotic cordgrasses and hybrids (*Spartina* sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay, California, USA. *Biol. Invasions*, 6, 221–231.
- Aysan E & Demir S (2009) Using arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium leguminosarum*, Biovar Phaseoli against *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de bary in the common bean *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Pathol. J.* 8, 74–78.
- Aza S, Akhter A, Wahid F, Hashim A & Abd Allah EF (2022) Rhizophagus intraradices and tomato-basil companionship affect root morphology and root exudate dynamics in tomato under fusarium wilt disease stress. *Applied Ecology and Environmental Research*, 20(1), 235-249.
- Azaizeh HA, Marschner H, Romheld V & Wittenmayer L (1995) Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and other soil-microorganisms on growth, mineral nutrient acquisition and root exudation of soil-grown maize plants. *Mycorrhiza* 5 (5), 321–327.
- Azcón R & Barea JM (2010) Mycorrhizosphere interactions for legume improvement. In: *Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (eds). Microbes for legume improvement*. Springer-Verlag, 237-271.
- Azcón R (1989) Selective interaction between free-living rhizosphere bacteria and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 21, 639–644. doi: 10.1016/0038-0717(89)90057-6
- Azcón R, Ambrosano E & Charest C (2003) Nutrient acquisition in mycorrhizal lettuce plants under different phosphorus and nitrogen concentration. *Plant Sci.* 165, 1137–1145.

- Azcón R, Barea JM & Hayman DS (1976) Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plant inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate-solubilizing bacteria. *Soil Biol. Biochem.* 8, 135–138.
- Azcón R, Gomez M & Tobar R (1996) Physiological and nutritional responses by *Lactuca sativa* L. to nitrogen sources and mycorrhizal fungi under drought conditions. *Biol. Fertil. Soils* 22, 156–161.
- Azcón R, Ruiz-Lozano JM & Rodríguez R (2001) Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (^{15}N) under increasing N supply to the soil. *Can J Bot* 79:1175–1180. <https://doi.org/10.1139/b01-093>
- Azcón-Aguilar C & Bago B (1994) Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. In: S. Gianinazzi and H. Schuepp (eds.). *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhauser, 47–60.
- Azcón-Aguilar C & Barea JM (1996) Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457–464.
- Azcón-Aguilar C & Barea JM (1996b) Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne pathogens—an overview of mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457–464.
- Azcón-Aguilar C & Barea JM (1997a) Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: significance and potentials. *Scientia Horticulturae* 68: 1–24.
- Azcón-Aguilar C & Barea JM (1997b) Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457–464. <https://doi.org/10.1007/s005720050147>
- Azcón-Aguilar C & Barea JM (2015) Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15(2):372–396.
- Azcón-Aguilar C, Alba C, Montilla M & Barea JM (1993) Isotopic (^{15}N) evidence of the use of less available N forms by VA mycorrhizas. *Symbiosis*, 15(1–2):39–48.
- Azevedo LCB, Stürmer SL & Lambais MR (2014) Early changes in arbuscular mycorrhiza development in sugarcane under two harvest management systems. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45(3):995–1005.
- Aznarte-Mellado C, Sola-Campoy PJ, Robles F, Rejón CR, de la Herrán R & Navajas-Pérez R (2014) Mycorrhizal treatments increase the compatibility between Pistachio (*Pistacia vera* L.) cultivars and seedling rootstock of *Pistacia terebinthus* L. *Scientia Horticulturae*, 176: 79–84.
- Babaj I, Sallaku G & Balliu A (2014) The effects of endogenous mycorrhiza (*Glomus* spp.) on plant growth and yield of grafted cucumber (*Cucumis sativum* L.) under common commercial greenhouse conditions. *Albanian J Agric Sci* 13:24–28.
- Babalola OO & Glick BR (2012b) The use of microbial inoculants in African agriculture: current practice and future prospects. *J Food Agric. Environ* 10, 540–549.
- Babikova Z, Gilbert L, Bruce T, Dewhurst SY, Pickett JA & Johnson D (2014a) Arbuscular mycorrhizal fungi and aphids interact by changing host plant quality and volatile emission. *Functional Ecology*, 28, 375–385.
- Babikova Z, Gilbert L, Bruce TJ, Birkett M, Caulfield JC, Woodcock C, Pickett JA & Johnson D (2013) Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology letters* 16(7), 835–843.
- Bacilio M, Moreno M, Lopez-Aguilar DR & Bashan Y (2017) Scaling from the growth chamber to the greenhouse to the field: demonstration of diminishing effects of mitigation of salinity in peppers inoculated with plant growth-promoting bacterium and humic acids. *Appl. Soil Ecol.* 119, 327–338. doi: 10.1016/j.apsoil.2017.07.002
- Bacilio M, Rodríguez H, Moreno M, Hernandez JP & Bashan Y (2004) Mitigation of salt stress in wheat seedlings by a gfp-tagged *Azospirillum lipoferum*. *Biology and Fertility of Soils* 40(3), 188–193.
- Back MM, Altmann T & Dutra de Souza PV (2016) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the vegetative development of citrus rootstocks. *Pesq Agropec Trop* 46:407–412.
- Bączek KB, Wisniewska M, Przybył J, Kosakowska O & Węglarz Z (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi in chamomile (*Matricaria recutita* L.) organic cultivation. *Ind. Crops Prod.* 140, 111562. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111562>.
- Badar MA, Shafei AM & Sharaf El-Deen SH (2006) The dissolution of K and phosphorus bearing minerals by silicate dissolving bacteria and their effect on *Sorghum* growth. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 2, 5–11.
- Baethgen WE & Alley MM (1989) A manual colorimetric procedure for measuring ammonium nitrogen in soil and plant Kjeldahl digests. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 20:961–969.
- Bagheri V, Shamschiri MH, Shirani H & Roosta H (2012) Nutrient uptake and distribution in mycorrhizal pistachio seedlings under drought stress. *J Agric Sci Technol* 14:1591–1604
- Bagmare RR, Ismail S, Ingole AJ & Bagmare PA (2019) Siderophore production by plant growth promoting microorganisms. *J. Pharmacognosy Phytochem.* 8 (4), 1450–1452.
- Bago A & Bécard G (2002) Bases of the obligate biotrophy of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizal Technology in Agriculture*, S. Gianinazzi et al. (Eds.). Birkhauser, 33–48.
- Bago B & Cano C (2005) Breaking myths on arbuscular mycorrhizas in vitro biology. In: *In vitro culture of mycorrhizas*. Springer, Berlin, Heidelberg, 111–138. DOI: 10.1007/3-540-27331-X_7
- Bago B & Cano C (2006) Application of arbuscular mycorrhizal fungi *in vitro* biofertilizers in agro-industries. In: A. Méndez-Vilas (ed.). *Modern multidisciplinary applied microbiology*. Wiley-VCH, Weinheim, 375–379.
- Bago B (1998) AM monoxenic cultures using tomato non-transformed roots. In: Kling M (ed) *Development and function of the mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi*. *Method Manual*. Department of Microbiology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, pp 41–44.
- Bago B (2000) Putative sites for nutrient uptake in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226: 263–274.
- Bago B, Azcón-Aguilar C & Piché Y (1997) Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizae: The concealed extension of roots. In: H. Flores, J.P. Lynch & D. Eisenstat (eds.). *Radical biology: Advances and perspectives on the function of plant roots*. Amer. Soc. Plant Physiol, 502–505.
- Bago B, Azcón-Aguilar C & Piché Y (1998a) Architecture and developmental dynamics of the external mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia* 90:52–62.
- Bago B, Azcon-Aguilar C (1997) Changes in the rhizosphere pH induced by arbuscular mycorrhiza formation in onion (*Allium cepa*). *Z Pflanzenernaehr Bodenk* 160:333–339.
- Bago B, Azcón-Aguilar C, Goulet A & Piché Y (1998b) Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 139:375–388.
- Bago B, Pfeffer PE & Shachar-Hill Y (2000) Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiol* 124:949–957.
- Bago B, Pfeffer PE, Abubaker J, Jun J, Allen JW, Brouillette J, Douds DD, Lammers PJ & Shachar-Hill Y (2003) Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. *Plant Physiology* 131: 1496–1507.
- Bago B, Pfeffer PE, Douds DD, Brouillette J, Bécard G & Shachar-Hill Y (1999b) Carbon metabolism in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as revealed by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiol* 121:263–272.
- Bago B, Pfeffer PE, Zipfel W, Lammers P & Shachar-Hill Y (2002) Tracking metabolism and imaging transport in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 244:189–197.
- Bago B, Vierheilig H, Piché Y & Azcón-Aguilar C (1996) Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic cultures. *New Phytologist* 133: 273–280.
- Bago B, Zipfel W, Williams RM, Jun J, Arreola R, Lammers PJ, Pfeffer PE & Shachar-Hill Y (2002) Translocation and utilization of fungal storage lipid in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiol.* 128, 108–124. doi: 10.1104/pp.010466
- Bagyaraj DJ & Ravindra TP (1997) Distribution and dissemination of VA mycorrhizal fungi. In: *Tiwari JP, Saxena G, Mittal N, Tewari I, Chamola BP (eds) New approaches in microbial ecology*. Aditya Books, New Delhi, 167–182.

- Bagyaraj DJ (2014) Ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Microbial diversity and biotechnology in food security*. Kharwar RN et al. (eds). Springer India, 133–146. doi:10.1007/978-81-322-1801-2_10
- Bagyaraj DJ, Manjunath A & Patil RB (1979) Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas in some tropical aquatic plants. *Transactions of British Mycological Society*, 72, 164–167.
- Bai Z, Li H, Yang X, Zhou B, Shi X, Wang B, Li D, Shen J, Chen Q, Qin W+2 more (2013) The critical soil P levels for crop yield, soil fertility and environmental safety in different soil types. *Plant and Soil* 372(1–2):27–37.
- Baier M, Keck M, Gödde V, Niehaus K, Küster H & Hohnjec N (2010) Knockdown of the symbiotic sucrose synthase *MtSucS1* affects arbuscule maturation and maintenance in mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 152:1000–1014.
- Bainard LD, Brown PD & Upadhyaya MK (2009) Inhibitory effect of tall hedge mustard (*Sisymbrium loeselii*) allelochemicals on rangeland plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Weed Sci* 57:386–393.
- Bais HP, Park SW, Weir TL, Callaway RM & Vivanco JM (2004) How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends Plant Sci.* 9, 26–32. doi: 10.1016/j.tplants.2003.11.008
- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S & Vivanco JM (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Ann Rev Plant Biol* 57:233–266
- Baker HG (1965) Characteristics and modes of origins of weeds. In: *The Genetics of Colonizing Species* (eds Baker, H.G. & Stebbins, G.L.). Academic Press, London, 141–172.
- Bakonyi G, Posta K, Kiss I, Fabian M, Nagy P & Nosek JN (2002) Density-dependent regulation of arbuscular mycorrhiza by collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(5), 661–664.
- Balakrishnan N & Subramanian KS (2012) Mycorrhizal symbiosis and bioavailability of micronutrients in maize grain. *Maydica*, 57(2), 129–138.
- Baldani J, Krieg N, Baldani V, Hartmann A & Döbereiner J (2005) Genus II. *Azospirillum*. In: *Brenner DJ, Krieg NR & Staley JT (Eds). Bergey's manual of systematic bacteriology. Vol. 2*. Springer-Verlag, New York, 7–26.
- Balestrini R & Kottke I (2016) Structure and development of ectomycorrhizal roots. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis*. Martin F, ed. John Wiley & Sons, pp. 47–61.
- Balla I, Szucs E, Borkowska B & Michalczuk B (2008) Evaluation the response of micropropagated peach and apple rootstocks to different mycorrhizal inocula. In: *Feldmann F, Kapulnik Y, Baar, J (eds) Mycorrhiza works*. Braunschweig: Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, 126–134.
- Ballesteros-Almanza, L., Altamirano-Hernandez, J., Peña-Cabriales, J. J., Santoyo, G., Sanchez-Yañez, J. M., Valencia-Cantero, E., et al. (2010) Effect of co-inoculation with mycorrhiza and rhizobia on the nodule trehalose content of different bean genotypes. *Open Microbiol. J.* 4, 83–92.
- Baltruschat H & Dehne H W (1988) The occurrence of vesicular arbuscular mycorrhiza in agro-ecosystems. 1. Influence of nitrogen fertilisation and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter wheat. *Pl Soil* 107:279–284.
- Baltruschat H & Schönbeck F (1972) The influence of endotrophic mycorrhiza on the infestation of tobacco by *Thielaviopsis basicola*. *Phytopathol Z* 84:171–188
- Balzergue C, Chabaud M, Barker DG, Bécard G & Rochange SF (2013) High phosphate reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affecting root calcium spiking responses to the fungus. *Frontiers in Plant Science*, 4: 426, 1–15.
- Balzergue C, Puech-Pagès V, Bécard G & Rochange SF (2011) The regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate in pea involves early and systemic signalling events. *J Exp Bot* 62: 1049–1060.
- Banayo NP, Cruz PC, Aguilar EA, Badayos RB & Haefele SM (2012) Evaluation of biofertilizers in irrigated rice: effects on grain yield at different fertilizer rates. *Agriculture* 2012 (2), 73–86. <https://doi.org/10.3390/agriculture2010073>.
- Banco Mundial (2022) Agricultura, valor agregado (US\$ a precios constantes de 2010). Último acceso 23/2/2022: <https://datos.bancomundial.org/indicador/NV.AGR.TOTL.KD>
- Bano SA & Iqbal SM (2016) Biological nitrogen fixation to improve plant growth and productivity. *Int. J. Agric. Innov. Res.*, 4, 2319–1473.
- Bansal M & Mukerji KG (1994) Positive correlation between root exudation and VAM induced changes in rhizosphere mycoflora. *Mycorrhiza* 5:39–44.
- Bansal M & Mukerji KG (1996) Root exudates in rhizosphere biology. In: *Mukerji KG, Singh VP, Dwivedi S (eds) Concepts in applied microbiology and biotechnology*. Aditya, New Delhi, 98–120.
- Bansal M, Naqvi N, Chamola BP & Mukerji KG (2000) Mycorrhizosphere: interaction between rhizosphere microflora and VAM fungi. In: *Mukerji KG, Chamola BP, Singh J (eds) Mycorrhizal biology*. Kluwer, Dordrecht, 143–152.
- Baon JB, Smith SE & Alston AM (1994) Phosphorus uptake and growth of barley as affected by soil temperature and mycorrhizal infection. *J. Plant Nutr.* 17, 479–492.
- Bar T & Okon Y (1995) Conversion of tryptophan, indole-3-pyruvic acid, indole-3-lactic acid and indole to indole-3-acetic acid by *Azospirillum brasilense* Sp 7. *NATO ASI Ser., Ser. G* 37, 347–359.
- Baradar A, Saberi-Riseh R, Sedaghati E & Vatankhah M (2021) Interaction between *Pseudomonas fluorescens*, arbuscular mycorrhizae and iron chelates and their potential for controlling *Rhizoctonia solani* on potato. *Journal of Plant Pathology*, 103(4): 1221–1230.
- Barber NA, Kiers ET, Hazzard RV, Adler LS (2013) Context-dependency of arbuscular mycorrhizal fungi on plant-insect interactions in an agroecosystem. *Front Plant Sci* 4:338.
- Barber SA (1995) Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach. New York: Wiley
- Barceló M, van Bodegom PM, Tedersoo L, den Haan N, Veen GF, Ostonen I, Trimbos K & Soudzilovskaia NA (2020) The abundance of arbuscular mycorrhiza in soils is linked to the total length of roots colonized at ecosystem level. *PLoS one*, 15(9), e0237256.
- Bardgett RD & van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Bardgett RD (2005) *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Barea JM (2015) Future challenges and perspectives for applying microbial biotechnology in sustainable agriculture based on a better understanding of plant-microbiome interactions. *J Soil Sci Plant Nutr* 15:261–282. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000021>
- Barea JM, Azcon R & Azcon-Aguilar C (2002) Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81:343–351.
- Barea JM, Azcón R & Azcón-Aguilar C (2005) Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria to improve plant nutrient cycling and soil structure. In: Buscot F, Varma A (eds). *Microorganisms in soils: roles in genesis and functions*. Springer-Verlag, Berlin, pp: 195–212.
- Barea JM, Azcón-Aguilar C & Azcón R (1988) The role of mycorrhiza in improving the establishment and function of the *Rhizobium*-legume system under field conditions. In: Beck D.P., Matern L.A. (eds) Nitrogen Fixation by Legumes in Mediterranean Agriculture. Developments in Plant and Soil Sciences, vol 32. Springer, Dordrecht, 153–162. DOI: 10.1007/978-94-009-1387-5_17.
- Barea JM, Bonis AF & Olivares J (1983) Interactions between *Azospirillum* and VA mycorrhiza and their effects on growth and nutrition of maize and ryegrass. *Soil Biol Biochem* 15:705–709. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(83\)90036-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(83)90036-6)
- Barea JM, Pozo MJ, Azcón R & Azcón-Aguilar C (2013a) Microbial interactions in the rhizosphere. In: *F.J de Bruijn (ed.). Molecular microbial ecology of the rhizosphere, vol 1*. John Wiley & Sons, USA, pp: 29–44.
- Barea JM, Pozo MJ, López-Ráez JA, Aroca R, Ruíz-Lozano JM, Ferrol N, Azcón R & Azcón-Aguilar C (2013b) Arbuscular mycorrhizas and their significance in promoting soil-plant systems sustainability against environmental stresses In: *B. Rodelas, J González-López (eds). Beneficial Plant-Microbial Interactions: Ecology and Applications*. USA, CRC Press, 353–387.
- Barea JM, Toro M, Orozco MO, Campos E & Azcon R (2002) The application of isotopic (³²P and ¹⁵N) dilution techniques to evaluate the interactive effect of phosphate-solubilizing rhizobacteria, mycorrhizal fungi and *Rhizobium* to improve the agronomic efficiency of rock phosphate for legume crops. *Nutr Cycl Agroecosyst* 63:35–42.

- Bargaz A, Lyamlouli K, Chtouki M, Zeroual Y & Dhiba D (2018) Soil microbial resources for improving fertilizers efficiency in an integrated plant nutrient management system. *Front. Microbiol.* 9:1606. doi: 10.3389/fmicb.2018.01606
- Barranco D (2008) Variedades y patrones. En: D. Barranco, R., Fernández-Escobar, R., Rallo, L., (Eds) *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa y Junta de Andalucía Madrid, 37-62.
- Barrett G, Campbell CD & Hodge A (2014) The direct response of the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to temperature and the implications for nutrient transfer. *Soil Biol. Biochem.* 78, 109-117.
- Barrett JT (1947) Observations on the root endophyte *Rhizophagus* in culture. *Phytopathol.* 37:359-360.
- Barrett JT (1961) Isolation, culture, and host relation of phycomycetoid vesicular arbuscular mycorrhizal endophyte *Rhizophagus*. In: *Recent advances in botany*. Toronto: Univ. Toronto Press, 1725-1727.
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics* 64, 269-285.
- Barros V & Field CB (Eds) (2014) IPCC Climate Change 2014. Impacts, Adaptations and Vulnerabilities. Part B. Regional Aspects; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA.
- Barto EK, Alt F, Oelmann Y, Wilcke W & Rillig MC (2010) Contributions of biotic and abiotic factors to soil aggregation across a land use gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 42 (12), 2316-2324.
- Barto EK, Hilker M, Müller F, Mohney BK, Weidenhamer JD & Rillig MC (2011) The fungal fast lane: Common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS One*, 6(11), e27195.
- Barto EK, Weidenhamer JD, Cipollini D & Rillig MC (2012) Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in plant science*, 17(11), 633-637.
- Bartoli C, Boivin S, Marchetti M, Gris C, Gascioli V, Gaston M, Auriac M-C, Cottret L, Carlier A, Masson-Boivin C, Lepetit M & Lefebvre B (2020) *Rhizobium leguminosarum* symbiovar viciae strains are natural wheat endophytes and can stimulate root development and colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. bioRxiv. DOI: 10.1101/2020.08.07.241844
- Bartolome-Estebán H & Schenck NC (1994) Spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil aluminium saturation. *Mycologia* 86:217-226
- Bárzana G, Aroca R & Ruiz-Lozano JM (2015) Localized and non-localized effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on accumulation of osmolytes and aquaporins and on antioxidant systems in maize plants subjected to total or partial root drying. *Plant, Cell and Environment* 38, 1613-1627.
- Bárzana G, Aroca R, Bienert GP, Chaumont F & Ruiz-Lozano JM (2014) New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interact.* 27: 349-363.
- Bárzana G, Aroca R, Paz JA, Chaumont F, Martínez-Ballesta MC, Carvajal M & RuizLozano JM (2012) Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Annals of Botany* 109, 1009-1017.
- Basak BB (2019) Waste mica as alternative source of plant-available potassium: evaluation of agronomic potential through chemical and biological methods. *Nat Resour Res.* 28: 953-965.
- Basak BB, Maity A, Ray P, Biswas DR & Roy S (2022) Potassium supply in agriculture through biological potassium fertilizer: a promising and sustainable option for developing countries. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 68(1), 101-114.
- Basak BB, Sarkar B, Sanderson P & Naidu R (2018) Waste mineral powder supplies plant available potassium: Evaluation of chemical and biological interventions. *J Geochem Explor.* 186:114-120.
- Basak H, Demir K, Kasim R & Okay FY (2011) The effect of endo-mycorrhiza (VAM) treatment on growth of tomato seedling grown under saline conditions. *African Journal of Agricultural Research*, 6(11), 2532-2538.
- Baset Mia MA, Shamsuddin ZH & Mahmood M (2010) Use of plant growth promoting bacteria in banana: A new insight for sustainable banana production. *International Journal of Agriculture and Biology* 12(3):458-467.
- Bashan Y & Holguin G (1997) *Azospirillum* plant relationships: environmental and physiological advances. *Can. J. Microbiol.*, 43: 103-121.
- Bashan Y & Levanony H (1990) Current status of *Azospirillum* inoculation technology: *Azospirillum* as a challenge for agriculture. *Can. J. Microbiol.* 36, 591-608.
- Bashan Y, Bustillos JJ, Leyva LA, Hernandez JP & Bacilio M (2006) Increase in auxiliary photoprotective photosynthetic pigments in wheat seedlings induced by *Azospirillum brasilense*. *Biol. Fertil. Soils* 42 (4), 279-285.
- Bashan Y, Holguin G & de-Bashan LE (2004) *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural and environmental advances (1997-2003). *Can. J. Microbiol.* 50, 521-577.
- Bashan Y, Salazar B & Puente ME (2009b) Responses of native legume desert trees used for reforestation in the Sonoran Desert to plant growth-promoting microorganisms in screen house. *Biol. Fertil. Soils* 45, 655-662.
- Bashan Y (1986) Significance of timing and level of inoculation with rhizosphere bacteria on wheat plants. *Soil Biol. Biochem.* 18, 297-301.
- Bashan Y, De-Bashan LE, Prabhu SR & Hernandez JP (2014) Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998-2013). *Plant Soil* 378, 1-33. doi: 10.1007/s11104-013-1956-x
- Baslam M & Goicoechea N (2011) Water deficit improved the capacity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of antioxidant compounds in lettuce leaves. *Mycorrhiza*, 22, 347-359.
- Baslam M, Garmendia I & Goicoechea N (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved growth and nutritional quality of greenhouse-grown lettuce. *Journal of agricultural and food chemistry*, 59(10): 5504-5515
- Baslam M., Esteban R., García-Plazaola J., Goicoechea N. (2013) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of major carotenoids, chlorophylls and tocopherol in green and red leaf lettuces. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97, 3119-3128.
- Bataille F (1921) Flore analytique et descriptive des Tuberoïdes de l'Europe et de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 37, 155-207.
- Bataille F (1923) Flore analytique et descriptive des Hyménogastères d'Europe. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 39, 157-96.
- Bati CB, Santilli E & Lombardo L (2015) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and on micronutrient and macronutrient uptake and allocation in olive plantlets growing under high total Mn levels. *Mycorrhiza*, 25(2), 97-108.
- Battini F, Cristani C, Giovannetti M & Agnolucci M (2016) Multifunctionality and diversity of culturable bacterial communities strictly associated with spores of the plant beneficial symbiont *Rhizophagus intraradices*. *Microbiol Res* 183:68-79.
- Battini F, Grønlund M, Agnolucci M, Giovannetti M & Jakobsen I (2017) Facilitation of phosphorus uptake in maize plants by mycorrhizosphere bacteria. *Sci Rep* 7, 4686. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04959-0>
- Battini F, Bernardi R, Turrini A, Agnolucci M & Giovannetti M (2016a) *Rhizophagus intraradices* or its associated bacteria affect gene expression of key enzymes involved in the rosmarinic acid biosynthetic pathway of basil. *Mycorrhiza* 26, 699-707.
- Battisti DS & Naylor RL (2009) Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat *Science* 323: 240-244.
- Bauddh K & Singh RP (2012) Growth: tolerance efficiency and phytoremediation potential of *Ricinus communis* (L.) and *Brassica juncea* (L.) in salinity and drought affected cadmium contaminated soil. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 85, 13-22. doi: 10.1016/j.ecoenv.2012.08.019
- Bauhin J (1651) *Historia plantarum universalis, nova, et absolutissima, cum consensu et dissensu eas. T. III.* Yverdon, France.
- Baum C, El-Tohamy W & Gruda N (2015) Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Scientia Hort.* 187, 131-141.
- Baxter FP & Hole FD (1966) The ant that ploughed the Praire. *Crop Soil* 19:11-13.
- Baylis GTS (1959) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth of *Griselinia littoralis* (Cornaceae). *New Phytol* 58:274.
- Baylis GTS (1959) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the growth of *Griselinia littoralis* (Cornaceae). *New Phytol.* 58:274-280.
- Baylis GTS (1967) Experiments on the ecological significance of phycomycetous mycorrhizas. *New Phytol* 66: 231-243.
- Baylis GTS (1967) Experiments on the ecological significance of phycomycetous mycorrhizas. *New Phytol.* 66:231-243.

- Baylis GTS (1970) Root hairs and phycomycetous mycorrhizas in phosphorus-deficient soil. *Plant Soil* 33:713–716.
- Baylis GTS (1972a) Fungi, phosphorus and the evolution of root systems. *Search* 3:257–259.
- Baylis GTS (1972b) Minimum levels of available phosphorus for non-mycorrhizal plants. *Plant Soil* 36:233–234.
- Baylis GTS (1975) The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: *Sanders FE, Mosse B, Tinker PB, eds. Endomycorrhizas*. New York, USA: Academic Press, 373 – 389.
- Beauregard MS, Gauthier MP, Hamel C, Zhang T, Welacky T, Tan CS & St-Arnaud M (2013) Various forms of organic and inorganic P fertilizers did not negatively affect soil- and root-inhabiting AM fungi in a maize–soybean rotation system. *Mycorrhiza*, 23:143-154.
- Bécard G & Fortin JA (1988) Early events of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation on Ri T-DNA transformed roots. *New Phytol* 108:211–218
- Bécard G & Pfeffer PE (1993) Status of nuclear division in arbuscular mycorrhizal fungi during invitro development. *Protoplasma* 174:62–68
- Bécard G & Piché Y (1989a) New aspects on the acquisition of biotrophic status by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *New Phytol* 112:77–83.
- Bécard G & Piché Y (1989b) Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Appl Environ Microbiol* 55:2320–2325.
- Bécard G, Doner LW, Rolin DB, Douds DD & Pfeffer PE (1991) Identification and quantification of trehalose in vesiculararbuscular mycorrhizal fungi by in vivo C-13 NMR and HPLC analyses. *New Phytol* 118:547–552.
- Bécard G, Douds DD & Pfeffer PE (1992) Extensive in vitro hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of CO₂ and flavonols. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(3), 821-825.
- Bécard G, Kosuta S, Tamasloukht M, Sájalon-Delmas N, Roux C (2004) Partner communication in the arbuscular mycorrhizal interaction. *Can J Bot* 82:1186–1197.
- Bécard G, Taylor LP, Douds DD, Pfeffer PE & Doner LW (1995) Flavonoids are not necessary plant signal compounds in arbuscular mycorrhizal symbioses. *MPMI Mol. Plant Microbe Interact* 8, 252–258.
- Beck-Nielsen D & Madsen TV (2001) Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in aquatic macrophytes from lakes and streams. *Aquatic Botany*, 71, 141–148.
- Becquer A, Garcia K, Amenc L, Rivard C, Doré J, Trives-Segura C, Szponarski W, Russet S, Baeza Y, Lassalle-Kaiser B, Gay G, Zimmermann SD & Plassard C (2018) The Hebeloma cylindrosporum HcPT2 Pi transporter plays a key role in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 220(4), 1185-1199.
- Beecher GR (1998) Nutrient content of tomatoes and tomato products. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 218, 98–100.
- Beer JG (1854) Praktische Studien an der Familie der Orchideen nebst Kulturangeweisungen und Beschreibung aller schonblühenden tropischen Orchideen. *Verlag und Druck von Carl Gerold & Sohn*, Vienna.
- Beer JG (1863) Beiträge zur morphologie und biologie der familie der orchideen. *Druck und Verlag von Carl Gerold's Sohn*. Vienna.
- Begum N, Qin C, Ahanger MA, Raza S, Khan MI, Ashraf M, Ahmed N & Zhang L (2019) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1068.
- Beijerinck MW (1925) Ube rein Spirillum welches freien stickstoff binden kann. *Zentrabl. Bakteriol. Parasitenk. Abt.* 63, 353–359.
- Beilby JP & Kidby DK (1980) Biochemistry of ungerminated and germinated spores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus caledonius* - changes in neutral and polar lipids. *J. Lipid Res.* 21:739–750.
- Beilby JP (1983) Effects of inhibitors on early protein, RNA, and lipidsynthesis in germinating vesicular arbuscular mycorrhizal fungal spores of *Glomus caledonium*. *Can. J. Microbiol.* 29:596–601.
- Beimforde, C. et al. Ectomycorrhizas from a Lower Eocene angiosperm forest. *New Phytol.* 192, 988–996 (2011).
- Belisle M, Peay KG & Fukami T (2012) Flowers as islands: spatial distribution of nectar-inhabiting microfungi among plants of *Mimulus aurantiacus*, a hummingbird-pollinated shrub. *Microbial Ecology* 63: 711–718.
- Bell TH, Kaminsky LM, Gugino BK, Carlson JE, Malik RJ, Hockett KL, et al. (2019) Factoring ecological, societal, and economic considerations into inoculant development. *Trends Biotechnol.* 37, 572–573. doi: 10.1016/j.tibtech.2019.02.009
- Bellido E, de la Haba P & Agüera E (2021) Physiological Alteration in sunflower plants (*Helianthus annuus* L.) exposed to high CO₂ and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plants*, 10(5), 937.
- Beltrano J, Ruscitti M, Arango MC & Ronco M (2013) Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and P levels. *J of Soil Science and Plant Nutrition*, 13(1), 123-141.
- Benami M, Isack Y, Grotzky D, Levy D & Kofman Y (2020) The economic potential of arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. In: *Nevalainen H (ed) Grand challenges in fungal biotechnology*. Springer, Cham, 239–279.
- Benbrook CM (2016) Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally. *Environ Sci Eur* 28, 3. DOI 10.1186/s12302-016-0070-0
- Bender SF, Conen F & van der Heijden MGA (2015) Mycorrhizal effects on nutrient cycling, nutrient leaching and N₂O production in experimental grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, 80, 283–292.
- Bender SF, Plantenga F, Neftel A, Jocher M, Oberholzer HR, Köhl L, Giles M, Daniell TJ & van der Heijden MGA (2014) Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil. *ISME J* 8:1336–1345. Doi 10.1038/ismej.2013.224
- Bender SF, Wagg C & van der Heijden MGA (2016) An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 440–452.
- Bending GD, Poole EJ, Whipps JM & Read DJ (2002) Characterisation of bacteria from *Pinus sylvestris-Suillus luteus* mycorrhizas and their effects on root-fungus interactions and plant growth. *FEMS Microbiol Ecol* 39:219–227.
- Benedetto A, Magurno F, Bonfante P, Lanfranco L (2005) Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* 15:620– 627. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0006-9>
- Beneduzi A, Ambrosini A & Passaglia LM (2012) Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.* 35, 1044-1051.
- Benhamou N & Chet I (1997) Cellular and molecular mechanisms involved in the interaction between *Trichoderma harzianum* and *Pythium ultimum*. *Appl Environ Microb*, 63: 2095–2099.
- Benhamou N, Fortin JA, Hamel C, St-Arnaud M & Shatilla A (1994) Resistance responses of mycorrhizal Ri T-DNA-transformed carrot roots to infection by *Fusarium oxysporum* f. sp chrysanthemi. *Phytopathology* 84:958–968.
- Benito B & González-Guerrero M (2014) Unravelling potassium nutrition in ectomycorrhizal associations. *New Phytol* 201:707–709.
- Benito B, Haro R, Amtmann A, Cuin TA & Dreyer I (2014) The twins K⁺ and Na⁺ in Plants. *J Plant Physiol* 171:723–732.
- Bennett AE & Bever JD (2009) Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. *Oecologia*, 160, 807–816.
- Bentivenga SP & Morton JB (1994) Stability and heritability of fatty acid methyl ester profiles of glomalean endomycorrhizal fungi. *Mycol Res* 98:1419–1426.
- Bentivenga SP & Morton JB (1996) Congruence of fatty acid methyl ester profiles and morphological characters of arbuscular mycorrhizal fungi in Gigasporaceae. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 93:5659-5662.
- Bentley GR (2010) Environmental pollutants and fertility. In: *Bentley Gillian R, Mascie-Taylor CGN, ed. Infertile Mod World*. Cambridge University Press, 85–152.
- Benucci GM, Burnard D, Shepherd LD, Bonito G & Munkacsy AB (2020) Evidence for co-evolutionary history of early diverging Lycopodiaceae plants with fungi. *Front. Microbiol.* 10, 2944.
- Barbara RLL, Souza FA & Fonseca HMAC (2006) Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. In: *Fernandes MS (ed) Nutrição Mineral de plantas*. SBCS, Viçosa, 54–79.

- Berbee ML, James TY & Strullu-Derrien C (2017) Early diverging fungi: diversity and impact at the dawn of terrestrial life. *Annual Review of Microbiology* 71, 41–60.
- Berg G. (2009) Plant–microbe interactions promoting plant growth and health: perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture. *Applied Microbiology and Biotechnology* 84, 11–18.
- Berger F & Gutjahr C (2021) Factors affecting plant responsiveness to arbuscular mycorrhiza. *Current Opinion in Plant Biology*, 59, 101994.
- Bergero R, Perotto S, Girlanda M, Vidano G & Luppi AM (2000) Ericoid mycorrhizal fungi are common root associates of a Mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*). *Mol Ecol* 9:1639–1649.
- Berkeley MJ & Broome CE (1846) Notices of British hypogaeous fungi. *Annals and Magazine of Natural History*, 18: 73–82.
- Berkeley MJ & Broome CE (1873) Enumeration of the fungi of Ceylon. Part II. Containing the remainder of the Hymenomycetes, with the remaining established tribes of Fungi. *Journal of the Linnean Society of London Botany*, 14(73), 65–140.
- Bermner E, Jenze H & Gilbertson C (1995) Evidence against associative N₂-fixation as a significant source of N in long-term wheat plots. *Plant Soil*, 175: 13–19.
- Bermudez M & Azcon R (1996) Calcium uptake by alfalfa as modified by a mycorrhizal fungus and liming. *Symbiosis*, 20:175–184.
- Bernaola L & Stout MJ (2021) The effect of mycorrhizal seed treatments on rice growth, yield, and tolerance to insect herbivores. *J Pest Sci* 94:375–392.
- Bernard N (1899a) Sur la germination du *Neottia nidus-avis*. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences, Paris* 128: 1253–1255.
- Bernard N (1900a) Sur quelques germinations difficiles. *Revue Generale de Botanique* 12: 108–120.
- Bernard N (1900b) Sur les tuberculisations précoces chez les végétaux. *C R Hebd Seances Acad Sci* 131:626–629
- Bernard N (1901) Sur la tuberculisation de la Pomme de terre. *C R Hebd Seances Acad Sci* 132:355–357
- Bernard N (1902a) Infection et tuberisation chez les Ophrydees et la ficaire. *Revue Generale de Botanique* 14: 17–25.
- Bernard N (1902b) Note. *Annales de la Societe Botanique de Lyon* 27: 4.
- Bernard N (1902c) Infection et tuberization chez les vegetaux. *Revue Generale des Sciences Pures et Apliques* 8: 8:26.
- Bernard N (1902d) Etudes sur la tuberisation. *Review Generale de Botanique* 14: 1–103; plates 1–3
- Bernard N (1902e) Les conditions physiques de la tuberculisation chez les plantes. *C R Hebd Seances Acad Sci* 135:706–708
- Bernard N (1903) Le germination des orchidees. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences, Paris* 137: 483–485.
- Bernard N (1904) Recherches experimentales sur les Orchidees. *Rev. Gen. Bot.* 16:405–451, 458–476.
- Bernard N (1904a) Le champignon endophyte des orchidees. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences, Paris* 138: 828–830.
- Bernard N (1904b) Recherches experimentales sur les orchidees. *Revue Generale de Botanique* 16: 405–470.
- Bernard N (1904c) Note. *Botanical Gazette*. 37: 228–229.
- Bernard N (1905a) Maladies parasitaire et evolution des vegetaus. Histoire des orchidees. *La Revue des Idees* 2: 514–527.
- Bernard N (1905b) Nouvelles especes d'endophytes d'orchidees. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences, Paris* 140: 1272–1275.
- Bernard N (1906a) On the germination of orchids. Pages 292–295 in *3rd International Conference on Genetics*. Royal Horticultural Society, London.
- Bernard N (1906b) Le champignons de orchidee, leur role et leur utilisation. *Orchis* 1: 1, 12, 13, 18,27–28.
- Bernard N (1906c) Symbioses d'orchidees et de divers champignons endophytes. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Academie des Sciences, Paris* 142: 52–54.
- Bernard N (1906d) Fungus cooperation in orchid roots. *Orchid Review* 14: 201–203.
- Bernard N (1907) *Titres et travaux*. Valin Impr., Caen, France.
- Bernard N (1908) Le Mendelisme. *Revue de Mois* 7: 33–53.
- Bernard N (1909) L'evolution dans la symbiose, les orchidees et leur champignons commensaux. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique Ser. 9, Vol. 9: 1–196*.
- Bernard N (1909a) Conférence sur l'origine de la pomme de terre. *Bull Soc Acad Agric, Belles Lettres, Sci Arts de Poitiers* 367:223–241
- Bernard N (1909b) L'evolution dans la symbiose, les orchidee's et leurs champignons commensaux. *Ann Sci Natl Bot* 9:1–196.
- Bernard N (1909c) Remarque sur l'immunité ches les plantes. *Bulletin Institut Pasteur* 7: 369–386.
- Bernard N (1911a) Les mycorhizes des *Solanum*. *Ann Sci Nat Bot* 9:235–252.
- Bernard N (1911b) Sur la fonction fungicides des bulbes d'ophydees. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique Ser. 9, Vol. 14: 221–234*.
- Bernard N (1911c) Un mariage en l'an 3000. *La Revue du Mois* 11: 668–675.
- Bernardo L, Carletti P, Badeck F, Rizza F, Morcia C, Ghizzoni R, Roupheal Y, Colla G, Terzi V & Lucini L (2019) Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. *Plant Physiol Biochem*, 137: 203–212.
- Berner RA (2006) GEOCARBSULF: a combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70, 5653–5664.
- Bernaola, L. Cange, C. Way, M. Gore, J. Hardke, J. Stout, M. (2018) Natural colonization of rice by arbuscular mycorrhizal fungi in different production areas. *Rice Sci.* 25, 169–174.
- Berruti A, Lumini E, Balestrini R & Bianciotto V (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology*, 6:1559. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01559>
- Berruti A, Lumini E, Balestrini R & Bianciotto V (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1559.
- Berta G, Fusconi A & Hooker JE (2002) Arbuscular mycorrhizal modifications to plant root systems: scale, mechanisms and consequences. In: *Mycorrhizal technology in agriculture*. Birkhäuser, Basel, pp. 71–85.
- Berta G, Fusconi A, Sampo S, Lingua G, Perticone S & Repetto O (2000) Polyploidy in tomato roots as affected by arbuscular mycorrhizal colonisation. *Plant Soil* 226:37–44.
- Berta G, Fusconi A & Trotta A (1993) VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems. *Envir. Exp. Bot.* 33:159–173
- Berta G, Fusconi A, Trotta A, Scannerini S (1990) Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* strain E3 on the root system of *Allium porrum* L. *New Phytol* 114:207–216.
- Berta G, Tagliasacchi AM, Fusconi A, Gerlero D, Trotta A, Scannerini S (1991) The mitotic cycle in root apical meristem of *Allium porrum* L. is controlled by the endomycorrhizal fungus *Glomus* sp. strain E3. *Protoplasma* 161:12–16.
- Berta G, Trotta A, Fusconi A, Hooker JE, Munro M, Atkinson D, Giovannetti M, Morini S, Fortuna P, Tisserant B & Gianinazzi-Pearson V (1995a) Arbuscular mycorrhizal induced changes to plant growth and root system morphology in *Prunus cerasifera*. *Tree Physiol* 15: 281–293.
- Berta G, Trotta A, Hooker J, Munro M, Atkinson D, Giovannetti M, Marini S, Loreti F, Tisserant B, Gianinazzi-Pearson V & Gianinazzi S (1995b) The effects of arbuscular mycorrhizal infection on plant growth, root system morphology and soluble protein content in *Prunus cerasifera* L. *Tree Physiol* 15, 281–293.
- Bertin C, Yang X & Weston LA (2003) The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant Soil* 256:67–83.
- Bertrand, D. 1972. Interactions entre elements minereaux et microorganismes du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 9:349–396.
- Besmer YL, Koide RT (1999) Effect of mycorrhizal colonization and phosphorus on ethylene production by snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) flowers. *Mycorrhiza* 9:161–166.
- Besnard G, Terral JF & Cornille A (2018) On the origins and domestication of the olive: a review and perspectives. *Ann. Bot.* 121, 385–403.
- Besserer A, Bécard G, Jauneau A, Roux C & Séjalon-Delmas N (2008) GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism. *Plant Physiol* 148: 402–413.
- Besserer A, Puech-Pagès V, Kiefer P, Gomez-Roldan V, Jauneau A, Roy S, Portais JC, Roux C, Bécard G & Séjalon-Delmas N (2006) Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS biology*, 4(7): e226.

- Bethlenfalvay GJ & Schüepp H (1994) Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. In: Gianinazzi S, Schüepp H (eds) Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhäuser, Basel.
- Bethlenfalvay GJ, Mihara KL, Schreiner RP & McDaniel H (1996) Mycorrhizae, biocides, and biocontrol. 1. Herbicide-mycorrhiza interactions in soybean and cocklebur treated with bentazon. *Applied Soil Ecology*, 3(3), 197–204. doi:10.1016/0929-1393(96)00092-3
- Bethlenfalvay GJ, Franson RL, Brown MS & Mihara KL (1989) The *Glycine-Glomus-Bradyrhizobium* symbiosis. IX. Nutritional, morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Physiol. Plant.*, 76, 226–232.
- Bevege DI & Bowen GD (1975) *Endogone* strain and host plant differences in development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: *Endomycorrhizas*. (Ed. By Sanders FE, Mosse M & Tinker PB), Academic Press, London & New York, pp 77–86.
- Bevege DI (1968) A rapid technique for clearing tannins and staining intact roots for detection of mycorrhizas caused by *Endogone* spp., and some records of colonization in Australasian plants. *Trans Br Mycol Soc* 51:808–810.
- Bever JD (2002) Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant Soil*, 244: 281–290.
- Bever JD, Schultz PA, Pringle A & Morton JB (2001) Arbuscular mycorrhizal fungi, more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience*, 51: 923–931.
- Beyerinck MW (1888) Die Bacterien der Papilionaceen-Knöllchen. *Botanische Zeitung* 46:725–735.
- Bhandari P & Garg N (2017) Arbuscular mycorrhizal symbiosis: a promising approach for imparting abiotic stress tolerance in crop plants. In: Singh DP, Singh HB, Prabha R (eds) *Plant-microbe interactions in agro-ecological perspectives*. Springer International Publishing AG, Singapore, 377–402.
- Bharadwaj DP, Lundquist PO & Alström S (2008a) Arbuscular mycorrhizal fungal spore-associated bacteria affect mycorrhizal colonization, plant growth and potato pathogens. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2494–2501. doi: 10.1016/j.soilbio.2008.06.012
- Bharadwaj DP, Lundquist PO, Persson P & Alström S (2008b) Evidence for specificity of cultivable bacteria associated with arbuscular mycorrhizal fungal spores. *FEMS Microbiol. Ecol.* 65, 310–322. doi: 10.1111/j.1574-6941.2008.00515.x
- Bhattacharyya PN & Jha DK (2012) Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28, 1327–1350. doi: 10.1007/s11274-011-0979-9
- Bhosale P & Bernstein PS (2005) Synergistic effects of zeaxanthin and its binding protein in the prevention of lipid membrane oxidation. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1740, 116–121.
- Bianciotto V, Andreotti S, Balestrini R, Bonfante P & Perotto S (2001) Extracellular polysaccharides are involved in the attachment of *Azospirillum brasilense* and *Rhizobium leguminosarum* to arbuscular mycorrhizal structures. *European Journal of Histochemistry*, 45(1), 39–50.
- Bianciotto V, Genre A, Jargeat P, Lumini E, Bécard G, Bonfante P (2004) Vertical transmission of endobacteria in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* through generation of vegetative spores. *Appl Environ Microbiol* 70:3600–3608
- Bianciotto V, Bandi CD, Minerdi M, Sironi H, Tichy V & Bonfante P (1996) An obligately endosymbiotic mycorrhizal fungus itself harbors obligately intracellular bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 62, 3005–3010.
- Bidartondo BI, Burghardt B, Gebauer G, Bruns TD, Read DJ (2004) Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proc R Soc Lond B* 271.
- Bidartondo I (2005) The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytol* 167:335–352.
- Bidartondo M & Bruns T (2001) Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Mol Ecol* 10:2285–95.
- Bidartondo M & Bruns T (2002) Fine-level mycorrhizal specificity in the Monotropoideae (Ericaceae): specificity for fungal species groups. *Mol Ecol*, 11:557–69.
- Bidartondo, M. I., Read, D. J., Trappe, J. M., Merckx, V., Ligrone, R & Duckett, J G. (2011) The dawn of symbiosis between plants and fungi. *Biology Letters*, 7(4), 574–577. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.1203>
- Bidondo LF, Silvani V, Colombo R, Peérgola M, Bompadre J & Godeas A (2011) Pre-symbiotic and symbiotic interactions between *Glomus intraradices* and two *Paenibacillus* species isolated from AM propagules. *In vitro* and *in vivo* assays with soybean (AGO43RG) as plant host. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1866–1872. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.05.004
- Bielecki RL (1973) Phosphate pools, phosphate transport & phosphate availability. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 225–252.
- Biermann B & Linderman RG (1983a) Effect of container plant growth medium and fertilizer phosphorus on establishment and host growth response to vesicular-arbuscular mycorrhizae. *J Am Soc Hortic Sci* 108:962–971.
- Biermann B & Linderman RG (1983b) Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*, 95(1), 97–105.
- Bindraban PS, Dimkpa CO & Pandey R (2020) Exploring phosphorus fertilizers and fertilization strategies for improved human and environmental health. *Biology and Fertility of Soils*, 56(3), 299–317.
- Binet MN, Lemoine MC, Martin C, Chambon C & Gianinazzi S (2007) Micropropagation of olive (*Olea europaea* L.) and application of mycorrhiza to improve plantlet establishment. *In Vitro Cell Dev Biol-Plant* 43:473–478.
- Binet P, Portal JM & Leyval C (2000) Dissipation of 3–6-ring polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere of ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(14), 2011–2017. doi:10.1016/S0038-0717(00)00100-0
- Bingham G, Bishop R, Brody M, Bromley D, Clark ET, Cooper W, Costanza R, Hale T, Hayden G, Kellert S, Norgaard R (1995) Issues in ecosystem valuation: improving information for decision making. *Ecological Eco* 14(2):73–90.
- Bingham M, Kokwe GM, Golding J 2003. Chikanda: the edible orchids of Zambia. *Veld & Flora*89: 15–17.
- Bingham MA & Biondini M (2009) Mycorrhizal hyphal length as a function of plant community richness and composition in restored northern tallgrass prairies (USA). *Rangeland Ecol Manage* 62:60–67.
- Bingham MA & Simard SW (2011) Do mycorrhizal network benefits to survival and growth of interior Douglas-fir seedlings increase with soil moisture stress? *Ecol. Evol.* 1, 306–316. doi: 10.1002/ece3.24
- Bingham MG (2009) Chikanda, an unsustainable industry. *Pollinia* 7: 23–25.
- Birch CPD (1986) Development of VA mycorrhizal infection in seedlings in semi-natural grassland turf. In *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Eds V Gianinazzi-Pearson and S Gianinazzi pp. 233–237. INRA, Paris, France.
- Birhane E, Sterck FJ, Fetene M, Bongers F & Kuyper TW (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia* 169:895–904. doi: 10.1007/s00442-012-2258-3
- Biró B, Köves-Péchy K, Vörös I, Takács T, Eggenberger P & Strasser RJ (2000) Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. *Applied Soil Ecology*, 15(2): 159–168.
- Bitterlich M, Franken P & Graefe J (2018a) Arbuscular mycorrhiza improves substrate hydraulic conductivity in the plant available moisture range under root growth exclusion. *Front Plant Sci* 9:11.
- Bitterlich M, Roupshael Y, Graefe J & Franken P (2018b) Arbuscular mycorrhizas: a promising component of plant production systems provided favorable conditions for their growth. *Front Plant Sci* 9:1329. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01329>
- Bitterlich M, Sandmann M & Graefe J (2018c) Arbuscular mycorrhiza alleviates restrictions to substrate water flow and delays transpiration limitation to stronger drought in tomato. *Front Plant Sci* 9:15.
- Björkman T & Shail JW (2013) Using a buckwheat cover crop for maximum weed suppression after early vegetables. *HortTechnology* 23, 575–580.
- Bjorkman, E. (1960) *Monotropia hypopitys* L.—an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant.* 13:308–329.
- Black KE, Harbron CG, Franklin M, Atkinson D & Hooker JE (1998) Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology*, 18, 259–264.
- Black RE, Lindsay HA, Bhutta ZA, Caulfield LE, De Onnis M, Ezzati M, Mathers C & Rivera J (2008) Maternal and child undernutrition: global and regional exposures and health consequences. *Lancet* 371: 243–260. DOI 10.1016/S0140-6736(07)61690-0

- Black RLB & Tinker PB (1977) Interactions between effects of vesicular arbuscular mycorrhiza and fertilizer phosphorus on field grown potatoes. *Nature* 267:510-511.
- Blancaflor E, Zhao L & Harrison M (2001) Microtubule organization in root cells of *Medicago truncatula* during development of an arbuscular mycorrhizal symbiosis with *Glomus versiforme*. *Protoplasma* 217:154–165.
- Blankenship, R. E. (2021) *Molecular mechanisms of photosynthesis*. John Wiley & Sons. 352 pp. ISBN 9781119800118
- Błaszczkowski J (ed) (2012) *Glomeromycota*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 303 pp. ISBN 978-83-89648-82-2.
- Boa E (2005) Los hongos silvestres comestibles. Perspectiva global de su uso e importancia para la población. 17 Productos forestales no madereros. ISBN 92-5-305157-4. 161 pp.
- BOE (2002) Real Decreto 1201/2002, de 20 de noviembre, por el que se regula la producción integrada de productos agrícolas. MAPA. 23340. *BOE*, 287: 42028-42040. <https://www.boe.es/boe/dias/2002/11/30/pdfs/A42028-42040.pdf>
- BOE (2014) Real Decreto 833/2014, de 3 de octubre, por el que se establece y regula el Registro General de Operadores Ecológicos y se crea la Mesa de coordinación de la producción ecológica. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente «BOE» núm. 252, de 17 de octubre de 2014 Referencia: BOE-A-2014-10522. <https://www.boe.es/buscar/pdf/2014/BOE-A-2014-10522-consolidado.pdf>
- Bogaard A, Fraser R, Heaton TH, Wallace M, Vaiglova P, Charles M, Jones G, Evershed RP, Styring AK, Andersen NH & Arbogast RM (2013) Crop manuring and intensive land management by Europe's first farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(31):12589-94.
- Bogeat-Triboulot MB, Bartoli F, Garbaye J, Marmeisse R & Tagu D (2004) Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. *Plant Soil*, 267(1-2):213-223.
- Bohlen PJ, Scheu S, Hale CM, McLean MA, Migge S, Groffman PM, et al. (2004) Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Front. Ecol. Environ.*, 2, 427–435.
- Bohlmann J & Keeling CI (2008) Terpenoid biomaterials. *The Plant Journal*, 54, 656–669.
- Böhm V (2012) Lycopene and heart health. *Mol Nutr Food Res* 56:296–303. <https://doi.org/10.1002/mnfr.201100281>
- Bohrer KE, Frieseb CF & Amon JP (2004) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*, 14, 329–337.
- Boisson-Dernier A, Chabaud M, Garcia F, Bécard G, Rosenberg C & Barker DG (2001) *Agrobacterium rhizogenes*-transformed roots of *Medicago truncatula* for the study of nitrogen-fixing and endomycorrhizal symbiotic associations. *Mol Plant Microb Interact* 14:695–700.
- Bolan NS (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil* 134:187-207.
- Bolan NS, Robson AD & Barrow NJ (1987) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plants. *Plant Soil* 99:401–410. <https://doi.org/10.1007/BF02370885>
- Bolandnazar S, Moghbeli EM, Panahandeh J & Arzanlou M (2014) Biological control of Fusarium wilt in greenhouse tomato by mycorrhizal fungi and resistant rootstock. *Acta Hort* 1041:127–132.
- Boldt K, Pörs Y, Haupt B, Bitterlich M, Kühn C, Grimm B & Franken P (2011) Photochemical processes, carbon assimilation and RNA accumulation of sucrose transporter genes in tomato arbuscular mycorrhiza. *Journal of Plant Physiology* 168:1256–1263.
- Bompadre, M.J., De Molina, M.R., Colombo, R.P., Bidondo, L.F., Silvani, V.A., Pardo, A. G., et al., 2013. Differential efficiency of two strains of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* on olive (*Olea europaea*) plants under two water regimes. *Symbiosis* 61, 105–112. <https://doi.org/10.1007/s13199-013-0260-0>
- Bona E, Cantamessa S, Massa N, Manassero P, Marsano F, Copetta A, Lingua G, D'Agostino G, Gamalero E & Berta G (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting pseudomonads improve yield, quality, and nutritional value of tomato: a field study. *Mycorrhiza* 27:1–11.
- Bona E, Scarafoni A, Marsano F, Boatti L, Copetta A, Massa N, Gamalero E, D'Agostino G, Cesaro P, Cavaletto M & Berta G (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects the grain proteome of *Zea mays*: a field study. *Sci. Rep.* 6: 26439, 1-4.
- Bonfante Fasolo P & Gianinazzi Pearson V (1982) Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. 3. Morphology of the dissociated symbionts and modifications occurring during their reassociation in axenic culture. *New Phytologist* 91 (4), 691–704.
- Bonfante P & Genre A (2008) Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. *Trends Plant Sci.* 13:492–498.
- Bonfante P & Genre A (2010) Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat. Commun.* 1:48.
- Bonfante P & Selosse MA (2010) A glimpse into the past of land plants and of their mycorrhizal affairs: from fossils to evo-devo. *New Phytologist* 186, 267-270.
- Bonfante P (1991) Biologia delle micorrizze nel Centro di Studio sulla Micologia: il passato, il presente e il futuro. In: *Estratto da Funghi, Piante e Suolo. Quarant'anni di ricerche del Centro di Studio sulla Micologia del Terreno nel centenario della nascita del suo fondatore Beniamino Peyronel*. Centro di Studio sulla Micologia del Terreno, CNR, Torino, 135–156.
- Bonfante P (2003) Plants, mycorrhizal fungi and endobacteria: a dialog among cells and genomes. *Biol Bull* 204:215–220
- Bonfante P (2018), The future has roots in the past: the ideas and scientists that shaped mycorrhizal research. *New Phytol*, 220: 982-995.
- Bonfante P, Genre A, Faccio A, Martini I, Schausser L, et al. (2000) The *Lotus japonicus* *LjSym4* gene is required for the successful symbiotic infection of root epidermal cells. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13:1109–1120.
- Bonfante P, Venice F & Lanfranco L (2019) The mycobiota: fungi take their place between plants and bacteria. *Curr. Opin. Microbiol.* 49, 18–25.
- Bonfante-Fasolo P & Gianinazzi-Pearson V (1979) Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. I. Naturally infected hair roots of *Calluna vulgaris* L. Hull. *New Phytol.* 83, 739-744.
- Bonfante-Fasolo P (1984) Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In: *VA Mycorrhizas*. CL Powell, DJ Bagyaraj, eds. CRC Press, Boca Raton, 5–33.
- Bonfante-Fasolo P (1987) Vesicular-arbuscular mycorrhizae: fungus-plant interactions at the cellular level. Review article. *Symbiosis*. 3: 249-268.
- Bonilla-Cedrez C, Chamberlin J & Hijmans RJ (2021) Fertilizer and grain prices constrain food production in sub-Saharan Africa. *Nature Food*, 2(10), 766-772.
- Bonneville, S., Smits, M.M., Brown, A., Harrington, J, Leake, JR., Brydson, R. & Benning, L.G. 2009, Plant-driven fungal weathering: Early stages of mineral alteration at the nanometer scale: *Geology*, v. 37, p. 615–618, doi:10.1130/G25699A.1.
- Boomsma CR & Vyn TJ (2008) Maize drought tolerance: potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis?. *Field Crops Research*, 108(1), 14-31.
- Borde, M., Dudhane, M., Jite, P. K. (2010) AM fungi influences the photosynthetic activity, growth and antioxidant enzymes in *Allium sativum* L. under salinity condition. *Not. Sci. Biol.* 2, 64–71. doi: 10.15835/nsb245434
- Borlaug NE (1970) The green revolution, peace, and humanity. Norman Borlaug – Nobel Lecture. The Nobel Peace Prize 1970. <<https://www.nobelprize.org/prizes/peace/1970/borlaug/lecture/>> (último acceso 29/01/2022).
- Borlaug NE (1972) The green revolution, peace, and humanity. In 'Speech delivered upon receipt of the 1970 Nobel Peace Prize'. (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo: El Batán, Mexico).
- Börstler B, Raab PA, Thiéry O, Morton JB & Redecker D (2008) Genetic diversity of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as determined by mitochondrial large subunit rRNA gene sequences is considerably higher than previously expected. *New Phytol* 180:452–465.
- Boswell E P, Koide R T, Shumway DL & Addy H D (1998) Winter wheat cover cropping, VA mycorrhizal fungi and maize growth and yield. *Agr Ecosyst and Environ* 67:55-65.
- Bottini R, Fulchieri M, Pearce D & Pharis RP (1989) Identification of gibberellins A1, A3, and iso-A3 in cultures of *Azospirillum lipoferum*. *Plant Physiol.* 90, 45–47. <https://doi.org/10.1104/pp.90.1.45>.
- Bottomley, A. M. 1948 Gasteromycetes of South Africa. *Bothalia*, 4, pt. III, 473-810.
- Boucher DH, James S & Keeler KH (1982) The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 315-347.
- Boudier M (1876) Du parasitisme probable de quelques espèces du genre *Elaphomyces* et de la recherche de ces tubercules. *Bulletin de La Société Botanique de France*, 23(3), 115–119. <https://doi.org/10.1080/00378941.1876.10825635>.

- Boullard B (1982) Brève réponse à une question: que recouvre la notion de mycorrhize? In: Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V, Trouvelot A (eds) Les mycorrhizes, partie intégrante de la plante: biologie et perspectives d'utilisation. INRA, Paris, pp 15–21.
- Boullard, B. 1985. *Un biologiste d'exception Noel Bernard 1874-1911*. Faculté des Sciences, Université de Rouen, France. 188 p.
- Boutaj H, Meddich A, Wahbi S, Moukhli A, El Alaoui-Talibi Z, Douira A, Filali-Maltouf A & El Modafar C (2019) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on verticillium wilt development of olive trees caused by *Verticillium dahliae*. *Research Journal of Biotechnology*, 14(8):79-88.
- Boutaj, H., Meddich, A., Wahbi, S., Moukhli, A., El Alaoui-Talibi, Z., Douira, A., et al. (2020a) Improvement of growth and development of olive tree by mycorrhizal autochthonous inoculum. *Res. J. Biotechnol.* 15, 76–84.
- Bouyoucos GS (1936) Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. *Soil Sci.* 4: 225-228.
- Bowen GD (1963) The natural occurrence of mycorrhizal fungi for *Pinus radiata* in South Australian soils. *CSIRO Div. Soils Rep.* 6/63, 12 p. Adelaide.
- Bowen GD (1965) Mycorrhiza inoculation in forestry practice. *Aust. Forest* 29:231-237.
- Bowles TM, Barrios-Masias FH, Carlisle EA, Cavagnaro TR & Jackson LE (2016) Effects of arbuscular mycorrhizae on tomato yield, nutrient uptake, water relations, and soil carbon dynamics under deficit irrigation in field conditions. *Science of the Total Environment*, 566, 1223-1234.
- Bowles TM, Jackson LE & Cavagnaro TR (2018) Mycorrhizal fungi enhance plant nutrient acquisition and modulate nitrogen loss with variable water regimes. *Glob Chang Biol.* 24(1):e171–e182. doi:10.1111/gcb.13884.
- Boyle KJ (2017) Contingent valuation in practice. In: *Champ PA, Boyle KJ, Brown TC (eds) A primer on nonmarket valuation*. Springer, 83–131.
- Bozorgi HR (2012) Effects of foliar spraying with marine plant *Ascophyllum nodosum* extract and nano iron chelate fertilizer on fruit yield and several attributes of eggplant (*Solanum melongena* L.). *J Agric Biol Sci* 7(5):357-362.
- Bradlaugh C (2011) The Bible: What it is! by 'Iconoclast'. The project Gutenberg EBook of the Bible,
- Braga P.C., Dal Sasso M., Culici M., Bianchi T., Bordoni L., Marabini L. (2006a) Anti-inflammatory activity of thymol: inhibitory effect on the release of human neutrophil elastase. *Pharmacology*, 77, 130–136.
- Braga P.C., Dal Sasso M., Culici M., Galastri L., Marceca M.T., Guffanti E.E. (2006b) Antioxidant potential of thymol determined by chemiluminescence inhibition in human neutrophils and cell-free systems. *Pharmacology*, 76, 61–68.
- Brands M, Wewer V, Keymer A, Gutjahr C & Dörmann P (2018) The *Lotus japonicus* acyl–acyl carrier protein thioesterase FatM is required for mycorrhiza formation and lipid accumulation of *Rhizophagus irregularis*. *Plant J*, 95(2), 219-232.
- Brantley, S.L., Megonigal, J.P., Scatena, F.N., Balogh-Brunstad, Z., Barnes, R.T., Bruns, M.A., Van Cappellen, P., Dontsova, K., Hartnett, H.E., Hartshorn, A.S., Heimsath, A., Herndon, E., Jin, L., Keller, C.K., Leake, J.R., McDowell, W.H., Meinzer, F.C., Mozdzer, T.J., Petsch, S., Pett-Ridge, J., Pregitzer, K.S., Raymond, P.A., Riebe, C.S., Shumaker, K., Sutton-Grier, A., Walter, R., Yoo, K. (2011) Twelve testable hypotheses on the geobiology of weathering. *Geobiology* 9, 140–165.
- Branzanti MB, Rocca E & Pisi A (1999) Effect of ectomycorrhizal fungi on chestnut ink disease. *Mycorrhiza*, 9(2), 103-109.
- Braunberger PG, Abbott LK & Robson AD (1994) The effect of rain in the dry-season on the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the growing season of annual cloverbased pastures. *New Phytologist* 127, 107-114.
- Braunberger PG, Millers MH, Peterson RL (1991) Effect of phosphorus nutrition on morphological characteristics of vesicular arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytol* 119: 107–113.
- Bravo A, Brands M, Wewer V, Dörmann P & Harrison M (2017) Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza. *New Phytol*, 214:1631-1645.
- Bravo A, York T, Pumplun N, Mueller L & Harrison M (2016) Genes conserved for arbuscular mycorrhizal symbiosis identified through phylogenomics. *Nat Plants*, 2(2): 15208, 1-6. <http://dx.doi.org/10.1038/NPLANTS.2015.1208>.
- Bravo, A., Brands, M., Wewer, V., Dörmann, P. & Harrison, M.J (2017) Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza. *New Phytol*. 214: 1631–1645.
- Bremer E, Janzen HH & Gilbertson C (1995) Evidence against associative N₂ fixation as a significant N source in long-term wheat plots. *Plant Soil* 175 (1), 13–19.
- Brereton JLG (1957) The distribution of woodland isopods. *Oikos* 8:85–106.
- Breuillin F, Schramm J, Hajirezaei M, Ahkami A, Favre P, Druege U, Hause B, Bucher M, Kretzschmar T, Bossolini E, et al (2010) Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *Plant J* 64: 1002–1017.
- Breuillin-Sessoms, F. Floss, D.S. Gomez, S.K. Pumplun, N. Ding, Y. Levesque-Tremblay, V. Noar, R.D. Daniels, D.A. Bravo, A. Eaglesham, JB. (2015) Suppression of arbuscule degeneration in *Medicago truncatula* phosphate transporter mutants is dependent on the ammonium transporter 2 family protein AMT2;3. *Plant Cell* 27, 1352–1366.
- Briat JF, Curie C & Gaymard F (2007) Iron utilization and metabolism in plants. *Curr Opin Plant Biol* 10:276–282.
- Briccoli Bati C, Santilli E, Varlaro ME & Alessandrino M (2009) Effects of a commercial arbuscular mycorrhizal fungi inoculum on vegetative growth of three young olive cultivars. In: XXXIII CIOSTA - CIGRV Conference 2009, Reggio Calabria (Italy) *Technology and management to ensure sustainable agriculture, agro-systems, forestry and safety*. pp. 2015-2019.
- Briccoli Bati C., Santilli E. & Lombardo L. (2014) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and on micronutrient and macronutrient uptake and allocation in olive plantlets growing under high total Mn levels. *Mycorrhiza*, 2, 97–108
- Brinkmann JA (2014) Quick scan of Orchidaceae species in European commerce as components of cosmetic, food and medicinal products. PC22 Doc. 22.1 Annex. Available at: <https://cites.org/eng/com/pc/22/index.php> (acceso 3/10/2021)
- Briscoe CB (1959) Early results of mycorrhizal inoculation of pine in Puerto Rico. *Caribbean Forest*. 20:73-77.
- Brito I, Carvalho M, Alho L & Goss MJ (2014) Managing arbuscular mycorrhizal fungi for bioprotection: Mn toxicity. *Soil Biol Biochem* 68: 78-84.
- Brito I, De Carvalho M & Goss MJ (2011) Summer survival of arbuscular mycorrhiza extraradical mycelium and the potential for its management through tillage options in Mediterranean cropping systems. *Soil Use Manage.* 27: 350-356.
- Brito I, Goss MJ & De Carvalho M (2012) Effect of tillage and crop on arbuscular mycorrhiza colonisation of winter wheat and triticale under Mediterranean conditions. *Soil Use Manag* 28:202–208.
- Brito I, Goss MJ, Carvalho M, Chatagnier O & Tuinen D (2012) Impact of tillage system on arbuscular mycorrhiza fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. *Soil Tillage Res.* 121, 63–67.
- Brito, I., Goss, M. J. & Carvalho, M. D. (2012) Effect of tillage and crop on arbuscular mycorrhiza colonization of winter wheat and triticale under Mediterranean conditions. *Soil Use Manage.* 28, 202–208. DOI 10.1111/j.1475-2743.2012.00404.x.
- Brito, O. D. C., Hernandez, I., Ferreira, J. C. A., Cardoso, M. R., Alberton, O. & Dias-Arieira, C. R. (2018) Association between arbuscular mycorrhizal fungi and *Pratylenchus brachyurus* in maize crop. *Chilean J. Agric. Res.* 78, 521–527. doi: 10.4067/S0718-58392018000400521
- Broadley MR & White PJ (2005) *Plant nutritional genomics*. Blackwell Publishing, CRC Press, Oxford, 344pp. ISBN 1-4051-2114-9
- Bronstein JL (2003) The scope for exploitation within mutualistic interactions. In: Hammerstein P (ed). *Genetic and cultural evolution of cooperation*. MIT Press, Cambridge, Mass., 185–202.
- Bruce A, Smith SE & Tester M (1994) The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. *New Phytol* 127: 507–514.
- Bruchmann H (1874) Ueber Anlage und Wachstum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoetes*. (On initiation and growth of roots of *Lycopodium* and *Isoetes*). *Zeitschr. Naturwiss.* 8: 522-580.
- Bruchmann H (1874) Wachstum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoetes*. *Z Naturwiss* 8:522–580.
- Bruchmann H (1885a) Das Prothallium von *Lycopodium*. *Botanisches Centralblatt* 21: 23–28, plate I.
- Bruchmann H (1885b) Das Prothallium von *Lycopodium*. *Nachtrag. Bot. Centralbl.* 21:309-313.
- Bruchmann H (1897) Untersuchungen über *Selaginella spimilosa* A. Br. A. *Perthes*, Gotha. 64 pp.

- Bruchmann H (1898) Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, und zwar über die von *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *L. complanatum* und *L. selago*. *Perthes*, Gotha, Germany.
- Bruchmann H (1910) Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. und *L. selago* L. *Flora* 101: 220–267.
- Brueggemann W (1999) The liturgy of abundance, the myth of scarcity. *Christian Century*. (*Religion Online*: <https://www.religion-online.org/article/the-liturgy-of-abundance-the-myth-of-scarcity/> accessed 10/10/2021).
- Bruisson S, Maillot P, Schellenbaum P, Walter B, Gindro K, Deglène-Benbrahim L (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis stimulates key genes of the phenylpropanoid biosynthesis and stilbenoid production in grapevine leaves in response to downy mildew and grey mould infection. *Phytochemistry* 131:92–99.
- Brulé C, Frey-Klett P, Pierrat JC, Courier S, Gérard F, Lemoine MC, Rousset J, Somer J & Garbaye J (2001) Survival in the soil of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* and effect of a mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol Biochem* 33:1683–1694.
- Brundrett M (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in ecological research*, 21, 171–313.
- Brundrett M (2004) Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol Rev* 79:473–495.
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T & Malajczuk N (1996) *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. ACIAR Monograph 32, Canberra, 374 pp. ISBN 1-86320-181-5.
- Brundrett M.C., Walker C., Harper C.J & Krings M. (2018) Fossils of arbuscular mycorrhizal fungi give insights into the history of a successful partnership with plants. In: *Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. Editor(s): Krings M., Harper C.J., Cúneo N.R., Rothwell G.W. Academic Press. Pp. 461–480. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813012-4.00019-X>.
- Brundrett MC & Kendrick WB (1988) The mycorrhizal status, root anatomy, and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany* 66: 1153–1173.
- Brundrett MC & Kendrick WB (1990) The roots and mycorrhizae of herbaceous woodland plants. II. Structural aspects of morphology. *New Phytol.* 114: 457–479.
- Brundrett MC & Tedersoo L (2018) Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol* 220: 1108–1115.
- Brundrett MC (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv Ecol Res* 21:171–213
- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist*, 154(2), 275–304.
- Brundrett MC (2004) Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol Rev* 79:473–495
- Brundrett MC (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320: 37–77.
- Brundrett MC, Piché Y & Peterson RL (1985) A developmental study of the early stages in vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Can J Bot* 63(2):184–194
- Brundrett MC. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter AH, eds. *Advances in ecological research*, vol. 21. London, UK: Academic Press, 171–313.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. & Malajczuk, N. (1996) *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. ACIAR Monograph 32. Canberra, Australia: *Australian Centre for International Agricultural Research*.
- Bryla, D.R. & Duniway, J.M. (1997) Growth, phosphorus uptake, and water relations of safflower and wheat infected with an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 136, 581–590.
- Bucher M (2007) Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytol* 173:11–26.
- Bucher, M., Rausch, C. & Daram, P. (2001) Molecular and biochemical mechanisms of phosphorus uptake into plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 164, 209–221.
- Buchner, P. Takahashi, H. Hawkesford, M. (2014) Plant sulphate transporters: Co-ordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 55, 1765–1773.
- Bucholtz F (1897) Zur Entwicklungsgeschichte der Tuberaceen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 15, 211–16.
- Bucholtz F (1903) Zur Morphologie und Systematik der Fungi hypogaei. *Ann. mycol., Berl.*, 1, 152–74.
- Bucholtz F (1912) Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Endogone* Link. *Beih Bot Zbl* 29:147–225.
- Bücking H, Mensah JA & Fellbaum CR (2016) Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Commun. Integr. Biol.* 9:e1107684. doi: 10.1080/19420889.2015.1107684
- Bucking, H. & Shachar-Hill, Y. (2005) Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. *New Phytol*, 165, 899–911.
- Budi SW, Blal B & Gianiazzi S (1999) Surface-sterilization of *Glomus mosseae* sporocarps for studying endomycorrhization in vitro. *Mycorrhiza* 9:65–68.
- Budi SW, Van Tuinen D, Martinotti MG & Gianiazzi S (1999) Isolation from the *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic towards soil-borne fungal pathogens. *Appl Environ Microbiol* 65:148–150.
- Buee M, Rossignol M, Jauneau A, Ranjeva R & Bécard G (2000) The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Mol Plant Microbe Interact* 13:693–698
- Bueno CG & Moora M (2019) How do arbuscular mycorrhizal fungi travel? *New Phytologist*, 222(2), 645–647.
- Bulgarelli RG, Marcos FCC, Ribeiro RF & López de Andrade SA (2017) Mycorrhizae enhance nitrogen fixation and photosynthesis in phosphorus-starved soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Environmental and Experimental Botany* 140: 26–33.
- Bunn R, Lekberg Y & Zabinski C (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi ameliorate temperature stress in thermophilic plants. *Ecology* 90, 1378–1389.
- Burgeff, H. 1909. Die Wurzelpilze der Orchideen. Gustav Fischer Verlag, Jena. 220 p.
- Burgeff, H. 1936. Samenkeimung der Orchideen. Gustav Fischer Verlag, Jena. 312 p.
- Burges A (1936) On the significance of mycorrhiza. *New Phytol* 35:117–131.
- Burri, K., Gromke, C. & Graf, F. (2013) Mycorrhizal fungi protect the soil from wind erosion: a wind tunnel study. *Land Degradation & Development*, 24, 385–392.
- Busby PE, Soman C, Wagner MR, Friesen ML, Kremer J, Bennett A, Morsy M, Eisen JA, Leach JE & Dangl JL (2017) Research priorities for harnessing plant microbiomes in sustainable agriculture. *PLoS Biol* 15(3): e2001793. doi.org/10.1371/journal.pbio.2001793
- Butler EJ (1939) The occurrences and systematic position of the vesicular-arbuscular type of mycorrhizal fungi. *Trans Br Mycol Soc* 22:274–301.
- Butterbach-Bahl K, Baggs EM, Dannenmann M, Kiese R & Zechmeister-Boltenstern S (2013) Nitrous oxide emissions from soils: how well do we understand the processes and their controls? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 368:20130122.
- Butters FK (1903) A Minnesota species of *Tuber*. *Botanical Gazette*, 35:427–431.
- Buwalda J. G., Stribley D. P., Tinker P. B., 1983 Increased uptake of anions by plants with vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Plant Soil* 71:463–467.
- Buysens S, Heungens K, Poppe J & Hofte M (1996) Involvement of Pyochelin and ploverdin in suppression of *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. *Appl. Environ. Microbiol.* 62 (3), 865–871.
- Buysens, C., César, V., Ferrais, F., Dupré de Boulois, H. & Declerck, S. (2016) Inoculation of *Medicago sativa* cover crop with *Rhizophagus irregularis* and *Trichoderma harzianum* increases the yield of subsequently-grown potato under low nutrient conditions. *Appl. Soil Ecol.* 105, 137–143. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.04.011
- Cabral C, Ravnskov S & Tringovska I (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi modify nutrient allocation and composition in wheat (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat-stress. *Plant Soil* 408(1):396–406.

- Cabral C, Wollenweber B, António C, Ravnskov S (2019) Activity in the arbuscular mycorrhizal hyphosphere warning neighbouring plants. *Front Plant Sci* 10:1–11.
- Cabral, C., Sabine, R., Ivanka, T. & Bernd, W. (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi modify nutrient allocation and composition in wheat (*Triticum aestivum* L.) subjected to heat-stress. *Plant and Soil* 408, 385–399. doi: 10.1007/s11104-016-2942-x
- Cabral, L., Giachini, A. J & Siqueira, J. O. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of contaminated areas by trace elements: Mechanisms and major benefits of their applications. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 31, 1655–1664. doi: 10.1007/s11274-015-1918-y
- Caesar-TonThat TC (2002) Soil binding properties of mucilage produced by a basidiomycete fungus in a model system. *Mycological Research* 106, 930–937.
- Caesar-TonThat, T.C. & Cochran, V.L. (2000) Soil aggregate stabilization by a saprophytic lignin-decomposing basidiomycete fungus - I. Microbiological aspects. *Biology and Fertility of Soils* 32 (5), 374–380.
- Caesar-TonThat, T.C., Espeland, E., Caesar, A.J, Sainju, U.M., Lartey, R.T. & Gaskin, JF. (2013) Effects of *Agaricus liliceps* fairy rings on soil aggregation and microbial community structure in relation to growth stimulation of western wheatgrass (*Pascopyrum smithii*) in eastern Montana rangeland. *Microbial Ecology* 66 (1), 120–131.
- Cafarchia C, Camarda A, Romito D, Campolo M, Quaglia NC, Tullio D, Otranto D. 2006. Occurrence of yeasts in cloacae of migratory birds. *Mycopathologia* 161: 229–234.
- Cairney JW & Chambers SM (1997) Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge. *Mycorrhiza*, (3):117-31.
- Cairney JW & Meharg AA (2003) Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *Eur. J. Soil Sci.* 54, 735-740.
- Cairney JW (2005) Basidiomycete mycelia in forest soils: dimensions, dynamics and roles in nutrient distribution. *Mycological research*, 109, 7-20.
- Cairney, J W. G. (2011) Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 344(1-2), 51–71. doi:10.1007/s11104-011-0731-0
- Cakmak I & Kutman UB (2018) Agronomic biofortification of cereals with zinc: a review. *Eur J Soil Sci*, 69:172–80.
- Cakmak I (2000) Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytol.* 146, 185–205.
- Cakmak I (2008) Enrichment of cereal grains with zinc: agronomic or genetic biofortification? *Plant Soil*, 302:1–17.
- Cakmak I, Pfeiffer WH & McClafferty B (2010) Biofortification of durum wheat with zinc and iron. *Cereal Chemistry* 87, 10-20.
- Cakmakci R, Dönmez MF & Erdoğan Ü (2007) The effect of plant growth promoting rhizobacteria on barley seedling growth, nutrient uptake, some soil properties, and bacterial counts. *Turk J Agric For* 31:189–199.
- Çakmakçı R, Turan M, Kırır N, Güneş A, Nikerel E, Özdemir BS, Yıldırım E, Olgun M, Topçuoğlu B, Tüfenkçi Ş, Karaman MR, Tarhan L & Mokhtari NEP (2017) Role of soil beneficial bacteria in wheat production: a review Wheat improvement, management and utilization. *IntechOpen*, 115-149. <https://doi.org/10.5772/67274>.
- Calabrese S, Perez-Tienda J, Ellerbeck M, Arnould C, Chatagnier O, Boller T, Schussler A, Brachmann A, Wipf D & Ferrol N (2016) GintAMT3-a low-affinity ammonium transporter of the arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis*. *Front. Plant Sci.* 7, 679.
- Caldicott AB, Eglinton G. 1976. Cutin acids from bryophytes: anω-1 hydroxy alkanolic acid in two liverwort species. *Phytochemistry* 15:1139–1143.
- Callow JA, Capaccio LCM, Parish G, Tinker PB (1978) Detection and estimation of polyphosphate in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 80:125–134.
- Calonne, M., Fontaine, J, Debiane, D., Laruelle, F., Grandmougin-Ferjani, A. & Sahraoui, A. L. H. (2014) The arbuscular mycorrhizal *Rhizophagus irregularis* activates storage lipid biosynthesis to cope with the benzo[a]pyrene oxidative stress. *Phytochemistry* 97, 30–37. doi: 10.1016/j.phytochem.2013.10.014
- Calvente R, Cano C, Ferrol N, Azcón-Aguilar C & Barea JM (2004) Analysing natural diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in olive tree (*Olea europaea* L.) plantations and assessment of the effectiveness of native fungal isolates as inoculants for commercial cultivars of olive plantlets. *Appl Soil Ecol* 26:11–19.
- Calvet C, Barea JM & Pera J (1992) *In vitro* interactions between the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and some saprophytic fungi isolated from organic substrates. *Soil Biol. Biochem.* 24, 775–780. doi: 10.1016/0038-0717(92)90252-S
- Calvet C, Estaún V, Camprubí A, Hernández-Dorrego A, Pinochet J, Moreno MA. 2004. Aptitude for mycorrhizal root colonization in *Prunus* rootstocks. *Sci Hort (Amsterdam)*. 100(1–4):39–49. doi:10.1016/j.scienta.2003.08.001.
- Calvet C, Pinochet J, Hernández-Dorrego A, Estaún V, Camprubí A. 2001. Field microplot performance of the peach-almond hybrid GF-677 after inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi in a replant soil infested with root-knot nematodes. *Mycorrhiza*. 10(6):295–300. doi:10.1007/PL00009998.
- Calvet, C., Pinochet, J., Camprubí, A. & Fernández, C. (1995) Increased tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* in mycorrhizal micropropagated BA-29 quince rootstock. *Mycorrhiza* 5, 253–258. doi: 10.1007/BF00204958
- Calvo M (2005) Lutein: a valuable ingredient of fruit and vegetables. *Crit Rev Food Sci* 45(7–8):671–696.
- Calvo-Polanco M, Molina S, Zamarren AM, García-Mina JM, Aroca R. 2014. The symbiosis with the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* drives root water transport in flooded tomato plants. *Plant and Cell Physiology*, 55(5): 1017–1029. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu035>
- Calvo-Polanco, M., Sanchez-Romera, B., Aroca, R., Asins, M. J, Declerck, S., Dodd, I. C., et al. (2016) Exploring the use of recombinant inbred lines in combination with beneficial microbial inoculants (AM fungus and PGPR) to improve drought stress tolerance in tomato. *Environ. Exp. Bot.* 131, 47–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2016.06.015
- Camel SB, Reyes-Solis MG, Ferrera-Cerrato R, Franson RL, Brown MS, Bethlenfalvay GJ 1991 Growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium through bulk soil. *Soil Science Society of America Journal* 55, 389-393.
- Camenzind T, Hempel S, Homeier J, Horn S, Velescu A, Wilcke W, Rillig MC. 2014. Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Global Change Biology* 20(12):3646-3659.
- Cameron KC, Di HJ & Moir JL (2013) Nitrogen losses from the soil/plant system: a review. *Annals of applied biology*, 162(2), 145-173.
- Cameron, D.D. (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi as (agro)ecosystem engineers. *Plant and Soil*, 333, 1–5.
- Cameron, D.D., Neal, A.L., van Wees, S.C.M. & Ton, J (2013) Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *Trends in Plant Science*, 18, 539–545.
- Campo S, Martin-Cardoso H, Olive M, Pla E, Catala-Forner M, Martinez- Eixarch M & San Segundo B (2020) Effect of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi on growth, productivity and blast resistance in rice. *Rice* 13:42.
- Campos, H., Cooper, M., Habben, J.E., Edmeades, G.O., Schussler, J.R. 2004. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Res.* 90, 19– 34.
- Campos-Soriano L, García-martínez J, Segundo BS (2012) The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Mol Plant Pathol* 13:579–592.
- Canadell JG & Schulze ED (2014) Global potential of biospheric carbon management for climate mitigation. *Nat Commun* 5:5282.
- Candido V, Campanelli G, D'Addabbo T, Castronuovo D, Perniola M & Camele I (2015) Growth and yield promoting effect of artificial mycorrhization on field tomato at different irrigation regimes. *Scientia Horticulturae*, 187, 35-43.
- Cano C & Bago A (2005a) Competition and substrate colonization strategies of three polyxenically grown arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 97: 1201–1214.
- Cano C & Bago A (2005b) Inoculante aséptico de micorrización y procedimientos de aplicación en condiciones *in vitro* y *ex vitro*. Patent No. P200501878, Spain.

- Cano, C., Dickson, S., González-Guerrero, M & Bago, A. (2008) In vitro cultures open new prospects for basic research in arbuscular mycorrhizas. In: *Mycorrhiza. State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics*. Springer, Berlin, Heidelberg. (pp. 627-654). DOI: 10.1007/978-3-540-78826-3_30.
- Cao J, Wang C & Ji D 2016. Improvement of the soil nitrogen content and maize growth by earthworms and arbuscular mycorrhizal fungi in soils polluted by oxytetracycline. *Science of the Total Environment* 571, 926–934.
- Capell T & Christou P (2004) Progress in plant metabolic engineering. *Current Opinion in Biotechnology*, 15, 148–154.
- Capoen W, Sun J, Wysham D, Otegui MS, Venkateshwaran M, Hirsch S, Miwa H, Downie JA, Morris RJ, Ane JM & Oldroyd GE (2011) Nuclear membranes control symbiotic calcium signaling of legumes. *Proc. of the Nat. Ac. of Sc. of the USA* 108: 14348-14353.
- Caravaca F, Alguacil MM, Figueroa D, Barea JM, Roldán A (2003) Re-establishment of *Retama sphaerocarpa* as a target species for reclamation of soil physical and biological properties in a semiarid Mediterranean land. *For Ecol Manag* 182:49–58.
- Caravaca, F. Barea, J. M. Palenzuela, J; Figueroa, D. Alguacil, M. M. & Roldán, A. 2003. Establishment of shrubs species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Soil Ecol.* 22:103-111.
- Carboneras C, Genovesi P, Vilà M, Blackburn TM, Carrete M, Clavero M, D'hondt B, Orueta JF, Gallardo B, Gerales P, González-Moreno P, Gregory RD, Nentwig W, Paquet J-Y, Pyšek P, Rabitsch W, Ramírez I, Scalera R, Tella JL, Walton P & Wynde R (2018) A prioritised list of invasive alien species to assist the effective implementation of EU legislation. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 539-547.
- Cardarelli, M., Roupael, Y., Rea, E., Lucini, L., Pellizzoni, M., Colla, G., 2013. Effects of fertilization, arbuscular mycorrhiza, and salinity on growth, yield, and bioactive compounds of two *Aloe* species. *HortScience* 48, 568–575. DOI 10.21273/hortsci.48.5.568.
- Cardon, D (2007) Natural dyes. Sources, tradition, technology and science. Archetype Publications, 790 pp. ISBN: 978-1904982005
- Cardoso EJB (1985) Efeito de micorriza vesículo-arbuscular e fosfato-de-rocha na simbiose soja-*Rhizobium*. *Rev. Brasileira Ciencia Solo* 9, 125–130.
- Cardoso IM & Kuyper TW (2006) Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture Ecosystem & Environment* 116: 72–84.
- Cardoso, JA., de Lemos, E.E.P., dos Santos, T.M.C., Caetano, L.C., Nogueira, M.A., 2008. Mycorrhizal dependency of mangaba tree under increasing phosphorus levels. *Pesq. Agrop. Brasileira* 43, 887–892.
- Carillo P, Kyrazis A, Kyriacou MC, Dell'Aversana E, Fusco GM, Corrado G & Roupael Y (2020) Biostimulatory action of arbuscular mycorrhizal fungi enhances productivity, functional and sensory quality in 'Piennolo del Vesuvio' cherry tomato landraces. *Agronomy*, 10(6): 911, 1-20.
- Carina VT, Emilia MM, Miguel US, Ortiz DR, Manjunatha B, Thangaswamy S & Mulla SI (2016) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *Azospirillum* on growth and nutrition of banana plantlets during acclimatization phase. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 6(06), 131-138.
- Carling DE, Roncadori RW, Hussey RS (1995) Interactions of arbuscular mycorrhizae, *Meloidogyne arenaria*, and phosphorus fertilization on peanut. *Mycorrhiza* 6:9–13.
- Carmo M, García-Ruiz R, Ferreira MI & Domingos T (2017) The N–P–K soil nutrient balance of Portuguese cropland in the 1950s: the transition from organic to chemical fertilization. *Sci Rep* 7:8111. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08118-3>
- Carnesecci S, Bras-Gonçalves R, Bradaia A, Zeisel M, Gosse F, Poupon M-F & Raul F (2004) Geraniol, a component of plant essential oils, modulates DNA synthesis and potentiates 5-fluorouracil efficacy on human colon tumor xenografts. *Cancer Lett*, 215, 53–59.
- Carotenuto, G., Chabaud, M., Miyata, K., Capozzi, M., Takeda, N., Kaku, H., Shibuya, N., Nakagawa, T., Barker, D.G. & Genre, A. (2017) The rice LysM receptor-like kinase OsCERK1 is required for the perception of short-chain chitin oligomers in arbuscular mycorrhizal signaling. *New Phytol.* 214: 1440–1446.
- Carpenter S R and Bennett E 2011 Reconsideration of the planetary boundary of phosphorus *Environ. Res. Lett.* 6 014009.
- Carpenter, S. R. (2008) Phosphorus control is critical to mitigating eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(32), 11039–11040. doi:10.1073/pnas.0806112105
- Carpenter-Boggs L, Loynachan TE & Stahl PD (1995) Spore germination of *Gigaspora margarita* stimulated by volatiles of soil-isolated actinomycetes. *Soil Biol Biochem* 27:1445–1451.
- Caruso, T., Di Marco, L., Raimondo, A., Tattini, M., 1990. Seasonal variations of macro and micronutrient elements in the reproductive organs of pistachio (*Pistacia vera* L.). *Programme de recherche Agrimed. Recueil des communications*, Nimes (France), 353–359.
- Carvalho, F. P. (2006) Agriculture, pesticides, food security and food safety. *Environmental Science & Policy*, 9, 685–692. doi:10.1016/j.envsci.2006.08.002
- Casazza G, Lumini E, Ercole E, Dovana F, Guerrina M, Arnulfo A, Minuto L, Fusconi A & Mucciarelli M (2017) The abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi are linked to the soil chemistry of screes and to slope in the Alpic paleo-endemic *Berardia subacaulis*. *PLoS one*, 12(2), e0171866.
- Caser M, Victorino I.M.M, Demasi S, Berruti A, Donno D, Lumini E, Bianciotto V, Scariot V (2018) Saffron cultivation in marginal alpine environments: how AMF inoculation modulates yield and bioactive compounds. *Agronomy*, 9, 12.
- Casida, J E. (2017) Organophosphorus xenobiotic toxicology. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology*, 57(1), 309–327. doi:10.1146/annurev-pharmtox-010716-104926
- Casieri L, Gallardo K, Wipf D. 2012. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without sulphur stress. *Planta* 235:1431–1447.
- Casieri, L. Lahmidi, N.A. Doidy, J; Veneault-Fourrey, C. Migeon, A. Bonneau, L. (2013) Biotrophic transportome in mutualistic plant fungal interactions. *Mycorrhiza* 23, 597–625.
- Cassán F, Coniglio A, López G, Molina R, Nieves S, de Carlan CL, Donadio F, Torres D, Rosas S, Pedrosa FO, de Souza E, Zorita MD, de-Bashan L & Mora V (2020) Everything you must know about *Azospirillum* and its impact on agriculture and beyond. *Biology and Fertility of Soils*, 56(4), 461-479. doi:10.1007/s00374-020-01463-y
- Castellanos-Morales V, Keiser C, Cardenas-Navarro R, Gausgruber H, Glauning J, Garcia- Garrido JM, Steinkellner S, Sampedro I, Hage-Ahmed K, Illana A, Ocampo JA & Vierheilig H (2011) The bioprotective effect of AM root colonization against the soil-borne fungal pathogen *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* in barley depends on the barley variety. *Soil Biol Biochem* 43:831–834.
- Castillo C, Sotomayor L, Ortiz C, Leonelli G, Borie F & Rubio R (2009) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on an ecological crop of chili peppers (*Capsicum annum* L.). *Chilean J. Agric. Res*, 69(1), 79–87.
- Castillo P, Nico AI, Azcón-Aguilar C, Del Río Rincón C, Calvet C, Jiménez-Díaz RM (2006) Protection of olive planting stocks against parasitism of root-knot nematodes by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Pathol* 55:705– 713.
- Castillo, C. Rubio, R. Rouanet, J.L. & Borie, F. (2006) Early effects of tillage and crop rotation on arbuscular mycorrhizal fungal propagules in an Ultisol. *Biol. Fertil. Soils* 43, 83–92.
- Catford JG, Staehelin C, LaRose G, Piché Y & Vierheilig H (2006) Systemically suppressed isoflavonoids and their stimulating effects on nodulation and mycorrhization in alfalfa split-root systems. *Plant Soil* 285, 257–266.
- Catoira, R., Galera, C., De Billy, F., Penmetsa, R. V., Journet, E.P., Maillat, F., Rosenberg, C., Cook, D., Gough, C. & Denarie, J (2000) Four genes of *Medicago truncatula* controlling components of a Nod factor transduction pathway. *Plant Cell* 12: 1647–1665.
- Cavagnaro TR (2008) The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review. *Plant Soil* 304:315–325. <https://doi.org/10.1007/s11110-008-9559-7>
- Cavagnaro TR (2015) Biologically regulated nutrient supply systems. Compost and arbuscular mycorrhizas – A review. *Adv Agron.* 129:293–321.
- Cavagnaro TR, Barrios-Masias FH & Jackson LE (2012) Arbuscular mycorrhizas and their role in plant growth, nitrogen interception and soil gas efflux in an organic production system. *Plant Soil* 353:181–194. <https://doi.org/10.1007/s11110-011-1021-6>
- Cavagnaro TR, Bender SF, Asghari HR & van der Heijden MG (2015) The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends Pl Sci* 20(5):283–290.
- Cavagnaro TR, Dickson S & Smith FA (2010) Arbuscular mycorrhizas modify plant responses to soil zinc addition. *Plant Soil*, 329:307-313.

- Cavagnaro TR, Gao L-L, Smith FA, Smith SE (2001) Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytol* 151:469-475.
- Cavagnaro TR, Jackson LE, Six J, Ferris H, Goyal S, Asami D & Scow KM (2006) Arbuscular mycorrhizas, microbial communities, nutrient availability, and soil aggregates in organic tomato production. *Plant Soil* 282:209–225. Doi 10.1007/s11110-4-005-5847-7
- Cavalier-Smith T (1998) A revised six-kingdom system of life. *Biological review*, 73(3), 203– 266.
- Cazares E, Garcia J, Castillo J & Trappe JM (1992) Hypogeous Fungi from Northern Mexico. *Mycologia*, 84(3), 341-359. doi:10.2307/3760186
- Cázares E, Smith JE (1995) Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza* 6:65–67
- CDA. 2018. California agricultural statistics review 2017-2018. Sacramento (CA, USA):California Department of Food and Agriculture.
- Ceballos I, Ruiz M, Fernandez C, Pena R, Rodriguez A & Sanders IR (2013) The in vitro mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. *PLoS One* 8(8):e70633
- Ceccarelli N, Curadi M, Martelloni L, Sbrana C, Picciarelli P & Giovannetti M (2010) Mycorrhizal colonization impacts on phenolic content and antioxidant properties of artichoke leaves and flower heads two years after field transplant. *Plant and Soil* 335: 311–323.
- Cekic FO, Unyayar S & Ortaç İ (2012) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on biochemical parameters in *Capsicum annuum* grown under long term salt stress. *Turk J Bot*, 36(1), 63–72. DOI:10.3906/Bot-1008-32
- Celik I, Barut ZB, Ortas I, Gok M, Demirbas AH, Tulun Y & Akpinar C (2011) Impacts of different tillage practices on some soil microbiological properties and crop yield under semi-arid Mediterranean conditions. *Int. J. Plant Prod.* 5: 237-254.
- Cely MV, De Oliveira AG, De Freitas VF, De Luca MB, Barazetti AR, Dos Santos IM, Gionco B, Prete CE & Andrade G (2016) Inoculant of arbuscular mycorrhizal fungi (*Rhizophagus clarus*) increase yield of soybean and cotton under field conditions. *Frontiers in Microbiology*, 7, 720.
- Černohlávková, J; Jarkovský, J; Hofman, J Effects of fungicides mancozeb and dinocap on carbon and nitrogen mineralization in soils. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2009, 72, 80–85.
- Cervantes-Gómez RG, Bueno-Ibarra MA, Cruz-Mendivil A et al (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis-induced expression changes in *Solanum lycopersicum* leaves revealed by RNA-seq analysis. *Plant Mol Biol Report* 34:89–102.
- Ceustermans A, van Hemelrijck W, Van Campenhout J & Bylemans D (2018) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on *Pratylenchus penetrans* infestation in apple seedlings under greenhouse conditions. *Pathogens* 7:76. doi: 10.3390/pathogens7040076
- Chabaud M, Genre A, Sieberer BJ, Faccio A, Fournier J, et al. 2011. Arbuscular mycorrhizal hyphopodia and germinated spore exudates trigger Ca²⁺ spiking in the legume and nonlegume root epidermis. *New Phytol.* 189:347–355.
- Chabaud M, Genre A, Sieberer BJ, Faccio A, Fournier J, Novero M, Barker DG & Bonfante P (2011) Arbuscular mycorrhizal hyphopodia and germinated spore exudates trigger Ca²⁺ spiking in the legume and nonlegume root epidermis. *New Phytol.* 189, 347–355.
- Chabot S, Bécard G & Piché Y (1992) Life cycle of *Glomus intraradix* in root organ culture. *Mycologia*, 84:315–321
- Chabot S, Bel-rhliid R, Chênevert R, Piché Y (1992) Hyphal growth promotion in vitro of the VA mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita* Becker & Hall, by the activity of structurally specific flavonoid compounds under CO₂-enriched conditions. *New Phytol* 122:461–467.
- Chacon, N., Silver, W. L., Dubinsky, E. A. & Cusack, D. F. (2006) Iron reduction and soil phosphorus solubilization in humid tropical forests soils: the roles of labile carbon pools and an electron shuttle compound. *Biogeochemistry* 78, 67–84. doi: 10.1007/s10533-005-2343-3
- Chacón-López A, Ibarra-Laclette E, Sánchez-Calderón L, Gutiérrez-Alanis D, Herrera-Estrella L. 2011. Global expression pattern comparison between *low phosphorus insensitive 4* and WT *Arabidopsis* reveals an important role of reactive oxygen species and jasmonic acid in the root tip response to phosphate starvation. *Plant Signal. Behav.* 6:382–392.
- Chagnon P-L (2014) Ecological and evolutionary implications of hyphal anastomosis in arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 88 (3): 437–444. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12321>
- Chakraborty, U., Chakraborty, B. N., Basnet, M. & Chakraborty, A. P. (2009) Evaluation of *Ochrobactrum anthropi* TRS-2 and its talc based formulation for enhancement of growth of tea plants and management of brown root rot disease. *J. Appl. Microbiol.* 107, 625–634. doi: 10.1111/j.1365-2672.2009.04242.x
- Chakravarty P & Unestam T (1987) Differential influence of ectomycorrhizae on plant growth and disease resistance in *Pinus sylvestris* seedlings. *Journal of Phytopathology*, 120(2), 104-120.
- Chalam, A.V. Sasikala, C. Ramana, C.V. Uma, N.R. Rao, P.R. Effect of Pesticides on the Diazotrophic Growth and Nitrogenase Activity of Purple Nonsulfur Bacteria. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 1997, 58, 463–468.
- Chalam, A.V. Sasikala, C. Ramana, C.V. Uma, N.R. Rao, P.R. Effect of Pesticides on the Diazotrophic Growth and Nitrogenase Activity of Purple Nonsulfur Bacteria. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 1997, 58, 463–468.
- Challe JF, Price LL. 2009. Endangered edible orchids and vulnerable gatherers in the context of HIV/AIDS in the southern highlands of Tanzania. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*5: 41.
- Chambers SM, Curlevski NJA, Cairney JWG (2008) Ericoid mycorrhizal fungi are common root inhabitants of non-Ericaceae plants in a south-eastern Australian sclerophyll forest. *FEMS Microbiol Ecol* 65:263–270.
- Chandanie WA, Kubota M & Hyakumachi M (2009) Interactions between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and plant growth-promoting fungi and their significance for enhancing plant growth and suppressing damping-off of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Appl Soil Ecol* 41: 336–341.
- Chandanie WA, Kubota M, Hyakumachi M (2006) Interactions between plant growth promoting fungi and arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and induction of systemic resistance to anthracnose disease in cucumber. *Plant Soil* 286:209–217.
- Chandra S, Sah K, Bagewadi A, Keluskar V, Shetty A, Ammanagi R & Naik Z (2012) Additive and synergistic effect of phytochemicals in prevention of oral cancer. *European Journal of General Dentistry*, 1(03), 142-147.
- Chandra S., Sah K., Bagewadi A., Keluskar V., Shetty A., Ammanagi R., Naik Z. (2012) Additive and synergistic effect of phytochemicals in prevention of oral cancer. *European Journal of General Dentistry*, 1(3), 142-147.
- Chandrasekaran M, Chanratana M, Kim K, Seshadri S & Sa T (2019) Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, water status, and gas exchange of plants under salt stress—a meta-analysis. *Front. Plant Sci.* 10:457. doi: 10.3389/fpls.2019.00457
- Chandrashekara CP, Patil VC & Sreenivasa MN (1995) VA-mycorrhiza mediated P effect on growth and yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) at different P levels. *Plant and Soil*, 176(2), 325-328.
- Chaouki W, Leger DY, Liagre B, Beneytout JL & Hmamouchi M (2009) Citral inhibits cell proliferation and induces apoptosis and cell cycle arrest in MCF-7 cells. *Fundamental & clinical pharmacology*, 23(5), 549-556.
- Chaparro, JM., Sheflin, A.M., Manter, D.K. et al. (2012) Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility. *Biol Fertil Soils* 48, 489–499. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0691-4>
- Chapman MJ & Margulis L (1998) Morphogenesis by symbiogenesis. *Int Microbiol* 1:319–326.
- Chari LJ, Bhosle S, Garg S (2012) Antagonistic activity of phenolics produced by *Pisolithus* sp. PT1. *J Pure Appl Microbiol*, 6(1):289-96.
- Charpentier M & Oldroyd GE (2013) Nuclear calcium signaling in plants. *Plant Physiology* 163: 496-503.
- Charya, L. S & Garg, S. (2019) Advances in methods and practices of ectomycorrhizal research. In: *Advances in Biological Science Research*, Elsevier Inc, 303–325. doi:10.1016/b978-0-12-817497-5.00019-7
- Chatin A (1856) Anatomie des plantes aeriennes de l'ordre des orchidees. 1^{er} Memoire: Anatomie des racines. *Memoires de la Societe des Sciences Naturelles et Mathematique de Cherbourg* 4: 5-18.
- Chatin A (1858) Anatomie des plantes aeriennes de l'ordre des orchidees. 2^e Memoire: Anatomie du rhizome, de la tige et des feuilles, (1). *Memoires de la Societe des Sciences Naturelles et Mathematique de Cherbourg* 6: 33-69, plates I, II.

- Chatin A (1891a) Contribution à l'histoire botanique de la truffe. Deuxième note: Terfâs ou truffes d'Afrique (et d'Arabie), genres *Terfezia* et *Tirmania*. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3. 112:136–141.
- Chatin A (1891b) Contribution à l'histoire botanique de la truffe, kammé de Damas (*Terfezia claveryi*); troisième note. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3, 113:381–384.
- Chatin A (1891c) Contribution à l'histoire botanique de la truffe (quatrième note). Kamés de Bagdad (*Terfezia hafizi* et *Terfezia metaxasi*) et de Smyrne (*Terfezia leonis*). *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3. 113:530–534.
- Chatin A (1891d) Contribution à l'histoire naturelle de la truffe - Parallèle entre les terfaz ou kamés (*Terfezia, Tirmania*) d'Afrique et d'Asie, et les truffes d'Europe. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3. 113:582–586.
- Chatin A (1891e) Contribution à l'histoire naturelle de la truffe. II Terfas ou truffes d'Afrique et d'Arabie, genres *Terfezia* et *Tirmania*. *Bull Soc Bot France* 38:54–64.
- Chatin A (1892a) La truffe: botanique de la truffe et des plantes truffières, sol, climat, pays producteurs, composition chimique, culture, récolte, commerce, fraudes, qualités alimentaires, conserves, préparations culinaires. *J-B Baillière et Fils*, Paris. 370 pp.
- Chatin A (1892b) Contribution nouvelle à l'histoire chimique de la Truffe. Parallèle entre les Terfâs ou Kamés d'Afrique et d'Asie et les Truffes d'Europe, sous les rapport de la composition chimique des terres et des tubercules. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3. 114:46–53.
- Chatin A (1892c) Nouvelle contribution à l'histoire botanique de la truffe: Kamés de Bagdad (*Terfezia hafizi, T. metaxasi*) et de Smyrne (*T. leonis*)—Parallèle entre les terfaz ou kamés d'Afrique et d'Asie et les truffes de France. *Bull Soc Bot France* 39:10–20.
- Chatin A (1893) Sur une truffe du Caucase, La Touboulane. *Bull Soc Bot France* 40:301–304.
- Chatin A (1894a) Truffe (Terfâs) de Tunisie et de Tripoli. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3, 119:485–487.
- Chatin A (1894b) Truffe (Domalan) de Smyrne. *Compt Rend Acad Sci, Paris*, sér 3, 119:523–526.
- Chatin A (1895a) Terfas du Maroc et de Sardaigne. *Bull Soc Bot France* 42:489–493.
- Chatin A (1895b) Truffes (terfas) de Chypre, de Smyrne et de La Calle. *Bull Soc Bot France*, sér 3, 42:549–551.
- Chatin A (1895c) Truffe (*Terfezia hanotauxii*) de Téhéran. *Bull Soc Bot France* 43:619–623.
- Chatin A (1896a) Un terfas d'Espagne et trois nouveaux terfas du Maroc. *Bull Soc Bot France* 43:397–399.
- Chatin A (1896b) Truffes (terfaz) de Grèce, *Terfezia gennadii*. *Bull Soc Bot France* 43:611–617.
- Chatin A (1897) Un nouveau terfas (*Terfezia aphroditis*) de l'île de Chypre. *Bull Soc Bot France*, sér 3, 44:290–292.
- Chatin A (1984) La truffe. Editions Slatkine, Genève, Paris. Reprint of a work first published by Baillière, Paris, in 1892.
- Chatzistathis T, Orfanoudakis M, Alifragis D & Therios I (2013) Colonization of Greek olive cultivars' root system by arbuscular mycorrhiza fungus: root morphology, growth, and mineral nutrition of olive plants. *Sci Agric* 70:185–194.
- Chaubal, R., Sharma, G. D & Mishra, R. R. (1982) Vesicular arbuscular mycorrhiza in subtropical aquatic and marshy plant communities. *Proceedings of Indian Academy of Sciences (Plant Science)*, 91, 69–77.
- Chaudhary V, Kapoor R & Bhatnagar AK (2008) Effectiveness of two arbuscular mycorrhizal fungi on concentrations of essential oil and artemisinin in three accessions of *Artemisia annua* L. *Applied Soil Ecology*, 40, 174–181.
- Chaudhary VB, Nolimal S, Sosa-Hernández MA, Egan C & Kastens J (2020) Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 228(1), 238–252.
- Chaudhary VB, Rúa MA, Antoninka A, Bever JD, Cannon J, Craig A, Duchicela J, Frame A, Gardes M, Gehring C & Ha M (2016) MycoDB, a global database of plant response to mycorrhizal fungi. *Scientific data* 3:160028.
- Chaudhary VB, Sandall EL & Lazarski MV (2019) Urban mycorrhizas: predicting arbuscular mycorrhizal abundance in green roofs. *Fungal Ecol* 40:12–19.
- Chaudhary, V.B., Bowker, M.A., O'Dell, T.E., Grace, J.B., Redman, A.E., Rillig, M.C. & Johnson, N.C. (2009) Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications* 19 (1), 110–122.
- Chaumont F., Barrieu F., Wojcik E., Chrispeels M.J. & Jung R. (2001) Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize. *Plant Physiology* 125, 1206–1215.
- Chave M, Angeon V, Paut R, Collombet R & Tchamitchian M (2019) Codesigning biodiversity-based agrosystems promotes alternatives to mycorrhizal inoculants. *Agron Sustain Develop* 39:48.
- Chave M, Angeon V, Paut R, Collombet R, Tchamitchian M (2019) Codesigning biodiversity-based agrosystems promotes alternatives to mycorrhizal inoculants. *Agron Sustain Develop* 39:48. <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0594-y>
- Chen B & Yuan M (2011) Enhanced sorption of polycyclic aromatic hydrocarbons by soil amended with biochar. *Journal of Soils and Sediments*, 11(1), 62–71. doi:10.1007/ s11368-010-0266-7
- Chen D, Hu M, Guo Y, Wang J, Huang H & Dahlgren RA (2017) Long-term (1980–2010) changes in cropland phosphorus budgets, use efficiency and legacy pools across townships in the Yongan watershed, eastern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 236, 166–176.
- Chen EC, Mathieu S, Hoffrichter A, Sedziewska-Toro K, Peart M, Pelin A, Ndikumana S, Ropars J, Dreissig S, Fuchs J & Brachmann A (2018) Single nucleus sequencing reveals evidence of inter-nucleus recombination in arbuscular mycorrhizal fungi. *eLife* 7, 1–17.
- Chen EC, Morin E, Beaudet D, Noel J, Yildirim G, Ndikumana S, Charron P, St-Onge C, Giorgi J, Krüger M, Marton T, Ropars J, Grigoriev IV, Hainaut M, Henrissat B, Roux C, Martin F & Corradi N (2018) High intraspecific genome diversity in the model arbuscular mycorrhizal symbiont *Rhizophagus irregularis*. *New Phytol*, 220 (4): 1161–1171. <https://doi.org/10.1111/nph.14989>
- Chen L., Stacewicz-Sapuntzakis M., Duncan C., Sharifi R., Ghosh L., Breemen R.V., Ashton D., Bowen P.E. (2001) Oxidative DNA damage in prostate cancer patients consuming tomato sauce-based entrees as a whole-food intervention. *Journal of the National Cancer Institute*, 93, 1872–1879.
- Chen L., Stacewicz-Sapuntzakis M., Duncan C., Sharifi R., Ghosh L., Breemen R.V., Ashton D., Bowen P.E. (2001) Oxidative DNA damage in prostate cancer patients consuming tomato sauce-based entrees as a whole-food intervention. *Journal of the National Cancer Institute*, 93, 1872–1879.
- Chen M & Graedel TE (2016) A half-century of global phosphorus flows, stocks, production, consumption, recycling, and environmental impacts. *Global Environmental Change* 36:139–152.
- Chen M, Arato M, Borghi L, Nouri E & Reinhardt D (2018) Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi – from ecology to application. *Front Plant Sci* 9:1270, 10pp. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01270>
- Chen S, Jin W & Liu A (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Scientia Hort.* 160, 222–229.
- Chen S, Jin W, Liu A, Zhang S, Liu D, Wang F, Lin X & He C (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Sci. Hort.-Amsterdam* 160: 222–229.
- Chen S, Zhao H, Zou C, Li Y, Chen Y, Wang Z, Jiang Y, Zhao P, Wang M & Ahammed GJ (2017) Combined inoculation with multiple arbuscular mycorrhizal fungi improves growth, nutrient uptake and photosynthesis in cucumber seedling. *Front Microbiol*, 8(2516), 1–11.
- Chen S-C & Tang T (1982) A general review of the orchid flora of China. In: *J. Arditti (ed.), Orchid Biology Reviews and Perspectives Vol. II*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 39–81.
- Chen S-K, Edwards CA & Subler S (2001) Effects of the fungicides benomyl, captan and chlorothalonil on soil microbial activity and nitrogen dynamics in laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem.* 33, 1971–1980.
- Chen X, Ma L, Ma W, Wu Z, Cui Z, Hou Y & Zhang F (2018) What has caused the use of fertilizers to skyrocket in China?. *Nutrient cycling in agroecosystems*, 110(2), 241–255.
- Chen XY, Song FB & Liu FL (2014) Effect of different arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiology of maize at ambient and low temperature regimes. *Scientific World Journal*, Article ID 956141, 7pp. <https://doi.org/10.1155/2014/956141>

- Chen Y-L, Xu T-L, Veresoglou SD, Hu H-W, Hao Z-P, Hu Y-J, Liu L, Deng Y, Rillig MC, Chen B-D. 2017. Plant diversity represents the prevalent determinant of soil fungal community structure across temperate grasslands in northern China. *Soil Biology and Biochemistry* 110: 12–21.
- Chen, M., Arato, M., Borghi, L., Nouri, E & Reinhardt, D. (2018a) Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi—from ecology to application. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1270.
- Chen, W., Yang, F., Zhang, L. & Wang, J (2016) Organic acid secretion and phosphate solubilizing efficiency of *Pseudomonas* sp. PSB12: effects of phosphorus forms and carbon sources. *Geomicrobiol. J.* 33, 870–877. doi: 10.1080/01490451.2015.1123329
- Chenhoui H, Mekahlia MN & Beddier A (2020) Effect of inoculation with native and commercial arbuscular mycorrhizal fungi on growth and mycorrhizal colonization of olive (*Olea europaea* L.). *Sci. Hortic.* 261, 108969. DOI 10.1016/j.scienta.2019.108969.
- Cheng L, Booker FL, Tu C, Burkey KO, Zhou L, Shew HD, Ruffy TW & Hu S (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂. *Science* 337:1084–1087. <https://doi.org/10.1126/science.1224304>
- Cheng Y., Ishimoto K., Kuriyama Y., Osaki M., Ezawa T. (2013) Ninety-year, but not single, application of phosphorus fertilizer has a major impact on arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Plant and Soil*, 365, 397–407.
- Chhetri N & Chaudhary P (2011) Green Revolution: pathways to food security in an era of climate variability and change. *Journal of Disaster Research*, 6(5), 486–497.
- Chialva, M., Salvioli di Fossalunga, A., Daghino, S., Ghignone, S., Bagnaresi, P., Chiappello, M., Novero, M., Spadaro, D., Perotto, S. & Bonfante, P. (2018) Native soils with their microbiotas elicit a state of alert in tomato plants. *New Phytol*, 220: 1296–1308. <https://doi.org/10.1111/nph.15014>
- Chiera E (1934) *Sumerian epics and myths*. Vol 3. Oriental Institute Publications (OIP 15), Cuneiform Series, Chicago
- Chitarra W, Pagliarani C, Maserti B, Lumini E, Siciliano I, Cascone P, Schubert A, Gambino G, Balestrini R & Guerrieri E (2016) Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant Physiology*, 171(2), 1009–1023.
- Chiu CH & Paszkowski U (2019) Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 11, a034603.
- Chliyah M, Touati J, Selmaoui K, Ouazzani Touhami A, Filali-Maltouf A, El Modafar C, Moukli A, Benkirane R & Douira A (2015) Bibliographic inventory of the endomycorrhizal species associated with the olive tree (*Olea europaea* L.). *An International Quarterly Journal of Biology & Life Sciences*, 3(1):228–234.
- Chockchaisawasdee, S., Golding, J. B., Vuong, Q. V., Papoutsis, K & Stathopoulos, C. E. (2016) Sweet cherry: Composition, postharvest preservation, processing and trends for its future use. *Trends in Food Science & Technology*, 55, 72–83.
- Chou LG & Schmitthenner AF (1974) Effect of *Rhizobium japonicum* and *Endogone mosseae* on soybean root rot caused by *Pythium ultimum* and *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. *Plant Dis Rep* 58:221–225.
- Choudhary DK, Kasotia A, Jain S, Vaishnav A, Kumari S, Sharma KP & Varma A (2016) Bacterial mediated tolerance and resistance to plants under abiotic and biotic stresses. *J. Plant Growth Regul.* 35 (1), 276–300.
- Choudhary DK, Prakash A, Johri BN. 2007. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. *Indian Journal of Microbiology* 47, 289–297.
- Chouliaras V, Therios I, Molassiotis A & Diamantidis G (2004) Iron chlorosis in grafted sweet orange (*Citrus sinensis* L.) plants: physiological and biochemical responses. *Biol Plantarum* 48(1):141–144.
- Chouyia FE, Fiorentino N, Roupahel Y, Ventorino V, Fechtali T, Visconti D, Cozzolino E, Idbella M, Giordano M & Fagnano M (2022) Assessing the effect of P-solubilizing bacteria and mycorrhizal fungi on tomato yield and quality under different crop rotations. *Scientia Horticulturae*, 293, 110740.
- Chouyia FE, Romano I, Fechtali T, Fagnano M, Fiorentino N, Visconti D, Idbella M, Ventorino V and Pepe O (2020) P-solubilizing *Streptomyces roseocinereus* MS1B15 with multiple plant growth-promoting traits enhance barley development and regulate rhizosphere microbial population. *Front. Plant Sci.* 11:1137. doi: 10.3389/fpls.2020.01137
- Christenhusz, M. J & Byng, J W. (2016) The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201–217.
- Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., eds., (2018) *The Global Flora. A Practical Flora to Vascular Plant Species of the World*. Plant Gateway Ltd, Bradford.
- Christensen, K. K & Wigand, C. (1998) Formation of root plaques and their influence on tissue phosphorus content in *Lobelia dortmanna*. *Aquatic Botany*, 61, 111–122.
- Christiaensen L, Demery L & Kuhl J (2011) The (evolving) role of agriculture in poverty reduction—An empirical perspective. *J Dev Econ* 96:239–254.
- Christoph, H. 1921. Untersuchungen über die mycotrophen Verhältnisse der Ericales und die Keimung von Pirolaceen. *Beih. Bot. Zbl.* 38:115–157.
- Chu EY (1999) The effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on *Euterpe oleracea* Mart. seedlings. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 34: 1019–1024.
- Chu XT, Fu JJ, Sun YF, Xu YM, Miao YJ, Xu YF & Hu TM (2016) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on cold stress-induced oxidative damage in leaves of *Elymus nutans* Griseb. *South African Journal of Botany*, 104, 21–29.
- Chu, Q., Zhang, L., Zhou, J, Yuan, L., Chen, F., Zhang, F., et al. (2020) Soil plant-available phosphorus levels and maize genotypes determine the phosphorus acquisition efficiency and contribution of mycorrhizal pathway. *Plant and Soil* 449, 357–371.
- Ci D, Tang Z, Ding H, Cui L, Zhang G, Li S, Dai L, Qin F, Zhang Z, Yang J & Xu Y (2021) The synergy effect of arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis and exogenous calcium on bacterial community composition and growth performance of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in saline alkali soil. *Journal of microbiology*, 59(1), 51–63.
- Cimen I, Pirinc V, Doran I, Turgay B (2010) Effect of soil solarization and arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) on yield and blossom-end rot of tomato. *Int J Agric Biol* 12:551–555
- CIMMYT 1988. *From Agronomic Data to Farmer Recommendations: An Economics Training Manual*. Completely revised edition. Mexico D.F.
- Citernesi AS, Fortuna P, Filippi C, Bagnoli G, Giovannetti M (1996) The occurrence of antagonistic bacteria in *Glomus mosseae* pot cultures. *Agronomie* 16:671–677.
- Citernesi AS, Vitagliano C & Giovannetti M (1998) Plant growth and root systems morphology of *Olea europaea* L. rooted cuttings as influenced by arbuscular mycorrhizas. *J Hortic Sci Biotechnol* 73:647–654.
- Clapp JP, Rodriguez A & Dodd JC (2001) Inter- and intra-isolate rRNA large subunit variation in *Glomus coronatum* spores. *New Phytol* 149:539–554.
- Clark FB (1963) Endotrophic mycorrhizae influence yellow poplar seedling growth. *Science* 140:1220–1221.
- Clark FB (1964) Micro-organisms and soil structure affect yellow poplar growth. United States Forest Service Research Paper CS-9, Columbus, Ohio.
- Clark FB (1969) Endotrophic mycorrhizal infection of tree seedlings with *Endogone* spores. *Forest Sci.* 15:134–137.
- Clark FE (1949) Soil microorganisms and plant roots. *Adv. in Agron.* 1:241–288.
- Clark RB & Zeto SK (1996) Mineral acquisition by mycorrhizal maize grown on acid and alkaline soil. *Soil Biol Biochem* 28:1495– 1503.
- Clark RB & Zeto SK (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *J. Plant Nutr.* 23, 867–902. doi: 10.1080/01904160009382068
- Clark RB, Zobel RW & Zeto SK (1999) Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by *Panicum virgatum* in acidic soil. *Mycorrhiza* 9:167–176. <https://doi.org/10.1007/s005720050302>
- Clark, R. Á & Zeto, S. K. (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of plant Nutrition*, 23(7), 867–902.
- Clayton, G. W., Rice, W. A., Lupwayi, N. Z., Johnston, A. M., Lafond, G. P., Grant, C. A., et al. (2004) Inoculant formulation and fertilizer nitrogen effects on field pea: nodulation, N₂ fixation and nitrogen partitioning. *Can. J. Plant Sci.* 84, 79–88. doi: 10.4141/P02-089
- Clayton, J S & Bagyaraj, D. J (1984) Vesicular arbuscular mycorrhizas in submerged aquatic plants of New Zealand. *Aquatic Botany*, 19, 251–262.
- Clements, M. A. (1988) Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana* 3, 73–86
- Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA & Lindahl B (2013) Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339: 1615–1618.

- Clemmensen KE, Finlay RD, Dahlberg A, Stenlid J, Wardle DA, Lindahl BD. 2015. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist* 205: 1525–1536.
- Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schimel, D.S., Fisher, H., Howarth, R.W., Hedin, L.O. et al. (1999) Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N-2) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochem. Cycles*, 13, 623–645.
- Clough KS & Sutton JC (1976) Direct observation of fungal aggregates in sand-dune soil. *Can J Microbiol* 24:326–333.
- Coccina A, Cavagnaro TR, Pellegrino E, Ercoli L, McLaughlin MJ & Watts-Williams SJ (2019) The mycorrhizal pathway of zinc uptake contributes to zinc accumulation in barley and wheat grain. *BMC plant biology*, 19(1), 1-14.
- Coccina, A., Cavagnaro, T.R., Pellegrino, E. et al. The mycorrhizal pathway of zinc uptake contributes to zinc accumulation in barley and wheat grain. *BMC Plant Biol* 19, 133 (2019) <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1741-y>
- Codex Alimentarius Commission (2007) Organically produced foods. Joint FAO/WHO Standards Programme, 3rd Edition, Rome.
- Cohen AC, Bottini R & Piccoli P (2008) *Azospirillum brasilense* Sp 245 produces ABA in chemically-defined culture medium and increases ABA content in arabidopsis plants. *Plant Growth Regul.* 54, 97–103.
- Coker WC, Couch JN (1928) The Gasteromycetes of Eastern United States and Canada. *The University of North Carolina Press*, Chapel Hill, 201 pp.
- Coker, W. C. & Couch, J. N. 1928 The Gasteromycetes of the eastern United States and Canada. 201 pp. North Carolina.
- Colard A, Angelard C & Sanders IR (2011) Genetic exchange in an arbuscular mycorrhizal fungus results in increased rice growth and altered mycorrhiza-specific gene transcription. *Appl Environ Microbiol* 77:6510-5.
- Colla G, Roupshael Y, Bonini P & Cardarelli M (2015a) Coating seeds with endophytic fungi enhances growth nutrient uptake, yield and grain quality of winter wheat. *Int J Plant Prod* 9, 171–190.
- Colla G, Roupshael Y, Di Mattia E, El-Nakhel C & Cardarelli M (2015b) Co-inoculation of *Glomus intraradices* and *Trichoderma atroviride* acts as a biostimulant to promote growth, yield and nutrient uptake of vegetable crops. *J Sci Food Agric* 95, 1706–1715.
- Collin-Hansen C, Pedersen SA, Andersen RA & Steinnes E (2007) First report of phytochelatin in a mushroom: induction of phytochelatin by metal exposure in *Boletus edulis*. *Mycologia*, 99(2):161-74.
- Colores, G.M. Schmidt, S.K. Recovery of Microbially Mediated Processes in Soil Augmented with A Pentachlorophenol-Mineralizing Bacterium. *Environ. Toxicol. Chem.* 2005, 24, 1912.
- Colpaert JV, Vandenkoornhuysen P, Adriaensen K & Vangronsveld J (2000) Genetic variation and heavy metal tolerance in the ectomycorrhizal basidiomycete *Suillus luteus*. *New Phytol*, 147(2):367-379.
- Comby M, Mustafa G, Magnin-Robert M, Randoux B, Fontaine J, Reignault PH & Sahraoui AL (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi as potential bioprotectants against aerial phytopathogens and pests. In: *Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants*. Wu, Q. S. (Ed.). Springer. Pp. 195-223. DOI 10.1007/978-981-10-4115-0_9
- Comisión Europea (2022) Una PAC ambientalmente sostenible. La Pac y el medio ambiente. Available online (last acces 24/1/2022): https://ec.europa.eu/info/food-farming-fisheries/sustainability/environmental-sustainability/cap-and-environment_es
- Compant S, Duffy B, Nowak J, Clément C & Barka EA (2005) Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 4951–4959.
- Compant S, van der Heijden MG, Sessitsch A (2010) Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. *FEMS Microbiology Ecology*. 73:197-214
- Compant, S., Samad, A., Faist, H. & Sessitsch, A. (2019) A review on the plant microbiome: ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *J. Adv. Res.* 19, 29–37. doi: 10.1016/j.jare.2019.03.004
- Comstedt P, Bergström S, Olsen B, Garpmo U, Marjavaara L, Mejlon H, Barbour AG, Bunikis J. 2006. Migratory passerine birds as reservoirs of *Lyme borreliosis* in Europe. *Emerging Infectious Diseases* 12: 1087–1095.
- Comunidad Económica Europea (1991) Reglamento (CEE) nº 2092/91 del Consejo, de 24 de junio de 1991, sobre la producción agrícola ecológica y su indicación en los productos agrarios y alimenticios. Diario Oficial L 198 de 22.7.1991, pp. 1-107. <https://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CONSLEG:1991R2092:20070101:ES:PDF>
- Conrath, U. Beckers, G.J.M. Flors, V. García-Agustín, P. Jakab, G. Mauch, F. Newman, M.-A. Pieterse, C.M. Poinssot, B. Pozo, M.J. et al. Priming: Getting Ready for Battle. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2006, 19, 1062–1071.
- Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall ME, Egley GH. 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154:1189–1190.
- Cooke JC, Gemma JN, Koske RE (1987) Observations of nuclei in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 79:331–333
- Cooke, M. C. 1865 *Tuber excavatum* Vitt. and other British truffles. *J. Bot., Lond.*, 3, 137-40.
- Cooper KM & Grandison GS (1986) Interaction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and root-knot nematode on cultivars of tomato and white clover susceptible to *Meloidogyne hapla*. *Ann Appl Biol* 108:555–565.
- Cooper KM, Tinker PB (1978) Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas: II. Uptake and translocation of phosphorus, zinc and sulphur. *New Phytol* 81:43–52. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01602.x>
- Cooper KM, Tinker PB (1981) Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. IV. Effect of environmental variables on movement of phosphorus. *New Phytol* 88:327–339.
- Cooper, R. (1959) Bacterial fertilizers in the Soviet Union. *Soils Fertil.* 22, 327–333.
- Corda ACJ (1854) Icones Fungorum hucusque cognitorum. Vol. 6. *JB Zobel (ed.) F. Ehrlich., Prague*
- Cordell D & White S (2011) Peak phosphorus: clarifying the key issues of a vigorous debate about long-term phosphorus security. *Sustainability*. 3: 2027–2049. doi:10.3390/su3102027.
- Cordell D (2010) The story of phosphorus. Sustainability implications of global phosphorus scarcity for food security. PhD Thesis. Linköping University, 220pp. ISBN 978-91-7393-440-4.
- Cordell D, Drangert JO & White S (2009) The story of phosphorus: global food security and food for thought. *Global Environ Change*, 19(2), 292-305.
- Cordell, D & White, S. (2011) Peak phosphorus: Clarifying the key issues of a vigorous debate about long-term phosphorus security. *Sustainability*, 3, 2027–2049. <https://doi.org/10.3390/su3102027>
- Cordier C, Pozo MJ, Barea JM, Gianinazzi S & Gianinazzi-Pearson V (1998) Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mol Plant Microbe Interact* 11:1017–1028.
- Cordier C, Trouvelot A, Gianinazzi S & Gianinazzi-Pearson V (1996) Arbuscular mycorrhiza technology applied to micropropagated *Prunus avium* and to protection against *Phytophthora cinnamomi*. *Agronomie* 16, 679–688. doi: 10.1051/agro:19961013
- Corgié, S. C., Fons, F., Beguiristain, T & Leyval, C. (2006) Biodegradation of phenanthrene, spatial distribution of bacterial populations and dioxygenase expression in the mycorrhizosphere of *Lolium perenne* inoculated with *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 16(3), 207–212. doi:10.1007/s00572-006-0049-6
- Corkidi L, Allen EB, Merhaut D, Alle MF, Downer J, Bohn J & Evans M (2004) Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. *Corea. J. Environ. Hort.* 22(3):149-154.
- Cornelis, P. 2010. Iron uptake and metabolism in pseudomonads. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 86, 1635-1645.
- Cornelissen JHC, Aerts R, Cerabolini B, Werger MJA, Van Der Heijden MGA (2001) Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia* 129: 611 – 619.
- Corrales A, Henkel TW, Smith ME (2018) Ectomycorrhizal associations in the tropics—biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytol.* 220, 1076–1091. <https://doi.org/10.1111/nph.15151>

- Correia M, Heleno R, da Silva LP, Costa JM & Rodríguez-Echeverría S (2019) First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant diaspores by birds. *New Phytologist*, 222(2), 1054-1060.
- Correia M, Heleno R, Vargas P & Rodríguez-Echeverría S (2018) Should I stay or should I go? Mycorrhizal plants are more likely to invest in long-distance seed dispersal than non-mycorrhizal plants. *Ecology Letters* 21: 683–691.
- Corsi S & Muminjanov H (2019) Conservation agriculture. Training guide for extension agents and farmers in Eastern Europe and Central Asia. FAO, Rome, 123 pp. ISBN 978-92-5-131456-2
- Cosme M, Fernández I, Van der Heijden MG & Pieterse CM (2018) Non-mycorrhizal plants: the exceptions that prove the rule. *Trends in Plant Science*, 23(7):577-587.
- Cosme M, Franken P, Mewis I, Baldermann S, Wurst S (2014) Arbuscular mycorrhizal fungi affect glucosinolate and mineral element composition in leaves of *Moringa oleifera*. *Mycorrhiza* 24(7):565–570.
- Costa, C.M.C., Cavalcante, U.M.T., Goto, B.T., dos Santos, V.F. & Maia, L.C. (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus supply on seedlings of mangabeira. *Pesq. Agrop. Brasileira* 40, 225–232.
- Cotton TE, Fitter AH, Miller RM, Dumbrell AJ & Helgason T (2015) Fungi in the future: interannual variation and effects of atmospheric change on arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytol.* 205, 1598–1607.
- Courty, P.E., Smith, P., Koegel, S., Redecker, D. & Wipf, D. (2015) Inorganic nitrogen uptake and transport in beneficial plant root-microbe interactions. *Crit. Rev. Plant Sci.* 34, 4-16.
- Cousins JR, Hope D, Gries C, Stutz JC. 2003. Preliminary assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community structure in an urban ecosystem. *Mycorrhiza* 13: 319–326.
- Cox G & Sanders F (1974) Ultrastructure of the host-fungus interface in a vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol* 73, 901-912.
- Cox G & Tinker PB (1976) Translocation and transfer of nutrients in vesicular–arbuscular mycorrhizas: I. The arbuscule and phosphorus transfer: a quantitative ultrastructural study. *New Phytologist*, 77(2), 371-378.
- Cox G, Moran KJ, Sanders F, Nockolds C, Tinker PB (1980) Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. *New Phytol* 84:649–659.
- Cox G, Sanders FE, Tinker PB, Wild JA (1975) Ultrastructural evidence relating to host-entophyte transfer in a vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas, Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds, 22–25 July 1974*. Academic Press, London, pp 297-312.
- Cregut M, Piutti S, Slezack-Deschaumes S & Benizir R (2013) Compartmentalization and regulation of arylsulfatase activities in *Streptomyces* sp., *Microbacterium* sp. and *Rhodococcus* sp. soil isolates in response to inorganic sulfate limitation. *Microbiol. Res.* 168, 12–21.
- Crespo, J M., Boiardi, J.L. & Luna, M. F. (2011) Mineral phosphate solubilization activity of *Gluconacetobacter diazotrophicus* under P-limitation and plant root environment. *Agric. Sci.* 02, 16–22. doi: 10.4236/as.2011.21003
- Creus CM, Sueldo RJ & Barassi CA (2004) Water relations and yield in *Azospirillum*-inoculated wheat exposed to drought in the field. *Can. J. Bot.* 82 (2), 273–281.
- Crittenden, S.J. Poot, N. Heinen, M. van Balen, D.J.M & Pulleman MM (2015) Soil physical quality in contrasting tillage systems in organic and conventional farming. *Soil Tillage Res.* 154, 136–144.
- Croll D, Giovannetti M, Koch AM, Sbrana C, Ehinger M, Lammers PJ & Sanders IR (2009) Nonself vegetative fusion and genetic exchange in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytol* 181: 924–937.
- Croll D, Wille L, Gampfer HA, Mathimaran N, Lammers PJ, Corradi N, Sanders IR (2008) Genetic diversity and host plant preferences revealed by simple sequence repeat and mitochondrial markers in a population of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytol* 178:672–687
- Cronquist A (1981) An integrated system of flowering plants. *Columbia University Press*, New York, 1981. xviii, 2162 pp., illus.
- Cross C, Correia P, Ramos AC, Carvalho L, Bago A, Klironomos J, Martins-Loução MA (2008) Arbuscular mycorrhiza in plant physiological and morphological adaptations. In: Ajit V (ed) *Mycorrhiza: state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, ecophysiology, structure and systematics*. Springer, Heidelberg, pp 733–754.
- Crush JR (1974) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VII. Growth and nodulation of some herbage legumes. *New Phytol* 73:743–749.
- Crush, J R & Hay, M. J M. (1981) A technique for growing mycorrhizal clover in solution culture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 24, 371–372.
- Cruz AF & Ishii T (2011) Arbuscular mycorrhizal fungal spores host bacteria that affect nutrient biodynamics and biocontrol of soil-borne plant pathogens. *Biol. Open* 1, 52–57.
- Cruz C, Correia P, Ramos AC, Carvalho L, Bago A & Martins-Loução MA (2008) Arbuscular mycorrhiza in physiological and morphological adaptations of Mediterranean plants. In: Varma A, Hock B (eds) *Mycorrhiza: biology, genetics, novel endophytes and biotechnology*. Springer, Germany, pp 729–749
- Cruz, A. F., Horii, S., Ochiai, S., Yasuda, A. & Ishii, T. (2008) Isolation and analysis of bacteria associated with spores of *Gigaspora margarita*. *J. Appl. Microbiol.* 104, 1711–1717. doi: 10.1111/j.1365-2672.2007.03695.x
- Cruz-Paredes C, Svenningsen NB, Nybroe O, Kjølner R, Frøsløv TG & Jakobsen I (2019) Suppression of arbuscular mycorrhizal fungal activity in a diverse collection of non-cultivated soils. *FEMS Microbiol Ecol.* 95:fiz020. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz020>
- CSR Laboratorio (2022) El rendimiento industrial en la aceituna. Contenido on-line, último acceso 14 de abril de 2022. <https://csrlaboratorio.es/laboratorio/sector-agroalimentario/aceituna/el-rendimiento-industrial-en-la-aceituna/>
- Cu ST, Hutson J & Schuller KA (2005) Mixed culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat. *Plant and Soil*, 272(1), 143-151.
- Cuenca, G., De Andrade, Z. & Meneses, E. (2001) The presence of aluminum in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to increased acidity. *Plant Soil*, 231, 233–241.
- Cui L, Guo F, Zhang J, Yang S, Meng J, Geng Y, Li X & Wan S (2019) Synergy of arbuscular mycorrhizal symbiosis and exogenous Ca²⁺ benefits peanut (*Arachis hypogaea* L.) growth through the shared hormone and flavonoid pathway. *Sci. Rep.* 9:16281, 1-11.
- Cullings KW (1996) Single phylogenetic origin of ericoid mycorrhizae within the Ericaceae. *Can. J. Bot.* 74, 1896-1909.
- Cullings, K. W., Szaro, T. M & Bruns, T. D. (1996) Evolution of extreme specialization within a lineage of ectomycorrhizal epiparasites. *Nature*, 379(6560), 63-66.
- Cummings BA (1990) Use of RFLPs as a means of examining genetic relatedness in VAM fungi. In: Allen MF, Williams SE (eds) *Abstracts, 8th North American Conference on Mycorrhizae*. University of Wyoming Agricultural Experiment Station, Laramie, Wyo., p 63.
- Cummings MP & Welschmeyer NA (1998) Pigment composition of putatively achlorophyllous angiosperms. *Plant Syst Evol* 210:105-11.
- Cunningham GH (1944) The Gasteromycetes of Australia and New Zealand. 15. *Dunedin*, 236 pp.
- Cura A, Franz DR, Filosofía JE, Balestrasse KB & Burgueno LE (2017) Inoculation with *Azospirillum* sp. and *Herbaspirillum* sp. increases the tolerance of maize to drought stress. *Microorganisms* 5, 41. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5030041>.
- Curaqueo, G., Acevedo, E., Cornejo, P., Seguel, A., Rubio, R & Borie, F. (2010) Tillage effect on soil organic matter, mycorrhizal hyphae and aggregates in a mediterranean agroecosystem. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, 10(1), 12-21.
- Curaqueo, G., Barea, J. M., Acevedo, E., Rubio, R., Cornejo, P & Borie, F. (2011) Effects of different tillage systems on arbuscular mycorrhizal fungal propagules and physical properties in a Mediterranean agroecosystem in central Chile. *Soil and Tillage Research*, 113(1), 11-18.
- Currey F (1858) On the existence of amorphous starch in a new Tuberaceous fungus. *Proc. Roy. Soc.* 9, 119-23.
- Currie AF, Murray PJ & Gange AC (2011) Is a specialist root-feeding insect affected by arbuscular mycorrhizal fungi? *Applied Soil Ecology* 47, 77–83.

- Curtis, T.P., Sloan, W.T. & Scannell, J.W. (2002) Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 99, 10494–10499.
- Cutler NA, Chaput DL, van dG & Christopher J (2014) Long-term changes in soil microbial communities during primary succession. *Soil Biology and Biochemistry* 69, 359–370.
- Cycoń M, Piotrowska-Seget Z & Kozdrój J (2010) Responses of indigenous microorganisms to a fungicidal mixture of mancozeb and dimethomorph added to sandy soils. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 64, 316–323.
- D'Amelio R, Massa N, Gamalero E et al (2007) Preliminary results on the evaluation of elicitors of plant resistance on chrysanthemum yellows phytoplasma infection. *Bull Insectol* 60:317.
- D'Hooghe, P. Escamez, S. Trouverie, J; Avice, J-C. (2013) Sulphur limitation provokes physiological and leaf proteome changes in oilseed rape that lead to perturbation of sulphur, carbon and oxidative metabolisms. *BMC Plant Biol.* 13, 23.
- Da Costa, P. B., Granada, C. E., Ambrosini, A., Moreira, F., De Souza, R., Dos Passos, J. F. M., et al. (2014) A model to explain plant growth promotion traits: a multivariate analysis of 2,211 bacterial isolates. *PLoS ONE* 9:e116020. doi: 10.1371/journal.pone.0116020
- Da Cruz RM, Alberton O, da Silva Lorencete M, da Cruz GL, Gasparotto-Junior A, Cardozo-Filho L & de Souza SG (2020) Phytochemistry of *Cymbopogon citratus* (D.C.) Stapf inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting bacteria. *Industrial Crops and Products*, 149, 112340. doi:10.1016/j.indcrop.2020.112340
- Da Cruz, R.M.S., da Cruz, G.L.S., Dragunski, D.C., Goncalves, A.C., Alberton, O., de Souza, S.G.H., 2019d. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alters content and composition of essential oil of Sage (*Salvia officinalis*) under different phosphorous levels. *Aust. J. Crop Sci.* 13, 1617.
- Da Silva FSB & Maia LC (2018) Mycorrhization and phosphorus may be an alternative for increasing the production of metabolites in *Myracrodruon urundeuva*. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 30, 297–302.
- Da Silva LP, Pereira Coutinho A, Heleno RH, Tenreiro PQ, Ramos JA. 2016. Dispersal of fungi spores by non-specialized flower-visiting birds. *Journal of Avian Biology* 47: 438–442.
- Da Silva Nunes JL, Dutra de Souza PV, Bettion Marodin GA & Fachinello JC (2009) Efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi on growth of 'aldright' peach tree rootstock. *Bragantia*, 68(4): 931-940.
- Da Silva, F.A. Maia, L.C. Silva, F.S.B. Arbuscular mycorrhizal fungi as biotechnology alternative to increase concentrate of secondary metabolites in *Zea mays* L. *Braz. J. Bot.* 2018, 42, 189–193.
- Dablgren RMT, Clifford HT & Yeo PF. 1985. The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 520pp. ISBN 3-540-13655-X.
- Daft MJ & Nicolson TH (1966) Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. *New Phytol.* 65:343-350.
- Daft MJ & Nicolson TH (1969) Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. II. Influence of soluble phosphate on endophyte and host in maize. *New Phytol* 68:945–952.
- Daft MJ & Okusanya BO (1973) Effect of endogone mycorrhiza on plant growth. V. Influence of infection on the multiplication of viruses in tomato, petunia and strawberry. *New Phytologist*, 72(5), 975-983.
- Daft MJ, El-Giahmi AA (1974) Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. VII. Influence of infection on the growth and nodulation in French bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytol* 73:1139–1147.
- Dag A, Yermiyahu U, Ben-Gal A, Zipori I & Kapulnik Y (2009) Nursery and post-transplant field response of olive trees to arbuscular mycorrhizal fungi in an arid region. *Crop Pasture Sci* 60:427–433.
- Dai J, Hu J, Zhu A, Bai J, Wang J & Lin X (2015) No tillage enhances arbuscular mycorrhizal fungal population, glomalin-related soil protein content, and organic carbon accumulation in soil macroaggregates. *J. Soils Sediments* 15, 1055–1062.
- Dai, R.J. Pang, X.G. Zeng, X.D. Wang, H.J. (2015) Soil carbon density and distribution and influencing factors in Shandong Province. *Res. Environ. Sci.* 28, 1449–1458.
- Daisog, H., Sbrana, C., Cristani, C., Moonen, A.C., Giovannetti, M. & Barberi, P. (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi shift competitive relationships among crop and weed species. *Plant and Soil*, 353, 395–408.
- Dakora FD & Phillips DA (2002) Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant Soil* 245, 35–47.
- Dalpé Y & Declerck S (2002) Development of *Acaulospora rehmsii* spore and hyphal swellings under root-organ culture. *Mycologia* 94:850–855.
- Dalpé Y, Souza FA, Declerck S (2005b) The life cycle of *Glomus* species in monoxenic culture. In: Declerck S, Strullu D-G, Fortin JA (eds) *In Vitro culture of mycorrhizas*. Springer, Heidelberg, 49–71.
- Dalpé, Y., Cranenbrouck, S., Séguin, S & Declerck, S. (2005a) The monoxenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi as a tool for systematics and biodiversity. In *In vitro culture of mycorrhizas*. Springer, Berlin, Heidelberg. (pp. 31-48)
- Damaiyanti DR, Aini N & Soelistyono R (2015) Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on growth and yield of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under salinity stress. *Journal of Degraded and Mining Lands Management*, 3 (1): 447-452.
- Dangeard PA & Armand L (1887) Observations e biologie cellulaire. *Le Botaniste Ser.* 5, Vol. 8: 289-313.
- Dangeard PA & Armand L (1898) Observations e biologie cellulaire (mycorrhizes d'*Ophrys aranifera*). *Revue Mycologique* 20: 13-18, plate: CLXXXII.
- Dangeard PA (1891) Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des *Tmesipteris*. *Le Botaniste Séries*, 2, 163-222.
- Dangeard PA (1894) La truffe. *Le Botaniste*, 4:63-87.
- Dangeard PA (1896) Une maladie du peuplier dans l'ouest de la France. *Botaniste*, 5, 38-43.
- Dangeard PA (1900) Le *Rhizophagus populinus* Dangeard. *Botaniste*, 7, 285-287.
- Daniell TJ, Husband R, Fitter AH & Young JPW (2001) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiol Ecol* 36: 203–209.
- Daniels BA & Menge JA (1980) Secondary sporocarp formation by *Glomus epigaeus*, a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, in long-term storage. *Mycologia*, 72:1235-1238.
- Daniels Hetrick BA (1984) Ecology of VA mycorrhizal fungi. In *V.A. Mycorrhiza*. Eds CL Powell & DJ Bagyaraj pp. 35-55. CRC Press, Boca Raton, Florida, UK.
- Daryanto S, Wang L & Jacinthe PA (2016) Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLoS ONE* 11, 1-15.
- Das D & Gutjahr C (2019) Role of phytohormones in arbuscular mycorrhiza development. In: *The Model Legume Medicago Truncatula*, Edited by FJ de Bruijn. John Wiley & Sons, Inc, pp. 485–500. doi:10.1002/9781119409144.ch61
- Dasgan HY, Kusurvan S & Ortas I (2008) Responses of soilless grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal (*Glomus fasciculatum*) colonization in re-cycling and open systems. *African Journal of Biotechnology* 7 (20), 3606-3613.
- Datnoff LE, Nemeček S & Pernezny K (1995) Biological control of Fusarium crown and root rot of tomato in Florida using *Trichoderma harzianum* and *Glomus intraradices*. *Biol Control*, 5: 427–431.
- Davenport TRB & Ndangalasi HJ (2003) An escalating trade in orchid tubers across Tanzania's Southern Highlands: assessment, dynamics and conservation implications. *Oryx* 37: 55–61.
- Davey CB (1969) Nonpathogenic organisms associated with mycorrhizae. In: *Mycorrhizae. Proceedings Of The First North American Conference On Mycorrhizae — April 1969 — Misc. Publication 1189*. (Hacskaylo E, ed.) U.S. Department Of Agriculture — Forest Service, Washington. 115-121.
- David MB, Gentry LE & Mitchell CA (2016) Riverine response of sulfate to declining atmospheric sulfur deposition in agricultural watersheds. *Journal of Environmental Quality*, 45, 1313–1319. <https://doi.org/10.2134/jeq2015.12.0613>.
- David P, Raj RS, Linda R & Rhema SB (2014) Molecular characterization of phosphate solubilizing bacteria (PSB) and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) from pristine soils. *Int. J. Innov. Sci. Eng. Technol.* 1, 317–324.
- Davidson EA, Galloway JN, Millar N & Leach AM (2014) N-related greenhouse gases in North America: innovations for a sustainable future. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 9, 1-8.

- Davidson K & Geringer JE (1990) Genetic studies of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: Allen MF, Williams SE (eds) *Abstracts, 8th North American Conference on Mycorrhizae*. University of Wyoming Agricultural Experiment Station, Laramie, Wyo., p 70.
- Davies FT Jr, Calderón C.M, Huaman Z & Gómez R. (2005b) Influence of a flavonoid (formononetin) on mycorrhizal activity and potato crop productivity in the highlands of Peru. *Sci. Hortic.* 106, 318–329.
- Davies FT, Calderón CM & Huaman Z (2005a) Influence of arbuscular mycorrhizae indigenous to Peru and a flavonoid on growth, yield, and leaf elemental concentration of 'yungay' potatoes. *HortScience*, 40, 381–385.
- Davies FT, Potter JR & Linderman RG (1993) Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P-concentration – response in gas exchange and water relations. *Physiol Plant* 87:45–53.
- Davies Jr FT, Puryear JD, Newton RJ, Egilla JN & Grossi JA (2001) Mycorrhizal fungi enhance accumulation and tolerance of chromium in sunflower (*Helianthus annuus*). *Journal of Plant Physiology*, 158(6), 777–786.
- Davis WC, Wright E & Hartley C (1942) Diseases of forest tree nursery stock. *Fed. Sec. Agency, Div. Conserv. Corp. Forest Pub.* 9, 70 p.
- Davison J, Moora M, Öpik M, Adholecya A, Ainsaar L, Bâ A, Burla S, Diedhiou AG, Hiiesalu I, Jairus T & Johnson NC (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*, 349(6251), 970–973.
- Davison J, Moora M, Öpik M, Ainsaar L, Ducouso M, Hiiesalu I, Jairus T, Johnson N, Jourand P, Kalamees R *et al.* (2018) Microbial island biogeography: isolation shapes the life history characteristics but not diversity of root-symbiotic fungal communities. *ISME Journal* 12: 2211–2224.
- Daynes CN, Field DJ, Saleeba JA, Cole MA & McGee PA (2013) Development and stabilisation of soil structure via interactions between organic matter, arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 683–694.
- Daynes CN, Zhang N, Saleeba JA & McGee PA (2012) Soil aggregates formed in vitro by saprotrophic Trichocomaceae have transient water-stability. *Soil Biology and Biochemistry* 48, 151–161.
- De Almeida Ribeiro PR, dos Santos JV, de Carvalho TS, da Silva JS, de Resende PM & de Souza Moreira FM (2016) Formononetin associated with phosphorus influences soybean symbiosis with mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium*. *Biosci. J.* 32(4):940–951.
- De Assis RM, Carneiro JJ, Medeiros AP, de Carvalho AA, da Cunha Honorato A, Carneiro MA, Bertolucci SK & Pinto JE (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi and organic manure enhance growth and accumulation of citral, total phenols, and flavonoids in *Melissa officinalis* L. *Industrial Crops and Products*, 158, 112981. doi:10.1016/j.indcrop.2020.112981
- De Bary A (1879) Die Erscheinung der Symbiose. *Verlag von Karl J. Trubner*, Strassburg, Germany. 30pp.
- De Ferry de la Bellone C (1888) La Truffe. Étude sur les truffes et les truffiers. *JB Baillièrre et Fils*, Paris. 312 pp.
- De Graaff M-A, Hornslein N, Throop HL, Kardol P & van Diepen LTA (2019) Effects of agricultural intensification on soil biodiversity and implications for ecosystem functioning: A meta-analysis. *Advances in Agronomy* 155: 1–44.
- De Grandcourt A, Epron D, Montpied P, Louisanna E, Bereau M, Garbaye J *et al.* (2004) Contrasting responses to mycorrhizal inoculation and phosphorus availability in seedlings of two tropical rainforest tree species. *New Phytol.* 161, 865–875.
- De Jaeger N, de la Providencia IE, Dupré de Boulois H & Declerck S (2011) *Trichoderma harzianum* might impact phosphorus transport by arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS microbiology ecology*, 77(3): 558–567. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01135.x>
- De Jaeger N, Declerck S & de la Providencia IE (2010) Mycoparasitism of arbuscular mycorrhizal fungi: a pathway for the entry of saprotrophic fungi into roots. *FEMS Microbiol Ecol*, 73: 312–322.
- De la Fuente Canto C, Simonin M, King E, Moulin L, Bennett MJ, Castrillo G & Laplaze L (2020) An extended root phenotype: the rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness. *Plant J* 103:951–964.
- De la Noval B, Pérez E, Martínez B *et al* (2007) Exogenous systemin has a contrasting effect on disease resistance in mycorrhizal tomato (*Solanum lycopersicum*) plants infected with necrotrophic or hemibiotrophic pathogens. *Mycorrhiza* 17:449–460
- De la Pena E, Rodríguez-Echeverría S, van der Putten WH, Freitas H & Moens M (2006) Mechanism of control of root-feeding nematodes by mycorrhizal fungi in the dune grass *Ammophila arenaria*. *New Phytologist*, 169, 829–840.
- De La Providencia IE, De Souza FA, Fernández F, Delmas NS & Declerck S (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi reveal distinct patterns of anastomosis formation and hyphal healing mechanisms between different phylogenetic groups. *New Phytol* 165: 261–271.
- De la Providencia IE, Fernandez F & Declerck S (2007) Hyphal healing mechanism in the arbuscular mycorrhizal fungi *Scutellospora reticulata* and *Glomus clarum* differs in response to severe physical stress. *FEMS Microbiology Letters* 268 (1), 120–125.
- De LC, Pathak P, Rao AN & Rajeevan PK (2015) *Commercial orchids*. De Gruyter Open Ltd, Warsaw/Berlin. ISBN: 978-3-11-042638-0
- De Mita S, Streng A, Bisseling T & Geurts R (2014) Evolution of a symbiotic receptor through gene duplications in the legumerhizobium mutualism. *New Phytol.* 201:961–972.
- De Novais CB, Sbrana C, Orivaldo JS Jr., Siqueira JO & Giovannetti M (2013) Vegetative compatibility and anastomosis formation within and among individual germlings of tropical isolates of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23, 325–331.
- De Ridder M, de Jong S, Polchar J & Lingemann S (2012) Risks and opportunities in the global phosphate rock market. Robust strategies in times of uncertainty. The Hague Centre for Strategic Studies N° 17 | 12 | 12, 112pp. ISBN/EAN: 978-94-91040-69-6
- De Rougement M (2007) Les mycorhizes et l'olivier: Effet sur le développement des plants en pépinière et en verger. *Journées méditerranéennes de l'olivier, Meknès*, 22-26 octobre 2007: 2-7.
- De Sousa, C.S., Menezes, R.S.C., de Sampaio, E.V.S.B., de Lima, F.S., Oehl, F. & Maia, L.C. (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi within agroforestry and traditional land use systems in semi-arid Northeast Brazil. *Acta Sci. Agron.* 35, 307–314.
- De Souza FA & Berbara RLL (1999a) Ontogeny of *Glomus clarum* in Ri T-DNA transformed roots. *Mycologia* 91:343–350.
- De Souza FA & Berbara RLL (1999b) Ontogeny of *Glomus clarum* in Ri T-DNA transformed carrot roots. *Mycol Res* 100:1237–1242.
- De Souza FA & Declerck S (2003) Mycelium development and architecture, and spore production of *Scutellospora reticulata* in monoxenic culture with Ri T-DNA transformed carrot roots. *Mycologia*, 95(6), 1004–1012.
- De Souza Siqueira Quintans J, Menezes PP, Santos MRV, Bonjardim LR, Almeida JRGS, Gelain DP, Araujo AADS & Quintans-Junior LJ (2013) Improvement of *p*-cymene antinociceptive and anti-inflammatory effects by inclusion in β -cyclodextrin. *Phytomedicine*, 20, 436–440.
- De Varennes A & Goss MJ (2007) The tripartite symbiosis between legumes, rhizobia and indigenous mycorrhizal fungi is more efficient in undisturbed soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(10), 2603–2607.
- De Vries FT & Bardgett RD (2012) Plant-microbial linkages and ecosystem nitrogen retention: lessons for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 425–432.
- De Vries FT, Baath E, Kuyper TW & Bloem J (2009) High turnover of fungal hyphae in incubation experiments. *FEMS Microbiol Ecol* 67:389–396. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00643.x>
- De Vries FT, van Groenigen JW, Hoffland E & Bloem J (2011) Nitrogen losses from two grassland soils with different fungal biomass. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 997–1005.
- De Vries J & Archibald JM (2018) Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytol*, 217: 1428–1434.
- De Werra P, Péchy-Tarr M, Keel C & Maurhofer M (2009) Role of gluconic acid production in the regulation of biocontrol traits of *Pseudomonas fluorescens* CHAO. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 4162–4174. doi: 10.1128/AEM.00295-09
- De Wit H CD (1977) Orchids in Rumphius' Herbarium Amboinense. In: J. Arditti (ed.), *Orchid Biology Reviews and Perspectives vol.1*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 47–94.
- Dearnaley J, Perotto S & Selosse M-A (2016) Structure and development of orchid mycorrhizas. In: *Molecular Mycorrhizal Symbiosis*. Ed. F Martin. Hoboken, NJ: John Wiley and Sons, 63–86.
- Dearnaley JDW (2007) Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza* 17, 475–486. doi: 10.1007/s00572-007-0138-1

- Debiane D, Garçon G, Verdin A, Fontaine J, Durand R, Grandmougin-Ferjani A, ... & Sahraoui LH (2008) *In vitro* evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environmental and Experimental Botany*, 64(2), 120–127.
- Debiane D, Garçon G, Verdin A, Fontaine J, Durand R, Shirali P, ... & Lounes-Hadj Sahraoui A (2009) Mycorrhization alleviates benzo[a]pyrene-induced oxidative stress in an *in vitro* chicory root model. *Phytochemistry*, 70(11–12), 1421–1427. doi:10.1016/j.phytochem.2009.07.002
- Debnath S, Rawat D, Kumar Mukherjee A, Adhikary S & Kundu R (2019) Applications and constraints of plant beneficial microorganisms in agriculture, biostimulants. In: *Plant Science. Eds SM Mirmajlessi & R Radhakrishnan*. IntechOpen, 1–25.
- Decary R (1955) Quelques plantes aromatiques et à parfum de la flore de Madagascar. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée* 2: 416–422.
- Declerck S, Cranenbrouck S, Dalpé Y, Séguin S, Grandmougin-Ferjani A, Fontaine J, Sancholle M (2000) *Glomus proliferum* sp. nov.: a description based on morphological, biochemical, molecular and monoxenic cultivation data. *Mycologia* 92:1178–1187.
- Declerck S, D'Or D, Cranenbrouck S, Le Boulengé E (2001) Modelling the sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in monoxenic culture. *Mycorrhiza* 11:225–230
- Declerck S, Ildo M, Fernandez K, Voets L & de la Providencia I (2009) Method and system for *in vitro* mass production of arbuscular mycorrhizal fungi. WO/2009/090220.
- Declerck S, Plenchette C & Strullu DG (1995) Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. *Plant Soil* 176, 183–187.
- Declerck S, Risede JM, Rufyikiri G & Delvaux B (2002) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the severity of root rot of bananas caused by *Cylindrocladium spathiphylli*. *Plant Pathol* 51:109–115.
- Declerck S, Strullu DG & Plenchette C (1996) *In vitro* mass production of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus versiforme*, associated with Ri T-DNA transformed carrot roots. *Mycol Res* 100:1237–1242.
- Declerck S, Strullu DG & Plenchette C (1998) Monoxenic culture of the intraradical forms of *Glomus* sp. isolated from a tropical ecosystem: a proposed methodology for germplasm collection. *Mycologia* 90:579–585
- Declerck S, Strullu DG & Fortin JA (2005) *In vitro* culture of mycorrhizas. Soil Biology Series. Springer, 388 pp.
- Decock C, Garland G, Suddick EC & Six J (2017) Season and location-specific nitrous oxide emissions in an almond orchard in California. *Nutr Cycl Agroecosystems* 107(2):139–155. doi:10.1007/s10705-017-9824-3
- Dehariya K, Shukla A, Sheikh IA & Vyas D (2015) Trichoderma and arbuscular mycorrhizal fungi based biocontrol of *Fusarium udum* butler and their growth promotion effects on pigeon pea. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 17(2): 505–517.
- Dehn B & Dehne H-W (1985) Development of VA mycorrhizal fungi and interactions with *Cochliobolus sativus* in roots of Graminae. In: Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (eds) *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. INRA, Paris, 773.
- Dehne H-W & Schoenbeck F (1979) The influence of endotrophic mycorrhiza on plant diseases. 1. Colonization of tomato plants by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Phytopathol Z* 95:105–110.
- Dehne HW (1982) Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72:1115–1119
- Dehne H-W, Backhaus GF & Baltruschat H (1987) Inoculation of plants with VA mycorrhizal fungi at inorganic carrier materials. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (eds) *Mycorrhizae in the next decade, practical applications and research priorities. Proceedings of the 7th North American conference on mycorrhiza*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla., 272–273.
- Deja-Sikora E, Kowalczyk A, Trejgell A, Szmidt-Jaworska A, Baum C, Mercy L & Hryniewicz K (2020) Arbuscular mycorrhiza changes the impact of *Potato Virus Y* on growth and stress tolerance of *Solanum tuberosum* L. *in vitro*. *Front Microbiol* 10:2971–2971.
- De-la-Peña C & Loyola-Vargas VM (2014) Biotic interactions in the rhizosphere: A diverse cooperative enterprise for plant productivity. *Plant Physiol.* 166: 701–719.
- Delaux PM, Radhakrishnan GV, Jayaraman D, Cheema J, Malbreil M, Volening JD, Sekimoto, H, Nishiyama, T, Melkonian, M, Pokorny L, Rothfels CJ, Sederoff HW, Stevenson DW, Surek B, Zhang Y, Sussman MR, Dunand C, Morris RJ, Roux C, Wong GKS, Oldroyd GED & Ané JM (2015) Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. *PNAS of the United States of America* 112, 13390–13395.
- Delaux PM, Radhakrishnan GV, Jayaraman D, Cheema J, Malbreil M, Volkening JD, Sekimoto H, Nishiyama T, Melkonian M, Pokorny L *et al.* (2015) Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112: 13390–13395.
- Delaux P-M, Séjalón-Delmas N, Bécard G & Ané J-M (2013) Evolution of the plant-microbe symbiotic 'toolkit'. *Trends in Plant Science* 18: 298–304.
- Delaux PM, Varala K, Edger PP, Coruzzi GM, Pires JC & Ané JM (2014) Comparative phylogenomics uncovers the impact of symbiotic associations on host genome evolution. *PLoS Genet.* 10, e1004487
- Delavaux CS, Camenzind T, Homeier J, Jiménez-Paz R, Ashton M & Queenborough SA (2017) Nutrient enrichment effects on mycorrhizal fungi in an Andean tropical montane Forest. *Mycorrhiza* 27:311–319.
- Delcour I, Spanoghe P & Uyttendaele M (2015) Literature review: impact of climate change on pesticide use. *Food Res Int* 68:7–15.
- Delinge J, Queenedey A & Blum MS (1981) The enemies and defense mechanisms of termites. In: *Herman HR (ed) Social insects*. Academic, London, 1–76.
- Dell'Amico J, Rodríguez P, Torrecillas A, Morte A & Sánchez-Blanco MD (2002) Influencia de la micorrización en el crecimiento y las relaciones hídricas de plantas de tomate sometidas a un ciclo de sequía y recuperación. *Cultivos Tropicales*, 23(1), 29–34.
- DeLuca TH, Zackrisson O, Nilsson MC & Sellstedt A (2002) Quantifying nitrogen fixation in feather moss carpets of boreal forest. *Nature*, 419, 917–920.
- DeMars BG & Boerner REJ (1996) Vesicular arbuscular mycorrhizal development in the Brassicaceae in relation to plant life span. *Flora* 191, 179–189
- Demchenko K, Winzer T, Stougaard J, Parniske M & Pawlowski K (2004) Distinct roles of *Lotus japonicus* SYMRK and SYM15 in root colonization and arbuscule formation. *New Phytol.* 163:381–392.
- Demeter K (1923) Über "Plasmoptypsen" Mykorrhiza. *Flora* 116:405–456.
- Den Boer PJ (1961) The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber*. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 14:283–409.
- Den Camp RO, Streng A, De Mita S, Cao QQ, Polone E, Liu W, Ammiraju JSS., Kudrna D, Wing R, Untergasser A, *et al.* (2011) LysM-type mycorrhizal receptor recruited for rhizobium symbiosis in nonlegume parasponia. *Science* 331:909–912.
- Deng Y & Lu S (2017) Biosynthesis and regulation of phenylpropanoids in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 36, 257–290.
- Dennis PG, Miller AJ & Hirsch PR (2010) Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbiol. Ecol.* 72, 313–327. doi: 10.1111/j.1574-6941.2010.00860.x
- Desgan YH, Kusvaran S & Ortas I (2008) Responses of soilless grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal (*Glomus fasciculatum*) colonization in recycling and open systems. *Sudafrica. Afr. J. Biotech.* 7(20):3606–3613.
- Desirò A, Faccio A, Kaech A, Bidartondo MI & Bonfante P (2015) Endogone, one of the oldest plant-associated fungi, host unique Mollicutes-related endobacteria. *New Phytologist* 205, 1464–1472.
- Desirò A, Naumann M, Epis S, Novero M, Bandi C, Genre A & Bonfante P (2013) Mollicutes-related endobacteria thrive inside liverwort-associated arbuscular mycorrhizal fungi. *Environmental Microbiology*, 15(3), 822–836.
- Desirò A, Salvioli A, Ngonkeu EL, Mondo SJ, Epis S, Faccio A, Kaech A, Pawlowska TE & Bonfante P (2014) Detection of a novel intracellular microbiome hosted in arbuscular mycorrhizal fungi. *ISME J.* 8, 257–270.
- Deslippe JR & Simard SW (2011) Below-ground carbon transfer among *Betula nana* may increase with warming in Arctic tundra. *New Phytol.* 192, 689–698. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03835.x
- Desprez-Loustau ML, Robin C, Buee M, Courtecuisse R, Garbaye J, Suffert F, Sache I & Rizzo DM (2007) The fungal dimension of biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 22(9), 472–480.

- Dettman JR, Jacobson DJ, Turner E, Pringle A & Taylor JW (2003) Reproductive isolation and phylogenetic divergence in *Neurospora*: comparing methods of species recognition in a model eukaryote. *Evolution*, 57, 2721–2741.
- Deveautour C, Chieppa J, Nielsen UN, Boer MM, Mitchell C, Horn S, Power SA, Guillen A, Bennett AE & Powell JR (2019) Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungal spore traits along an aridity gradient, and responses to experimental rainfall manipulation. *Fungal Ecology*, 46:100899.
- Devi MC & Reddy M (2002) Phenolic acid metabolism of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) plants inoculated with VAM fungus and Rhizobium. *Plant Growth Regul.* 37, 151–156.
- Di Barbaro G, Andrada H, Del Valle E & Brandán de Weht C (2021) Biological activity of soils cultivated with yacón (*Smallanthus sonchifolius* Poep. & Endl) H. Robinson, inoculated with *Azospirillum brasilense* and native mycorrhizal fungi. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 38(1), 125–133.
- Di Barbaro MG (2020) Interacción de *Azospirillum brasilense* (Tarrand, Krieg & Döbereiner) y hongos micorrízicos del suelo en *Helianthus tuberosus* L. y *Smallanthus sonchifolius* [(Poepig & Endlicher) H. Robinson]. *Doctorado en Ciencias Agrarias. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral*, 234pp.
- Di Ciccio CA & Rodríguez CE (1997) Effect of the fungicide captan on *Azospirillum brasilense* Cd in pure culture and associated with *Setaria italica*. *Rev. Argent. Microbiol* 29, 152.
- Di Martino C & Crawford Jr TW (2021) Roles and Implications of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition. In: *Handbook of Plant and Crop Physiology. Pessaraki M (ed)*. CRC Press, 321–341.
- Di Matteo A, Russo R, Graziani G, Ritieni A & Di Vaio C (2017) Characterization of autochthonous sweet cherry cultivars (*Prunus avium* L.) of southern Italy for fruit quality, bioactive compounds and antioxidant activity. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97, 2782–2794.
- Diaz G, Azcon-Aguilar C & Honrubia M (1996) Influence of arbuscular mycorrhizae on heavy metal (Zn and Pb) uptake and growth of *Lygeum spartum* and *Anthyllus cytisoides*. *Plant Soil*, 180, 241–249.
- Díaz S, Settele J, Brondízio ES, Ngo HT, Agard J, Arneith A, Balvanera P, Brauman KA, Butchart SHM, Chan KMA et al. 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366: eaax3100.
- Diaz-Zorita M & Fernandez-Canigia MV (2009) Field performance of a liquid formulation of *Azospirillum brasilense* on dryland wheat productivity. *Eur. J. Soil Biol.* 45 (1), 3–11.
- Díaz-Zorita M, Fernández-Canigia MV, Bravo OA, Berger A & Satorre EH (2015) Field evaluation of extensive crops inoculated with *Azospirillum* sp. In: *Cassan FD, Okon Y, Creus CM (eds)*. *Handbook for Azospirillum technical issues and protocols*. Springer International Publishing, Switzerland, pp 435–445. https://doi.org/10.1007/978-3-319-06542-7_24
- Dickie AI, Alexander I, Lennon S, Opik M, Selosse M, Marcel HAG & Martin MF (2015) Evolving insights to understanding mycorrhizas. *New Phytol* 205:1369–1374.
- Dickie IA & St John MG (2017) Second-generation molecular understanding of mycorrhizas in soil ecosystems. In: *Molecular Mycorrhizal Symbiosis. Edited by Francis Martin*. John Wiley & Sons, Inc. (pp.473–491). DOI:10.1002/9781118951446.ch26
- Dickie IA, St John MG, Yeates GW, Morse CW, Bonner KI, Orwin K & Peltzer DA. (2014) Belowground legacies of *Pinus contorta* invasion and removal result in multiple mechanisms of invasional meltdown. *AoB Plants* 6, plu056. doi: 10.1093/aobpla/plu056.
- Dickie IA, Thomas MM & Bellingham PJ (2007) On the perils of mycorrhizal status lists: the case of *Buddleja davidii*. *Mycorrhiza* 17(8):687–688.
- Dickman MB, Ha YS, Yang Z, Adams B & Huang C (2003) A protein kinase from *Colletotrichum trifolii* is induced by plant cutin and is required for appressorium formation. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 16:411–421.
- Dickson S (2004) The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163:187–200.
- Dickson S, Smith FA & Smith SE (2007) Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza*, 17(5), 375–393. doi:10.1007/s00572-007-0130-9
- Diedhiou PM, Hallmann J, Oerke EC & Dehne HW (2003) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato. *Mycorrhiza* 13:199–204.
- Dietrich AG & Klotzsch F (1839) Flora Regni Borussici: flora des Königreichs Preussen oder Abbildung und Beschreibung der in Preussen wildwachsenden Pflanzen. *Berlin, Ludwig Oehmigke*.
- Diez J, Manjón JL & Martín F (2002) Molecular phylogeny of the mycorrhizal desert truffles (*Terfezia* and *Tirmania*), host specificity and edaphic tolerance. *Mycologia* 94(2):247–259
- Digat, B., Gaudillat, M. & Labadie, J. M. (1990) Susceptibility of various tomato and lettuce genotypes to plant-growth-promoting *Pseudomonas*. *Symbiosis* 9, 295–303.
- Dillenii JJ (1719) Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium. Impensis Auctoris; Prostat Francofurti ad Moenum, Apud Joh. Maximilian à Sande. 240pp., cum Appendice 160pp. <https://bibdigital.rjb.csic.es/viewer/10875/>
- Ding X, Zhang S, Wang R, Li S & Liao X (2016) AM fungi and rhizobium regulate nodule growth, phosphorous (P) uptake, and soluble sugar concentration of soybeans experiencing P deficiency. *Journal of Plant Nutrition*, 39(13), 1915–1925.
- Diop TA, Bécard G, Piche Y (1992) Long-term *in vitro* culture of an endomycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*, on Ri T-DNA transformed roots of carrot. *Symbiosis* 12:249–259
- Diop TA, Plenchette C & Strullu DG (1994) Dual axenic culture of sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with tomato roots. *Mycorrhiza* 5:17–22.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB & Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L., Cribb, P.J, eds., (2003) *Orchid Conservation*. Natural History Publications. Kota Kinabalu, Sabah. ISBN: 9838120782. 433 pp.
- Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Thys, A., Ptacek, D., Vanderleyden, J, Dutto, P., Labandera-González, C., Caballero-Mellado, J, Aguirre, JF., Kapulnik, Y., Brener, S., Burdman, S., Kadouri, D., Sarig, S., Okon, Y. (2001) Responses of agronomically important crops to inoculation with *Azospirillum*. *Aust. J. Plant Physiol.* 28, 871–879.
- Dobereiner J & Day JM (1976) Associative symbiosis in tropical grasses: characterization of microorganisms and dinitrogen fixing sites. In: *Newton WE & Nyman CJ (Eds)*. *Proc. First Inter. Symp. on N₂ Fixation*. Washington University Press, Pullman, WA, 518–538.
- Dodd IC, Zinovkina NY, Safronova VI & Belimov AA (2010) Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Ann. Appl. Biol.* 157 (53), 361–379. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00439.x>.
- Dodd JC & Jeffries P (1986) Early development of vesicular-arbuscular mycorrhizas in autumn sown cereals. *Soil Biol Biochem* 8:149–154.
- Dodd JC (1994) Approaches to the study of the extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Gianinazzi, S., Schüepp, H. (Eds.)*, *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 147–166.
- Dodd JC, Boddington CL, Rodriguez A, Gonzalez-Chavez C & Mansur I (2000) Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant Soil* 226:131–151
- Dodd, J.C., Boddington, C.L., Rodriguez, A., Gonzalez-Chavez, C., Mansur, I. (2000) Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil* 226 (2), 131–151.
- Dodds WK, Bouska WW, Eitzmann JL, Pilger TJ, Pitts KL, Riley AJ, Schloesser JT & Thornbrugh DJ (2009) Eutrophication of US freshwaters: analysis of potential economic damages. *Environ. Science & Technology*, 43 (1), 12–19. DOI 10.1021/es801217q
- Doidy J, van Tuinen D, Lamotte O, Corneillat M, Alcaraz G & Wipf D (2012) The *Medicago truncatula* sucrose transporter family: characterization and implication of key members in carbon partitioning towards arbuscular mycorrhizal fungi. *Mol. Plant* 5:1346–1358.
- Dominati E, Mackay A, Green S & Patterson M (2014) A soil change-based methodology for the quantification and valuation of ecosystem services from agro-ecosystems: A case study of pastoral agriculture in New Zealand. *Ecological Economics*, 100:119–129.

- Domínguez JA, Martín A, Anriquez A, Albanesi A (2012) The combined effects of *Pseudomonas fluorescens* and *Tuber melanosporum* on the quality of *Pinus halepensis* seedlings. *Mycorrhiza* 22(6):429–436.
- Dominguez-Nuñez JA, Benito B, Berrocal-Lobo M & Albanesi A (2016) Mycorrhizal fungi: role in the solubilization of potassium. In: *Potassium Solubilizing Microorganisms for Sustainable Agriculture*. Springer India, 77–98. doi:10.1007/978-81-322-2776-2_6
- Dominik, T. 1961. [Studies on inoculating agricultural land with forest soil mycorrhizae.] *Prace Inst. Bad. Les.* 210:103-162.
- Dong Y, Zhu YG, Smith FA, Wang Y, Chen B (2008) Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover (*Trifolium repens* L.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) plants in an arsenic contaminated soil. *Environ Pollut* 15:174–181.
- Dong, J, Wang, L., Ma, F., Yang, J, Zhang, X., Zhao, T & Qi, S. (2017) Effects of *Funneliformis mosseae* inoculation on alleviating atrazine damage in *Canna indica* L. var. *flava* Roxb. *International Journal of Phytoremediation*, 19(1), 46–55. doi:10.1080/15226514.2016.1216079
- Dong, L. Q. & Zhang, K. Q. (2006) Microbial control of plant-parasitic nematodes: a five-party interaction. *Plant Soil* 288, 31–45. doi: 10.1007/s11104-006-9009-3
- Dong, Y., Zhu, Y. G., Smith, F. A., Wang, Y., Chen, B. (2008) Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover *Trifolium repens* L. and ryegrass *Lolium perenne* L. plants in an arsenic-contaminated soil. *Environ. Pollut.* 155, 174–181. doi: 10.1016/j.envpol.2007.10.023
- Dotzler N, Walker C, Krings M, Hass H, Kerp H, Taylor TN, Agerer R (2009) Acaulosporoid glomeromycotan spores with a germination shield from the 400 million year old Rhynie chert. *Mycol Res* 8:9–18
- Douds D D, Galvez L, FrankeSnyder M, Reider C & Drinkwater L E (1997) Effect of compost addition and crop rotation point upon VAM fungi. *Agr, Ecosyst and Environ* 65:257-266.
- Douds D D, Janke R R & Peters S E (1993) VAM fungus spore populations and colonisation of roots of maize and soybean under conventional and low-input sustainable agriculture. *Agr, Ecosyst and Environ* 43:325-336.
- Douds D, Djr Nagahashi G & Abney GD (1996) The differential effects of cell wall-associated phenolics, cell walls, and cytosolic phenolics of host and non-host roots on the growth of two species of AM fungi. *New Phytologist* 133: 289 – 294.
- Douds DD Jr (2002) Increased spore production by *Glomus intradices* in the split-plate monoxenic culture system by repeated harvest, gel replacement, and re-supply of glucose to the mycorrhiza. *Mycorrhiza* 12:163–167
- Douds DD Jr, Nagahashi G, Pfeffer PE, Kayser WM, Reider C (2005) On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Can J PI Sci* 85:15–21.
- Douds Jr DD, Lee J, McKeever L, Ziegler-Ulsh C & Ganser S (2016) Utilization of inoculum of AM fungi produced on-farm increases the yield of *Solanum lycopersicum*: A summary of 7 years of field trials on a conventional vegetable farm with high soil phosphorus. *Scientia Horticulturae*, 207, 89-96.
- Douds Jr DD, Lee J, Rogers L, Lohman ME, Pinzon N & Ganser S (2012) Utilization of inoculum of AM fungi produced on-farm for the production of *Capsicum annuum*: a summary of seven years of field trials on a conventional vegetable farm. *Biological Agriculture & Horticulture*, 28(2), 129-145.
- Dowarah B, Gill SS & Agarwala N (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi in conferring tolerance to biotic stresses in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-16. doi 10.1007/s00344-021-10392-5
- Drake JE, Darby BA, Giasson M-A, Kramer MA, Phillips RP and Finzi AC. (2013) Stoichiometry constrains microbial response to root exudation- insights from a model and a field experiment in a temperate forest. *Biogeosciences* 10, 821–838.
- Drew EA, Murray RS & Smith SE (2005) Functional diversity of external hyphae of AM fungi: ability to colonise new hosts is influenced by fungal species, distance and soil conditions. *Applied Soil Ecology* 32, 350-365.
- Drew EA, Murray RS, Smith SE & Jakobsen I (2003) Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore sizes. *Plant and Soil*, 251(1), 105-114. <https://doi.org/10.1023/A:1022932414788>
- Drew MC & Nye PH (1969) The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Plant Soil* 31:407–424.
- Dreyer I, Spitz O, Kanonenberg K, Montag K, Handrich MR, Ahmad S, Schott-Verdugo S, Navarro-Retamal C, Rubio-Meléndez ME, Gomez-Porras JL, Riedelsberger J, Molina-Montenegro MA, Succurro A, Zuccaro A, Gould SB, Bauer P, Schmitt L & Gohlke, H (2019) Nutrient exchange in arbuscular mycorrhizal symbiosis from a thermodynamic point of view. *New Phytologist*, 222(2), 1043-1053.
- Driai, S, Verdin, A, Laruelle, F, Beddiar, A & Sahaoui, A. L. H. (2015) Is the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* able to fulfil its life cycle in the presence of diesel pollution? *International Biodeterioration & Biodegradation*, 105, 58-65.
- Drigo B, Anderson IC, Kannangara GSK, Cairney JWG, Johnson D (2012) Rapid incorporation of carbon from ectomycorrhizal mycelial necromass into soil fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 49, 4-10.
- Drude, O. (1873) Die biologie von *Monotropa hypopitys* L. und *Neottia nidus avis* L. unter vergleichender hinzuziehung anderer orchideen. *Druck der Dieterich'schen Univ.-Buchdruckerei (WF Kaestner)*, Göttingen. 68 p. + IV plates.
- Druge U, Zerche S & Kadner R (2004) Nitrogen and storage affected carbohydrate partitioning in high-light-adapted pelargonium cuttings in relation to survival and adventitious root formation under low light. *Ann Bot* 94:831–842.
- Druesne-Pecollo N, Latino-Martel P, Norat T, Barrandon E, Bertrais S, Galan P & Hercberg S (2010) Beta-carotene supplementation and cancer risk: a systematic review and metaanalysis of randomized controlled trials. *Internat. Journal of Cancer*, 127, 172–184.
- Druille M, Cabello MN, Omacini M, Golluscio RA (2013) Glyphosate reduces spore viability and root colonization of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Soil Ecol* 64:99–103. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.10.007>
- Druzhinina IS, Shelest E & Kubicek CP (2012) Novel traits of *Trichoderma* predicted through the analysis of its secretome. *FEMS Microbiol Lett*, 337: 1–9.
- Duan X, Neuman DS, Reiber JM, Green CD, Saxton AM & Augé RM (1996) Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *J. Exp. Bot.* 47 (303), 1541–1550. doi: 10.1093/jxb/47.10.1541
- Duc NH, Csintalan Z & Posta K (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate negative effects of combined drought and heat stress on tomato plants. *Plant Physiol. Biochem.* 132, 297-307.
- Duddridge J & Read D (1982) An ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Monotropa hypopitys* L. *New Phytol* 92:203-14.
- Dugassa GD, Von Alten H & Schönbeck F (1996) Effects of arbuscular mycorrhiza (AM) on health of *Linum usitatissimum* L. infected by fungal pathogens. *Plant Soil* 185:173–182.
- Dugbley PW, Mansur I & Wasis B (2015) Susceptibility of vegetatively propagated *Khaya anthotheca* to arbuscular mycorrhizae fungi (AMF) soil inoculum infection. *Sci Res* 3:13–18.
- Duhamel M & Vandenkoornhuysen P (2013) Sustainable agriculture: Possible trajectories from mutualistic symbiosis and plant neodomestication. *Trends Plant Sci.* 18, 597-600.
- Duponnois R & Garbaye J (1990) Some mechanisms involved in growth stimulation of ectomycorrhizal fungi by bacteria. *Can J Bot* 68:2148–2152
- Duponnois R & Garbaye J (1991) Mycorrhizal helper bacteria associated with the Douglas fir *Laccaria laccata* symbiosis: effects in aseptic and in glasshouse conditions. *Ann For Sci* 48:239–251.
- Dupré de Boulois H, Voets L, Delvaux B, Jakobsen I, Declerck S (2006) Transport of radiocaesium by arbuscular mycorrhizal fungi to *Medicago truncatula* under in vitro conditions. *Environ Microbiol* 8:1926–1934. doi:10.1111/j.1462-2920.2006.01070.x
- Durand Cos JI, Riera Nelson MC, Fernández Turro A & Goulet Ruiz JE (2013) Respuesta del tomate al uso de alternativas orgánicas y micorriza en producción protegido en Guantánamo. *Centro Agrícola*, 40(3): 15-21.
- Durska, G. Fungicide effect on nitrogenase activity in methylophilic bacteria. *Pol. J. Microbiol.* 2004, 53, 155–158.
- Dutra de Souza PV (2000) Effect of arbuscular mycorrhizae and gibberellic acid interactions on vegetative growth of Carrizo citrange seedlings. *Ciencia Rural* 30(5):783-787.

- Dutta SC & Neog B (2016) Accumulation of secondary metabolites in response to antioxidant activity of turmeric rhizomes co-inoculated with native arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting rhizobacteria. *Scientia Horticult.*, 204:179-184.
- Eason WR & Newman EI (1990) Rapid cycling of nitrogen and phosphorus from dying roots of *Lolium perenne*. *Oecologia* 82, 432-436.
- Ebrahimi S, Eini O & Koolivand D (2020) Arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances virus accumulation and attenuates resistance related gene expression in tomato plants infected with *Beet curly top Iran virus*. *J Plant Dis Prot* 127:341–348.
- Edgerley KV (1915) The prothallia of three New Zealand lycopods. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute* 47: 94 – 111.
- Edmeades, G.O., Bänziger, M., Elings, A., Chapman, S.C., Ribaut, J.M. 1997a. Recent advances in breeding for drought tolerance in maize. In: *Kropff, M.J., Teng, P.S., Aggarwal, P.K., Bouman, B.A.M., Jones, J.W., vanLaar, H.H. (Eds.), Applications of Systems Approaches at the Field Level—Proceedings of the Second International Symposium on Systems Approaches for Agricultural Development. International Rice Research Institute. Los Baños, Philippines, pp. 63–78.*
- Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, Lurie E, Podishetty NK & Bhatnagar S (2015) Structure, variation and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *PNAS* 112(8):E911– E920.
- EFSA (2017) Peer review of the pesticide risk assessment of the potential endocrine disrupting properties of glyphosate. *EFSA J* 15:4979.
- Eftekhari M, Alizadeh M & Ebrahimi P (2012) Evaluation of the total phenolics and quercetin content of foliage in mycorrhizal grape (*Vitis vinifera* L.) varieties and effect of postharvest drying on quercetin yield. *Ind. Crop. Prod.*, 38, 160–165.
- Egamberdieva D & Kucharova Z (2009) Selection for root colonising bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biol. Fertil. Soils* 45 (6), 563–571.
- Egan C, Li D-W & Klironomos J (2014) Detection of arbuscular mycorrhizal fungal spores in the air across different biomes and ecoregions. *Fungal Ecology*, 12, 26–31. doi:10.1016/j.funeco.2014.06.004
- Egerton-Warburton LM, Querejeta JI & Allen MF (2007) Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), 1473–1483. DOI 10.1093/jxb/erm009
- Ehinger, M., Mohr, T. J., Starcevic, J. B., Sachs, J. L., Porter, S. S., and Simms, E. L. (2014) Specialization-generalization trade-off in a *Bradyrhizobium* symbiosis with wild legume hosts. *BMC Ecol.* 14:8. doi: 10.1186/1472-6785-14-8
- Ehrhardt DW, Wais R & Long SR (1996) Calcium spiking in plant root hairs responding to *Rhizobium* nodulation signals. *Cell* 85: 673-681.
- Eidam E (1879) Ueber Pilzentwicklung in den Wurzeln der Orchideen. *Jahresber, d. bot. Section d. Schles. Gesell. f. vaterländische Kultur*, 57(1879), 297.
- Eisenman R (1990) Eschatological “rain” imagery in the war scroll from Qumran and in the letter of James. *Journal of Near Eastern Studies* 49(2):173–184
- Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D, Whitbeck J L (2000) Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytol.* 147:33-42.
- Eissenstat DM. 1992. Costs and benefits of constructing roots of a small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15: 763 – 782.
- Ekelund F, Rønne R (1994) Notes on protozoa in agricultural soil with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology. *FEMS Microbiol Rev* 15(4):321–353
- El Ghachtouli N, Martin-Tanguy J, Paynot M, Gianinazzi S. 1996. First-report of the inhibition of arbuscular mycorrhizal infection of *Pisum sativum* by specific and irreversible inhibition of polyamine biosynthesis or by gibberellic acid treatment. *FEBS Lett.* 385:189–192.
- Elbon A & Whalen JK (2015) Phosphorus supply to vegetable crops from arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Biological Agriculture & Horticulture*, 31, 73–90.
- Elbon A. & Whalen JK (2014) Phosphorus supply to vegetable crops from arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Biological Agriculture & Horticulture*, 1-18. DOI: 10.1080/01448765.2014.966147
- El-Din MB (2005) National report on hunting, country: Arab republic of Egypt: building capacity for sustainable hunting of migratory birds in Mediterranean third countries (SHP). BirdLife International, AAO, SPNL, Lebanon.
- Elfvig K, Olsen B, Bergström S, Waldenström J, Lundkvist Å, Sjöstedt A, Mejlon H, Nilsson K. 2010. Dissemination of spotted fever rickettsia agents in Europe by migrating birds. *PLoS ONE* 5: e8572.
- El-Ghamry, A., Mosa, A., Alshaal, T. & El-Ramady, H. (2018) Nanofertilizers vs. biofertilizers: new insights. *Environ. Biodivers. Soil Secur.* 2, 40–50. doi: 10.21608/jenvbs.2018.3880.1029
- El-Ghamry, A.M. Xu, JM. Huang, C.Y. Gan, J Microbial response to bensulfuron-methyl treatment in soil. *J. Agric. Food Chem.* 2002, 50, 136–139.
- Elhindi, K. M., El-Din, S. A., Elgorban, A. M. (2017) The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi J. Biol. Sci.* 24, 170–179. doi: 10.1016/j.sjbs.2016.02.010
- Elinav, E., Garrett, W. S., Trinchieri, G. & Wargo, J The cancer microbiome. *Nat. Rev. Cancer* 19, 371–376 (2019).
- El-Khawas H & Adachi K (1999) Identification and quantification of auxins in culture media of *Azospirillum* and *Klebsiella* and their effect on rice roots. *Biol. Fertil. Soils* 28, 377–381.
- El-Komy HMA (2005) Coimmobilization of *Azospirillum lipoferum* and *Bacillus megaterium* for successful phosphorus and nitrogen nutrition of wheat plants. *Food Technol. Biotechnol.* 43, 19–27.
- Ellstrand, N.C. & Schierenbeck, K.A. (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97, 7043–7050.
- Elmer WH (2002) Influence of formononetin and NaCl on mycorrhizal colonization and fusarium crown and root rot of asparagus. *Plant Dis* 86:1318–1324.
- El-Mesbahi MN, Azcón R, Ruiz-Lozano JM & Aroca R (2012) Plant potassium content modifies the effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on root hydraulic properties in maize plants. *Mycorrhiza* 22:555–564.
- EL-Nashar YI (2017) Response of snapdragon *Antirrhinum majus* L. to blended water irrigation and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation: uptake of minerals and leaf water relations. *Photosynthetica* 55 (2), 201–209. doi: 10.1007/s11099-016-0650-7
- El-Razek UA & El-Sheshtawy A (2013) Response of some wheat varieties to bio and mineral nitrogen fertilizers. *Asian J. Crop Sci.* 5 (2), 200-208.
- El-Sarkassy NM, Ibrahim SA & Desoky EM (2017) Salinity stress amelioration using humic acid and mycorrhizae on pepper plants. *Agricultural Botany*, 44(6B):2515–2527.
- El-Sayed M & Verpoorte R (2007) *Catharanthus* terpenoids indole alkaloids: biosynthesis and regulation. *Phytochem Rev* 6(2-3):277-305. <https://doi.org/10.1007/s11101-006-9047-8>
- Elsen A, Declerck S, De Waele D (2003) Use of root organ cultures to investigate the interaction between *Glomus intraradices* and *Pratylenchus coffeae*. *Appl Environ Microbiol* 69:4308–4311. doi:10.1128/AEM.69.7.4308-4311.2003
- Elsen A, Gervacio D, Swennen R, De Waele D (2008) AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect. *Mycorrhiza* 18:251–256.
- Elsen, A., Beeterens, R., Swennen, R. & de Waele, D. (2003a) Effects of an arbuscular mycorrhizal fungus and two plant-parasitic nematodes on *Musa* genotypes differing in root morphology. *Biol. Fertil. Soils* 38, 367–376. doi: 10.1007/s00374-003-0669-3
- Elser J & Bennett E (2011) A broken biogeochemical cycle. *Nature*, 478(7367), 29–31. doi:10.1038/478029a
- Elser J & Bennett E (2013) Phosphorus cycle: a broken biogeochemical cycle. *Nature* 478 29–31.
- Elser J J (2012) Phosphorus: a limiting nutrient for humanity? *Current Opinion in Biotechnology*, 23(6), 833–838. doi:10.1016/j.copbio.2012.03.001
- Elshafie HS, Camele I, Ventrella E, Scranò L, Lovelli S, Bufo SA & Amato M (2013) Use of plant growth promoting bacteria (PGDB) for promoting tomatogrowth and its evaluation as biological control agent. *Int. J. Microbiol. Res.* 5 (5),452–457.
- Elsharkawy MM, Shimizu M, Takahashi H & Hyakumachi M (2012) The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* induce systemic resistance against *Cucumber mosaic virus* in cucumber plants. *Plant Soil* 361:397–409.

- Emmett BD, Lévesque-Tremblay V & Harrison MJ (2021) Conserved and reproducible bacterial communities associate with extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *ISME J* 15, 2276–2288. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00920-2>
- Endre G, Kereszt A, Kevei Z, Mihacea S, Kalo P, Kiss GB (2002) A receptor kinase gene regulating symbiotic nodule development. *Nature* 417:962–966
- Engelmoer DJP, Behm JE, Kiers ET. (2014) Intense competition between arbuscular mycorrhizal mutualists in an *in vitro* root microbiome negatively affects total fungal abundance. *Molecular Ecology* 23: 1584–1593.
- Enkhtuya, B. Rydlova, J & Vosátka, M. (2000) Effectiveness of indigenous and non-indigenous isolates of arbuscular mycorrhizal fungi in soils from degraded ecosystems and manmade habitats. *Appl. Soil Ecol.* 14:201-211.
- Enkhtuya, B., Vosátka, M. (2005) Interaction between grass and trees mediated by extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 38 (3), 261–276.
- Eom A-H, Hartnett DC, Wilson GWT, Figge DAH (1999) The effect of fire, mowing and fertilizer amendment on arbuscular mycorrhizas in tallgrass prairie. *Am Midl Nat* 142:55-70.
- Erb M, Reymond P. 2019. Molecular interactions between Plants and Insect Herbivores. *Annual Review of Plant Biology* 70, 527–557.
- Erisman JW, Sutton MA, Galloway J, Klimont Z & Winiwarter W (2008) How a century of ammonia synthesis changed the world. *Nature geoscience*, 1(10), 636-639.
- Erisman, J W., Eekeren, N. V., Wit, J D., Koopmans, C., Cuijpers, W., Oerlemans, N & Koks, B. J (2016) Agriculture and biodiversity: a better balance benefits both. *AIMS Agriculture and Food*, 1(2), 157-174.
- Escudero-Almanza DJ, Ojeda-Barrios DL, Hernández-Rodríguez OA, Chávez ES, Ruíz-Anchondo T & Sida-Arreola JP (2012) Carbonic anhydrase and zinc in plant physiology. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 72(1), 140.
- Espi E, Salmeron A, Fontecha A, García Y & Real AI (2006) Plastic films for agricultural applications *J. Plast. Film Sheeting* 22: 85-102.
- Essahibi A, Benhiba L, Fouad MO, AitBabram M, Ghoulam C & Qaddoury A (2017) Improved rooting capacity and hardening efficiency of carob (*Ceratonia siliqua* L.) cuttings using arbuscular mycorrhizal fungi. *Arch Biol Sci* 69:291–298.
- Essl F & Rabitsch W (2002) Neobiota in Österreich. *Federal Environmental Agency, Vienne, Austria*, 432pp. ISBN 3-85457-658-7
- Estaún V, Campubí A, Calvet C & Pinochet J (2003) Nursery and field response of olive trees inoculated with two arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus intraradices* and *Glomus mosseae*. *J Am Soc Hortic Sci* 28:767–775.
- Estrada B, Aroca R, Maathuis FJM, Barea JM & Ruiz-Lozano JM (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis. *Plant Cell Environ.* 36, 1771–1782.
- Estrada B, Barea JM, Aroca R, Ruiz-Lozano JM (2013a) A native *Glomus intraradices* strain from a Mediterranean saline area exhibits salt tolerance and enhanced symbiotic efficiency with maize plants under salt stress conditions. *Plant Soil* 366:333–349.
- Etingoff K (ed) (2014) Organic agricultural practices: alternatives to conventional agricultural system. CRC Press, 418pp.
- European Commission (2020) Farm to fork strategy. For a fair, healthy and environmentally-friendly food system. 22 pp.
- European Commission (2021) Forests and agriculture. https://ec.europa.eu/clima/eu-action/forests-and-agriculture_en (last access 6/12/2021).
- Evans DG & Miller MH (1990) The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular– arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytol* 114: 65–72.
- Evans S, Martiny JBH & Allison SD (2017) Effects of dispersal and selection on stochastic assembly in microbial communities. *ISME Journal* 11: 176–185.
- Evelin H, Giri B & Kapoor R (2012) Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza* 22:203–217.
- Evelin, H., Devi, T. S., Gupta, S. & Kapoor, R. (2019) Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Front. Plant Sci.* 10:470. doi: 10.3389/fpls.2019.00470
- Evelin, H., Kapoor, R., Giri, B. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann. Bot.* 104, 1263–1281. doi: 10.1093/aob/mcp251
- Ezawa T & Saito K (2018) How do arbuscular mycorrhizal fungi handle phosphate? New insight into fine-tuning of phosphate metabolism. *New Phytol*, 220, 1116–1121.
- Ezawa T, Cavagnaro TR, Smith SE, Smith FA, Ohtomo R (2004) Rapid accumulation of polyphosphate in extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus as revealed by histochemistry and a polyphosphate kinase/luciferase system. *New Phytol* 161:387–392. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00966.x>
- Ezawa T, Smith SE & Smith FA (2002) P metabolism and transport in AM fungi. *Plant and Soil*, 244(1), 221-230.
- Faas P (2003) Around the Roman table: food and feasting in ancient Rome. University of Chicago Press, Chicago.
- Faber BA, Zasoski RJ, Burau RG & Uriu K (1990) Zinc uptake by corn as affected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil* 129:121–130
- Fabra, A. Duffard, R. Duffard, A.E. de Toxicity of 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid to Rhizobium sp in Pure Culture. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 1997, 59, 645–652.
- Fairchild GL & Miller MH (1988) Vesicular-arbuscular mycorrhizas and the soil-disturbance induced reduction of nutrient absorption in maize II. Development of the effect. *New Phytol.* 110: 75-84.
- Fall AF, Nakabonge G, Ssekandi J, Founoune-Mboup H, Apori SO, Ndiaye A, Badji A & Ngom K (2022) Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on soil fertility: contribution in the improvement of physical, chemical, and biological properties of the soil. *Front Fungal Biol* 3:723892, 1-11. doi: 10.3389/ffunb.2022.723892
- Fallik, E., Okon, Y. & Fischer, M. (1988) Growth response of maize roots to *Azospirillum* inoculation: effect of soil organic matter content, number of rhizosphere bacteria and timing of inoculation. *Soil Biol. Biochem.* 20, 45–49. doi: 10.1016/0038-0717(88)90125-3
- Fan J-W, Solaiman ZM, Mickan BS, Du Y-L, Li F-M & Abbott LK (2019) Sequential defoliation impacts on colonization of roots of *Lolium rigidum* by arbuscular mycorrhizal fungi were primarily determined by root responses. *Biol Fertil Soils* 5:789–800.
- Fan, X., Chang, W., Feng, F & Song, F. (2018) Responses of photosynthesis-related parameters and chloroplast ultrastructure to atrazine in alfalfa (*Medicago sativa* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 166, 102–108. doi:10.1016/j.ecoenv.2018.09.030
- Fang L, He X, Zhang X, Yang Y, Liu R, Shi S, Shi X & Zhang Y (2021) A small amount of nitrogen transfer from white clover to citrus seedling via common arbuscular mycorrhizal networks. *Agronomy* 11:32, 1-15. doi: 10.3390/agronomy11010032
- Fankem, H., Ngonkot, L., Deubel, A., Quinn, J, Merbach, W., Etoa, F., Nwaga, D. (2008) Solubilization of inorganic phosphates and plant growth promotion by strains of *Pseudomonas fluorescens* isolated from acidic soils of Cameroon. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2, 171-178.
- FAO & IISD (2020) Responsible investments in agriculture and food systems – A practical handbook for parliamentarians and parliamentary advisors. Rome. 98 pp. <https://doi.org/10.4060/cb1991en>
- FAO & ITPS (2015) Status of the world's soils. *Food and Agriculture Organization of the United Nations and Intergovernmental Technical Panel on Soils*, Rome, Italy. <https://www.fao.org/3/i5199e/i5199e.pdf>
- FAO (2017a) FAO strategy on climate change. Rome. 46 pp. (<http://www.fao.org/3/a-i7175e.pdf>).
- FAO (2017b) Voluntary Guidelines for Sustainable Soil Management. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. 16 pp. (<http://www.fao.org/3/a-i6874e.pdf>). (FAO 2017. Directrices voluntarias para la gestión sostenible de los suelos Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura Roma, Italia. 16 pp. <http://www.fao.org/3/a-i6874s.pdf>)
- FAO (2018a) FAO's work on climate change. United Nations Climate Change Conference 2018. Rome. 40 pp. (<http://www.fao.org/3/CA2607EN/ca2607en.pdf>).
- FAO (2019) The International Code of Conduct for the Sustainable Use and Management of Fertilizers. Rome. 43pp. ISBN 978-92-5-131705-1.

- FAO (2019a) FAO'S Work on Climate Change. United Nations Climate Change Conference 2019. Rome. 40 pp. (Also available at: <http://www.fao.org/3/ca7126en/CA7126EN.pdf>).
- FAO (2020a) COVID-19 global economic recession: Avoiding hunger must be at the centre of the economic stimulus. Rome. 10 pp. (<http://www.fao.org/3/ca8800en/CA8800EN.pdf>).
- FAO (2020b) Microbiome: the missing link? Science and innovation for health, climate and sustainable food systems. <http://www.fao.org/3/ca6767en/CA6767EN.pdf> (last access 10/12/2021).
- FAO (2021) World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2021. Rome. 368pp. <https://doi.org/10.4060/cb4477en>; <https://www.fao.org/3/cb4477en/online/cb4477en.html#tab17>; <https://www.fao.org/3/cb4477en/online/cb4477en.html#tab49>
- FAO (2022) Food and Agriculture Organization of the United Nations, Statistical Databases. Available online: <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (accessed on 24 January 2022).
- FAO, IFAD, UNICEF, WFP & WHO (2019) The State of Food Security and Nutrition in the World 2019. Safeguarding against economic slowdowns and downturns. Rome. 239 pp. (<http://www.fao.org/3/ca5162en/ca5162en.pdf>).
- FAO, ITPS, GSBI, SCBD & EC (2020) State of knowledge of soil biodiversity - Status, challenges and potentialities, Report 2020. FAO, Rome. 618 pp. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>
- FAOSTAT (2018) Food and Agricultural Organization. FAO Statistical Databases. Available from: <http://apps.fao.org/>. (2/2/2018).
- FAOSTAT (2019) <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> (último acceso 3/10/2021).
- Faquin V (1988) Cinética da absorção de fosfato, nutrição mineral, crescimento e produção da soja sob influência de micorriza vesículo-arbuscular (MVA). *Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo*, 136 pp.
- Farmer AM (1985) The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in isoetid-type submerged aquatic macrophytes under naturally varying conditions. *Aquatic Botany*, 21, 245–249.
- Farmer MJ, Li X, Feng G, Zhao B, Chatagnier O, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson & van Tuinen D (2007) Molecular monitoring of field-inoculated AMF to evaluate persistence in sweet potato crops in China. *Applied Soil Ecology* 35: 599–609.
- Farquharson R J (2006) Production response and input demand in decision making: nitrogen fertilizer and wheat growers. *Australasian Agribusiness Review*, 14(1673-2016-136786), 1-14.
- Farrar JF & Jones DL (2000) The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist* 147: 34 – 53.
- Faruq G, Shamsuddin Z, Nezhadahmadi A, Proadhan ZH & Rahman M (2015) Potentials of *Azospirillum* spp. for improving shoot and root of a Malaysian sweet corn variety (J58) under in vitro condition. *Int. J. Agric. Biol.* 17, 395–398.
- Fatemeh B & Zaynab M (2014) Influence of mycorrhizal fungi and cutting type on rootings in *Rosemarinus officinalis* L. plants. *Indian J Fundam Appl Life Sci* 4:2921–2928.
- Faticchi S, Leuzinger S, Körner C. 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modelling. *New Phytologist* 201: 1086–1095.
- Fattahi M, Mohammadkhani A, Shiran B, Baninasab B, Ravash R & Gogorcena Y (2021) Beneficial effect of mycorrhiza on nutritional uptake and oxidative balance in pistachio (*Pistacia* spp.) rootstocks submitted to drought and salinity stress. *Sci Hortic* 30(281):109937. doi:10.1016/j.scienta.2021.109937
- Fauziyah N, Hadisutrisno B & Suryanti S (2017) The roles of arbuscular mycorrhizal fungi in the intensity of the foot rot disease on pepper plant from the infected soil. *J Degrad Min Land Manage* 4(4): 937- 943, DOI: 10.15243/jdmlm.2017.044.937.
- Favre, P. et al. (2014) A novel bioinformatics pipeline to discover genes related to arbuscular mycorrhizal symbiosis based on their evolutionary conservation pattern among higher plants. *BMC Plant Biol.* 14, 1–20
- Feeeney J (2002) Desert truffles galore. *Saudi Aramco World*, September/October, pp 22–27.
- Feinberg, A. Stenke, A. Peter, T. Hinckley, E.L.S. Driscoll, C.T. Winkel, L.H. (2021) Reductions in the deposition of sulfur and selenium to agricultural soils pose risk of future nutrient deficiencies. *Commun. Earth Environ.* 2, 101.
- Feldman D, Druva-Lüsite I, Pole V, Butac MM, Militaru M, Missa I, Meiere D & Rubauskis E (2021) *Rhizophagus irregularis* MUCL 41,833 association with green cuttings of *Prunus* sp. rootstocks. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(2), 533-540.
- Feldmann F, Boyle C (1998) Concurrent development of arbuscular mycorrhizal colonization and powdery mildew infection on three *Begonia hiemalis* cultivars. *J Plant Dis Protect* 105:121–129.
- Fellbaum CR, Mensah JA, Cloos AJ, Strahan GE, Pfeffer PE, Kiers ET & Bücking H (2014) Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist*, 203(2), 646-656.
- Fellbaum CR, Mensah JA, Pfeffer PE, Kiers ET & Bücking H (2012) The role of carbon in fungal nutrient uptake and transport: implications for resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Signal Behav* 7:1509–1512.
- Feng G, Zhang F, Li X, Tian C, Tang C & Rengel Z (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 12(4), 185-190.
- Feng, G., Song, Y., Li, X & Christie, P. (2003) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil. *Applied Soil Ecology*, 22(2), 139–148. doi:10.1016/S0929-1393(02)00133-6
- Feng, Z., Liu, X., Feng, G., Zhu, H. & Yao, Q. (2020) Linking lipid transfer with reduced arbuscule formation in tomato roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungus under low pH stress. *Environ. Microbiol.* 22, 1036–1051. doi: 10.1111/1462-2920.14810
- Ferguson JJ and Woodhead SH. 1982. Increase and maintenance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. NC Schenck NC (Ed.). APS, St. Paul, Minn. pp.47-54.
- Ferguson L & Kallsen CE (2016) The pistachio tree: physiology and botany. In: *Ferguson L, Haviland DR (eds) Pistachio production manual*. University of California, Agricultural and Natural Resources Publication. No. 3545, pp 17–19.
- Ferguson L, Kaur S & Epstein L (1998) Arbuscular mycorrhizal fungi on pistachio rootstocks in California. *Acta Hort.*, 470: 211–218.
- Ferguson, L., Sanden, B., Grattan, S., Epstein, L., Krueger, B., 2005a. Pistachio rootstocks. In: *Ferguson, L. (Ed.), Pistachio Production*. University of California, pp. 67–73.
- Ferlian, O. et al. Mycorrhiza in tree diversity-ecosystem function relationships: conceptual framework and experimental implementation. *Ecosphere* 9, e02226 (2018).
- Fernandes Figueiredo A, Boy J & Guggenberger G (2021) Common mycorrhizae network: a review of the theories and mechanisms behind underground interactions. *Frontiers in Fungal Biology*, 2:735299, 1-13. doi: 10.3389/ffunb.2021.735299
- Fernández Bidondo, L., Silvani, V., Colombo, R., Pérgola, M., Bompadre, J & Godeas, A. (2011) Pre-symbiotic and symbiotic interactions between *Glomus intraradices* and two *Paenibacillus* species isolated from AM propagules. In vitro and in vivo assays with soybean (AGO43RG) as plant host. *Soil Biol. Biochem.* 43, 1866–1872. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.05.004
- Fernández I, Cosme M, Stringlis IA, Yu K, de Jonge R, van Wees SM, Pozo MJ, Pieterse CM & van der Heijden MG (2019) Molecular dialogue between arbuscular mycorrhizal fungi and the nonhost plant *Arabidopsis thaliana* switches from initial detection to antagonism. *New Phytologist*, 223(2), 867-881.
- Fernández I, Merlos M, López-Ráez JA, Martínez-Medina A, Ferrol N, Azcón C, Bonfante P, Flors V, Pozo MJ 2014. Defense related phytohormones regulation in arbuscular mycorrhizal symbioses depends on the partner genotypes. *Journal of Chemical Ecology* 40, 791–803.
- Fernie AR, Carrari F & Sweetlove LJ (2004) Respiratory metabolism: glycolysis, the TCA cycle and mitochondrial electron transport. *Current opinion in plant biology*, 7(3), 254-261.
- Fernie, A. R. & Yan, J *De novo* domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol. Plant* 12, 615–631 (2019).

- Ferreira AS, Totola MR, Borges AC (2007) Physiological implications of trehalose in the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. under thermal stress. *J Therm Biol*, 32(1):34-41.
- Ferreira AS, Totola MR, Kasuya MC, Araujo EF, Borges AC (2005) Small heat shock proteins in the development of thermotolerance in *Pisolithus* sp. *J Therm Biol*, 30(8):595-602.
- Ferreira, M. J., Silva, H. & Cunha, A. (2019) Siderophore-producing rhizobacteria as a promising tool for empowering plants to cope with iron limitation in saline soils: a review. *Pedosphere* 29, 409–420. doi: 10.1016/S1002-0160(19)60810-6
- Ferrira, C. da Silva Neta, C. Pereira, M. Guede, J. Rosset, J & Anjos L (2020) Dynamics of soil aggregation and organic carbon fractions over 23 years of no-till management. *Soil Tillage Res.* 198, 104533.
- Fesel PH & Zuccaro A (2016) Dissecting endophytic lifestyle along the parasitism/ mutualism continuum in *Arabidopsis*. *Current Opinion in Microbiology* 32: 103– 112.
- Fester T, Fetzter I, Buchert S, Lucas R, Rillig M.C & Härtig C. (2011) Towards a systemic metabolic signature of the arbuscular mycorrhizal interaction. *Oecologia*, 167, 913–924.
- Fester T, Maier W, Strack D (1999) Accumulation of secondary compounds in barley and wheat roots in response to inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus and co-inoculation with rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza*, 8, 241–246.
- Fester T, Strack D & Hause B (2001) Reorganization of tobacco root plastids during arbuscule development. *Planta* 213:864-868.
- Fester, T. Wray, V. Nimtz, M. Strack, D. (2005) Is stimulation of carotenoid biosynthesis in arbuscular mycorrhizal roots a general phenomenon? *Phytochemistry*, 66, 1781–1786.
- Field KJ, Cameron DD, Leake JR, Tille S, Bidartondo MI & Beerling DJ (2012) Contrasting arbuscular mycorrhizal responses of vascular and non-vascular plants to a simulated Palaeozoic CO₂ decline. *Nat Commun* 3, 835: 1-18. <https://doi.org/10.1038/ncomms1831>
- Field KJ, Pressel S, Duckat JG, Rimington WR, Bidartondo MI. 2015. Symbiotic options for the conquest of land. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 477–486.
- Field, K.J & Pressel, S. 2018. Unity in diversity: structural and functional insights into the ancient partnerships between plants and fungi. *New Phytologist*, 220(4): 996-1011. doi.org/10.1111/nph.15158
- Field, K.J, Rimington, W.R., Bidartondo, M.I., Allinson, K.E., Beerling, D.J, Cameron, D.D., Duckett, J.G., Leake, J.R., Pressel, S. (2016) Functional analysis of liverworts in dual symbiosis with Glomeromycota and Mucoromycotina fungi under a simulated Palaeozoic CO₂ decline. *ISME Journal* 10, 1514-1526.
- Filion M, St-Arnaud M & Fortin JA (1999) Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *New Phytol* 141:525–533.
- Filippi, C., Bagnoli, G., Citerinesi, A. S. & Giovannetti, M. (1998) Ultrastructural spatial distribution of bacteria associated with sporocarps of *Glomus mosseae*. *Symbiosis* 24, 1–12.
- Finger FL & Pereira GM (2016) Physiology and postharvest of pepper fruits. In: *Production and breeding of chilli peppers (Capsicum spp.)*. Springer, Cham, 27-40.
- Finlay RD (2008) Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J Exp Bot* 59:1115–1126.
- Finzi AC, Abramoff RZ, Spiller KS, Brzostek ER, Darby BA, Kramer MA & Phillips RP (2015) Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology* 21, 2082–2094.
- Fiorilli V, Catoni M, Francia D, Cardinale F, Lanfranco L (2011) The arbuscular mycorrhizal symbiosis reduces disease severity in tomato plants infected by *Botrytis cinerea*. *J Plant Pathol* 93:237–242
- Fiorilli V, Lanfranco L, Bonfante P (2013) The expression of GintPT, the phosphate transporter of *Rhizophagus irregularis*, depends on the symbiotic status and phosphate availability. *Planta* 237:1267–1277. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1842-z>
- Fiorilli V, Vallino M, Biselli C, Faccio A, Bagnaresi P, Bonfante P (2015) Host and non-host roots in rice: Cellular and molecular approaches reveal differential responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Frontiers in Plant Science* 6:636. DOI: 10.3389/fpls.2015.00636
- Fiorilli V, Vannini C, Ortolani F, Garcia-Seco D, Chiapello M, Novero M, Domingo G, Terzi V, Morcia C, Bagnaresi P, Moulin L, Bracale M & Bonfante P (2018) Omics approaches revealed how arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances yield and resistance to leaf pathogen in wheat. *Sci Rep* 8(1):9625.
- Fiorilli, V. Wang, J.Y. Bonfante, P. Lanfranco, L. Al-Babili, S. (2019) Apocarotenoids: old and new mediators of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Front. Plant Sci.* 1186.
- Fischer E (1896) Ueber den Parallelismus der Tuberaaceen und Gastromyceten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 14, 301-311.
- Fischer E (1941) Hymenogaster tener Berk. *Schweiz. Z. Pilzk.* 19, 41-2.
- Fitter A H (1986) Effect of benomyl on leaf phosphorus concentration in alpine grasslands - A test of mycorrhizal benefit. *New Phytol* 103:767-776.
- Fitter A, Helgason T & Hodge A (2011) Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: implications for sustainable agriculture. *Fungal Biol. Rev.* 25, 68–72.
- Fitter AH & Garbaye J (1994) Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159 (1), 123–132.
- Fitter AH & Hay RKM (1987) *Environmental physiology of plants*. London, UK: Academic Press.
- Fitter AH & Moyersoen B (1996) Evolutionary trends in root-microbe symbioses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 351: 1367 – 1375.
- Fitter AH & Sanders IR (1992) Interaction with the soil fauna. In: *Mycorrhizal Functioning, an Integrative Plant-Fungal Process* (Allen MF, ed). Chapman & Hall, London, 334–354.
- Fitter AH & Sanders IR (1992) Interactions with the soil fauna. In: *Allen MF (Ed). Mycorrhizal Functioning: An Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman & Hall, London, UK, 333–354.
- Fitter AH (1991) Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia* 47:350–355.
- Fitter AH (2005) Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology* 93, 231-243.
- Fochi, V., Falla, N., Girlanda, M., Perotto, S., Balestrini, R. (2017) Cell-specific expression of plant nutrient transporter genes in orchid mycorrhizae. *Plant Science* 263, 39–45 doi:10.1016/j.plantsci.2017.06.015.
- Fogel R & Hunt G. (1983) Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research* 13, 219–232.
- Fogel R & Trappe JM (1978) Fungal consumption (Mycophagy) by small animals. *Northwest Sci* 52:1–13.
- Fokom, R., Adamou, S., Essono, D., Ngwasiri, D.P., Eke, P., Teugwa Mofor, C., Tchoumboungang, F., Fekam, B.F., Amvam Zollo, P.H., Nwaga, D. & Sharma, A.K. (2019) Growth, essential oil content, chemical composition and antioxidant properties of lemongrass as affected by harvest period and arbuscular mycorrhizal fungi in field conditions. *Ind. Crops Prod.* 138, 111477.
- Fontaine J, Grandmougin-Ferjani A, Glorian V, Durand R (2004) 24-Methyl:methylene sterols increase in monoxenic roots after colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 163:159–167. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01075.x
- Fontana A, Reichelt M, Hempel S, Gershenzon J & Unsicker SB (2009) The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on direct and indirect defense metabolites of *Plantago lanceolata* L. *J Chem Ecol* 35:833–843
- Fontenla S, García-Romera I, Ocampo JA. (1999) Negative influence of non-host plants on the colonization of *Pisum sativum* by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1591 – 1597.
- Foo E, Heynen EMH & Reid JB (2015) Common and divergent shoot-root signalling in legume symbioses. *New Phytol* 210:643–656.

- Foo E, Ross JJ, Jones WT & Reid JB (2013) Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins. *Ann. Bot.* 111:769–779.
- Forge, T., Muehlchen, A., Hackenberg, C., Neilsen, G. & Vrain, T. (2001) Effects of preplant inoculation of apple (*Malus domestica* Borkh.) with arbuscular mycorrhizal fungi on population growth of the root-lesion nematode, *Pratylenchus penetrans*. *Plant Soil* 236, 185–196. doi: 10.1023/A:10127430 28974
- Fortin JA, Bécard G, Declerck S, Dalpé Y, St-Arnaud M, Coughlan AP, Piché Y (2002) Arbuscular mycorrhiza on root-organ cultures. *Can J Bot* 80:1–20.
- Fortin JA, St-Arnaud M, Hamel C, Chaverie C, Jolicœur M (1996) Aseptic in vitro endomycorrhizal spore mass production. US Pat. No. 5554530
- Fortin JA., Declerck S., Strullu DG. (2005) In Vitro Culture of Mycorrhizas. In: Declerck S., Fortin JA., Strullu DG. (eds) In Vitro Culture of Mycorrhizas. Soil Biology, vol 4. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/3-540-27331-X_1
- Fortin, JA, Bécard, G, Declerck, S, Dalpé, Y, St-Arnaud, M, Coughlan A.P and Piché, Y. 2002. Arbuscular mycorrhiza on root-organ cultures. *Can. J. Bot.* 80: 1–20.
- Fortuna P, Citernes A, Morini S, Giovannetti M & Loreti F (1992) Infectivity and effectiveness of different species of arbuscular mycorrhizal fungi in micropropagated plants of Mr S 2/5 plum rootstock. *Agronomie* 12, 825–829.
- Fortuna P, Citernes AS, Morini S, Vitagliano C & Giovannetti M (1996) Influence of arbuscular mycorrhizae and phosphate fertilization on shoot apical growth of micropropagated apple and plum rootstocks. *Tree Physiol* 16:757–763. DOI 10.1093/treephys/16.9.757
- Fortunato IM & Avato P (2008), Plant development and synthesis of essential oils in micropropagated and mycorrhiza inoculated plants of *Origanum vulgare* L. ssp. *hirtum* (Link) Ietswaart. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 93:139–149.
- Foster, R. C. & G. C. Marks (1967) Observations on the mycorrhizas of forest trees. II. The rhizosphere of *Pinus radiata* D. Don. *Australian J. Biol. Sci.* 20:915–926.
- Fournier J, Timmers ACJ, Sieberer BJ, Jauneau A, Chabaud M, Barker DG. (2008) Mechanism of infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula* and dynamic interplay with associated rhizobial colonization. *Plant Physiol.* 148:1985–1995.
- Fowler D, Steadman CE, Stevenson D, Coyle M, Rees RM, Skiba UM, Sutton MA, Cape JN, Dore AJ, Vieno M, Simpson D, Zaehle S, Stocker BD, Rinaldi M, Facchini MC, Flechard CR, Nemitz E, Twigg M, Erismann JW, Butterbach-Bahl K & Galloway JN (2015) Effects of global change during the 21st century on the nitrogen cycle. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15(24), 13849–13893.
- Fox A.R., Maistriaux L.C. & Chaumont F. (2017) Toward understanding of the high number of plant aquaporin isoforms and multiple regulation mechanisms. *Plant Science* 264, 179–187.
- Fox JA & Spasoff L (1972) Interaction of *Heterodera solanacearum* and *Endogone gigantea* on tobacco. *J Nematol* 4:224–225.
- Fox, J.E. Starcevic, M. Kow, K.Y. Burow, M.E. McLachlan, J.A. Nitrogen fixation: Endocrine disrupters and flavonoid signalling. *Nature* 2001, 413, 128–129.
- Fracasso A, Telò L, Lanfranco L, Bonfante P & Amaducci S (2020) Physiological beneficial effect of *Rhizophagus intraradices* inoculation on tomato plant yield under water deficit conditions. *Agronomy*, 10(1), 71.
- Fracchia S, Krapovickas L, Aranda-Rickert A & Valentinuzzi V (2011) Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes by *Ctenomys cf. knighti* (Rodentia) in the northern Monte Desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 1016–1023.
- Fracchia, S., Mujica, M. T., García-Romera, I., García-Garrido, J M., Martín, J, Ocampo, J A & Godeas, A. (1998) Interactions between *Glomus mosseae* and arbuscular mycorrhizal sporocarp-associated saprophytic fungi. *Plant and Soil*, 200(2), 131–137.
- France RC, Coleman MD, Cline ML (1985) Cover crops to increase inoculum in the field. In: Molina R (ed) *Proceedings of the 6th North American conference on Mycorrhizae*. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore., pp 92–94.
- Francis R & Read DJ (1984) Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature* 307: 53–56
- Francis R & Read DJ (1994) The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and soil*, 159(1), 11–25.
- Franco AD, Cano IG, Quintero VP & García NM (2008) Respuesta del sorgo a micorriza arbuscular y *Azospirillum* en estrés hídrico. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 31(1), 35–42.
- Frank AB (1877) Über die biologischen Verhältnisse des Thailuseiniger Krustflechten. (On the biological relationships of the thallus of some crustose lichens). *Cohn's Beitr. Biol. Pflanz.* 2:123–200.
- Frank AB (1879) Ueber den Parasiten in den Wurzelanschwellungen der Papilionaceen. *Bot Ztg* 37:377–388.
- Frank AB (1885a) Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. [Acerca de la nutrición basada en la simbiosis de raíces de ciertos árboles a través de hongos subterráneos]. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 3, 128–145.
- Frank AB (1885b) Ueber den gegenwärtigen Stand der Trüffelfrage und die damit zusammenhängende Ernährung gewisser Bäume durch Wurzelpilze. *Gart Ztg* 4:423–426.
- Frank AB (1885c) Neue Mittheilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der *Monotropa hypopitys*. *Ber Dtsch Bot Ges* 3: XXVII–XXXIII.
- Frank AB (1885d) On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885). *Mycorrhiza* 15:267–275
- Frank AB (1887a) Sind die Wurzelanschwellungen der Erlen und Eläagnaceen Pilzgallen? *Ber Dtsch Bot Ges* 5:50–58.
- Frank AB (1887b) Ueber neue Mykorrhiza-Formen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 5, 395–409.
- Frank AB (1888) Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. *Ber Dtsch Bot Ges* 6:248–269.
- Frank AB (1889) Was nützen den Waldbäumen die Wurzelpilze? *Forstl Blätt Ser* 3 13:1–7.
- Frank AB (1891) Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. *Ber Dtsch Bot Ges* 9:244–253
- Frank AB (1892a) Lehrbuch der Botanik: nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. *Verlag von Wilhelm Engelmann*, Leipzig. 669pp.
- Frank AB (1892b) Sur l'importance des mycorrhizes dans la nutrition des plantes humicoles. *Ann Sci Agron France Étrang* 9:351–361.
- Frank AB (1894) Die Bedeutung der Mykorrhizapilze für die gemeine Kiefer. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 16: 185–190.
- Franke-Snyder M, Douds DD Jr, Galvez L, Phillips JG, Wagoner P, Drinkwater L, Morton JB (2001) Diversity of communities of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi present in conventional versus low-input agricultural sites in eastern Pennsylvania, USA. *Appl Soil Ecol* 16:35–48.
- Frankhauser J (1873) Über den Vorkeim von *Lycopodium*. *Botanische Zeitung* 31: 1–6, plate I.
- Fred T & Davies J (2000) Benefits and opportunities with mycorrhizal fungi in nursery propagation and production systems. *Combined Proceeding International Plant Propagators Society*, 50, 482–489
- French KE (2017) Engineering mycorrhizal symbioses to alter plant metabolism and improve crop health. *Front Microbiol* 8:1403.
- Freudenstein, J.V., Broe, B. B. & Feldenkris, E. R. (2016) Phylogenetic relationships at the base of Ericaceae: implications for vegetative and mycorrhizal evolution. *Taxon* 65, 794–804.
- Frey JE & Ellis JR (1997) Relationship of soil properties and soil amendments to response of *Glomus intraradices* and soybeans. *Can J Bot* 75 :483–491.
- Frey SD (2019) Mycorrhizal fungi as mediators of soil organic matter dynamics. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 50, 237–259.
- Frey-Klett P, Garbaye J & Tarkka M (2007) The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol* 176:22–36.
- Frías Ruiz L, García-Ortiz Rodríguez A, Hermoso Fernández M, Jiménez Márquez A, Llaveró Pozo M, Bernardino Morales J, Ruano Ayuso MT & Uceda Ojeda M (1999) Analista de laboratorio de almazara. 3ª Edición. *Junta de Andalucía, Consejería de Agricultura y Pesca*. 111pp. https://www.juntadeandalucia.es/export/drupaljda/Analista%20de%20Laboratorio%20de%20almazara_0.pdf
- Fries E (1832) *Systema mycologicum: sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit.* (Vol. III et ultimum). *Sumtibus Ernesti Mauriti, Gryphiswaldae*. 524pp.
- Fries EM (1822) *Systema mycologicum*. Vol. 2. Berling, Lund.

- Fries EM (1829) *Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitae, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit. Volumen III et ultimum. Sumbitus Ernesti Mauriti, Gryphiswaldae.* 726 pp. 524pp. + Index Alph., 202pp.
- Fries EM (1849) *Summa Vegetabilium Scandinaveae* 2:261–572.
- Friese CF & Allen MF (1991) The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83(4), 409–418. doi: 10.1080/00275514.1991.12026030
- Friese CF and Allen MF 1993 The interaction of harvester ants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a patchy semi-arid environment: the effects of mound structure on fungal dispersion and establishment. *Functional Ecology* 7, 13–20.
- Fritz M, Jakobsen I, Lyngkjær MF et al (2006) Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*. *Mycorrhiza* 16:413–419
- Fritz M, Jakobsen I, Lyngkjær MF, Thordal-Christensen H, Pons-Kuhnemann J (2006) Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*. *Mycorrhiza* 16:413–419.
- Frye, W.W., Ebelhar, S.A., Murdock, L.W., Blevins, R.L. (1982) Soil-erosion on properties and productivity of 2 Kentucky soils. *Soil Science Society of America Journal* 46 (5), 1051–1055.
- Fukami T, Dickie IA, Paula Wilkie J, Paulus BC, Park D, Roberts A, Buchanan PK, Allen RB (2010) Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters* 13: 675–684.
- Furlan V (1993) Large scale application of endomycorrhizal fungi and technology transfer to the farmer. In: Peterson L, Schelkle M (eds) *Abstracts, 9th NACOM*, Guelph, Ontario, Canada, p 77.
- Fusconi A (2014) Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate, sugars and hormones play in lateral root formation? *Ann Bot* 13:19–33.
- Futai K, Taniguchi T, Kataoka R (2008) Ectomycorrhizae and their importance in forest ecosystems. In: *Mycorrhizae: sustainable agriculture and forestry*. Dordrecht: Springer; pp. 241–85.
- Gachomo, E., Allen, J. W., Pfeffer, P. E., Govindarajulu, M., Douds, D. D., Jin, H., Nagahashi, G., Lammers, P. J., Shachar-Hill, Y & Bücking, H. (2009) Germinating spores of *Glomus intraradices* can use internal and exogenous nitrogen sources for de novo biosynthesis of amino acids. *The New Phytologist*, 184(2), 399–411. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02968.x>
- Gadkar V, Driver JD & Rillig MC (2006) A novel in vitro cultivation system to produce and isolate soluble factors released from hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Biotechnol Lett* 28:1071–1076. doi:10.1007/s10529-006-9055-1
- Gahan J & Schmalenberger A (2014) The role of bacteria and mycorrhiza in plant sulfur supply. *Front. Plant Sci.* 5: 723, 1–7.
- Gaind, S., Rathi, M. S., Kaushik, B. D., Nain, L. & Verma, O. P. (2007) Survival of bio-inoculants on fungicides-treated seeds of wheat, pea and chickpea and subsequent effect on chickpea yield. *J. Environ. Sci. Heal. Part B* 42, 663–668. doi: 10.1080/03601230701465759
- Gaion LA, Monteiro CC, Cruz FJR, Rossatto DR, LópezDíaz I, Carrera E, Lima JE, Peres LEP & Carvalho RF (2018) Constitutive gibberellin response in grafted tomato modulates root-to-shoot signaling under drought stress. *J Plant Physiol* 221:11–21.
- Galan, R. & Moreno, G. (1998) *Rhizoglyphus berolinensis*, an exotic species in Europe. *Mycotaxon*, 68, 265–271.
- Galdos MV, Cerri CC, Cerri CEP (2009) Soil carbon stocks under burned and unburned sugarcane in Brazil. *Geoderma* 153:347–352.
- Gallaud I (1904a) Études sur les mycorrhizes endotrophes. *Rev Génét Bot*, Bigot Frères, Lille.
- Gallaud I (1904b) Etudes sur les mycorrhizes endotrophes. *These Faculte des Sciences de Paris*. 144p.
- Gallaud I (1905) Études sur les mycorrhizes endotrophes. *Revue Générale de Botanique* 17: 5–48, 66–83, 123–136, 223–239, 313–323, 425–433, 479–500.
- Gallou A, Mosquera HPL, Cranenbrouck S et al (2011) Mycorrhiza induced resistance in potato plantlets challenged by *Phytophthora infestans*. *Physiol Mol Plant Pathol* 76:20–26
- Galvez L, Douds D D, Wagoner P, Longnecker L R, Drinkwater L E & Janke R R (1995) An overwintering cover crop increases inoculum of VAM fungi in agricultural soil. *American Journal of Alternative Agriculture* 10: 152–156.
- Galvez, L. Douds, D. Wagoner, P. (2001) Tillage and farming system affect AM fungus populations, mycorrhizal formation, and nutrient uptake by winter wheat in a high-P soil. *Am. J. Altern. Agric.* 16, 152–160.
- Gamalero E, Trotta A, Massa N, Copetta A, Martinotti MG & Berta G (2004) Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza* 14:185–192.
- Gamalero, E., Lingua, G., Berta, G., Glick, B. R. (2009) Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Can. J. Microbiol.* 55, 501–514. 245. doi: 10.1139/W09-010
- Gamper HA, Walker C, Schüßler A (2009) *Diversispora celata* sp. nov: molecular ecology and phylotaxonomy of an inconspicuous arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol* 182:495–506.
- Gandhi AP, Jehan K & Gupta V (2008) Studies on production of defatted sunflower meal with low polyphenol and phytate contents and its nutritional profile. *Asian Food J.* 15:97–100.
- Gandolfi A, Sanders IR, Rossi V & Menozzi P (2003) Evidence of recombination in putative ancient asexuals. *Mol Biol Evol* 20:754–761
- Gange A (2000) Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends Ecol Evol*, 15: 369–372.
- Gange AC & West HM (1994) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytol* 128:79–87.
- Gange AC (1993) Translocation of mycorrhizal fungi by earthworms during early succession. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 1021–1026.
- Gange AC (2001) Species-specific responses of a root- and shoot-feeding insect to arbuscular mycorrhizal colonization of its host plant. *New Phytologist*, 150, 611–618.
- Ganz T.R., Kailis S.G. & Abbott L.K. (2002) Mycorrhizal colonization and its effect on growth, phosphorus uptake and tissue phenolic content in the European olive (*Olea europaea* L.). *Adv Horticult Sci*, 16(3/4), 109–116.
- Gao L-L (2002) Control of arbuscular mycorrhizal colonisation: studies of a mycorrhiza- defective tomato mutant. PhD thesis, The University of Adelaide, Australia.
- Gao L-L, Delp G & Smith SE (2001) Colonisation patterns in a mycorrhiza-defective mutant tomato vary with different arbuscular–mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 151: 477 – 491.
- Gao L-L, Knogge W, Delp G, Smith FA & Smith SE (2004) Expression patterns of defense-related genes in different types of arbuscular mycorrhizal development in wild-type and mycorrhiza- defective mutant tomato. *Mol Plant Microbe Interact* 17:1103–1113.
- Gao X, Guo H, Zhang Q, Guo H, Zhang L, Zhang C, Gou Z, Liu Y, Wei J, Chen A, Chu Z & Zeng F (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhanced the growth, yield, fiber quality and phosphorus regulation in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Sci Rep* 10(1): 2084–2085.
- Gao X, Kuyper TW, Zou C, Zhang F & Hoffland E (2007) Mycorrhizal responsiveness of aerobic rice genotypes is negatively correlated with their zinc uptake when nonmycorrhizal. *Plant Soil* 290:283–291. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9160-x>
- Gao X, Lu X, Wu M et al (2012) Co-Inoculation with rhizobia and AMF inhibited soybean red crown rot: from field study to plant defense-related gene expression analysis. *PLoS ONE* 7:e33977.
- Gao, Y., Cheng, Z., Ling, W & Huang, J (2010) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae contribute to the uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons by plant roots. *Bioresource Technology*, 101(18), 6895–6901. doi:10.1016/j.biortech.2010.03.122
- Gao, Y., Li, Q., Ling, W & Zhu, X. (2011) Arbuscular mycorrhizal phytoremediation of soils contaminated with phenanthrene and pyrene. *Journal of Hazardous Materials*, 185(2–3), 703–709. doi:10.1016/j.jhazmat.2010.09.076
- Gao, Y., Zong, J, Que, H., Zhou, Z., Xiao, M & Chen, S. (2017b) Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases glomalin-related soil protein content and PAH removal in soils planted with *Medicago sativa* L. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 148–151. doi: 10.1016/j.soilbio.2017.08.023

- Garbaye J & Duponnois R (1992) Specificity and function of mycorrhization helper bacteria (MHB) associated with the *Pseudotsuga menziesii*–*Laccaria laccata* symbiosis. *Symbiosis* 14:335–344
- Garbaye J (1994) Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 128(2):197–210.
- Garca-Mier L, Guevara-González RG, Mondragón- Olguín VM, del Rocío Verduzco-Cuellar B & Torres-Pacheco I (2013) Agriculture and bioactives: achieving both crop yield and phytochemicals. *International Journal of Molecular Sciences*, 14, 4203–4222.
- Garcés-Ruiz, M., Senés-Guerrero, C., Declerck, S & Cranenbrouck, S. (2017) Arbuscular mycorrhizal fungal community composition in *Carludovica palmata*, *Costus scaber* and *Euterpe precatoria* from weathered oil ponds in the Ecuadorian Amazon. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2134. doi:10.3389/fmicb.2017.02134
- Garcés-Ruiz, M., Senés-Guerrero, C., Declerck, S & Cranenbrouck, S. (2018) Community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with native plants growing in a petroleum-polluted soil of the Amazon region of Ecuador. *Microbiology Open*, 8, e00703. doi:10.1002/mbo3.703
- García D, Zamora R, Amico G. 2010. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation Biology* 24: 1070–1079.
- García de León D, Moora M, Öpik M, Jairus T, Neuenkamp L, Vasar M, Bueno CG, Gerz M, Davison J, Zobel M. 2016. Dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi and plants during succession. *Acta Oecologica* 77: 128– 135.
- García K & Zimmermann SD (2014) The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Front Plant Sci* 5:337.
- García, J. E., Maroniche, G., Creus, C., Suárez-Rodríguez, R., Ramirez-Trujillo, J. A. & Groppa, M. D. (2017) *In vitro* PGPR properties and osmotic tolerance of different *Azospirillum* native strains and their effects on growth of maize under drought stress. *Microbiol. Res.* 202, 21–29.
- García, K. & Zimmermann, S. D. (2014) The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Front. Plant Sci.* 5:337. doi: 10.3389/fpls.2014.00337
- García-Garrido JM & Ocampo JA (2002) Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exp. Bot.* 53, 1377–1386.
- García-Garrido JM, Lenzemo V, Castellanos-Morales V, Steinkellner S & Vierheilig H (2009) Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 19: 449-459.
- García-Lara S & Serna-Saldivar SO (2019) Corn history and culture. In: *Corn: Chemistry and Technology*. Serna-Saldivar SO (ed). 1-18.
- García-Serrano Jiménez P, Lucena Marotta JJ, Ruano Criado S & Nogales García M (2009) Guía práctica de la fertilización racional de los cultivos en España. Parte I. *Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino*. ISBN: 978-84-491-0997-3
- García-Tejero IF & Durán ZVH (2017) Water scarcity and sustainable agriculture in semiarid environment: Tools, strategies and challenges for woody crops. *Academic Press-Elsevier*: Amsterdam, The Netherlands. ISBN 978-01-281-3164-0.
- García-Tejero, I.F. Durán-Zuazo, V.H. Muriel-Fernández, J.L. Towards sustainable irrigated Mediterranean agriculture: Implications for Water conservation in semi-arid environments. *Water Int.* 2014, 39, 635–648. [CrossRef]
- García-Tejero, I.F. Durán-Zuazo, V.H. Rodríguez, C.R. Muriel-Fernández, J.L. *Water and Sustainable Agriculture*; SpringerBriefs in Agriculture Series; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2011; pp. 1–94.
- Gardiner DT & Christensen NW (1991) Pear seedling responses to phosphorus, fumigation and mycorrhizal inoculation. *Journal of Horticultural Science* 66:775-780.
- Gardner WK & Boundy KA (1983) The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. IV. The effect of interplanting wheat and white lupin on the growth and mineral composition of the two species. *Plant and Soil*, 391-402.
- Garg N & Chandel S (2012) Role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on growth, cadmium uptake, osmolyte, and phytochelatin synthesis in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. under NaCl and Cd stresses. *J. Plant Growth Regul.* 31 (3), 292–308. doi: 10.1007/s00344-011-9239-3
- Garg N, Pandey R (2015) Effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and ion homeostasis in salt-stressed *Cajanus cajan* L. (Millsp.) genotypes. *Mycorrhiza* 25:165–180.
- Garg N, Pandey R (2016) High effectiveness of exotic arbuscular mycorrhizal fungi is reflected in improved rhizobial symbiosis and trehalose turnover in *Cajanus cajan* genotypes grown under salinity stress. *Fungal Ecol* 21:57–67
- Garnica, S., Riess, K., Schön, M.E., Oberwinkler, F. & Setaro, S.D. 2016. Divergence times and phylogenetic patterns of Sebaciales, a highly diverse and widespread fungal lineage. *PLoS ONE*, 11(3): e0149531. doi:10.1371/journal.pone.0149531.
- Garrard A (1999) Charting the emergence of cereal and pulse domestication in South-West Asia. *Environmental Archaeology*, 4(1), 67–86.
- Garzo E, Rizzo E, Fereres A, Gomez SK (2020) High levels of arbuscular mycorrhizal fungus colonization on *Medicago truncatula* reduces plant suitability as a host for pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*). *Insect Sci* 27:99–112.
- Gashua IB, Abba AM & Gwayo GA (2015) Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in chilli peppers (*Capsicum annum* L.) grown insahelian soil. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 4(2), 419-425.
- Gaspar, L., Pollero, R. & Cabello, M. (1997) Variations in the lipid composition of alfalfa roots during colonization with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Mycologia* 89, 37–42. doi: 10.1080/00275514.1997.12026752
- Gaspar, M. L., Pollero, R. J & Cabello, M. N. (1994) Triacylglycerol consumption during spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 71, 449–452. doi: 10.1007/BF02540529
- Gaspar, M., Cabello, M., Cazau, M & Pollero, R. (2002) Effect of phenanthrene and *Rhodotorula glutinis* on arbuscular mycorrhizal fungus colonization of maize roots. *Mycorrhiza*, 12(2), 55–59. doi:10.1007/s00572-001-0147-4
- Gasparrini G (1856) Ricerche sulla natura dei succiatori e la escrezione delle radici ed osservazioni morfologiche sopra taluni organi della *Lemna minor*. (Studies on the nature of root hairs and root excretions and morphological observations on certain organs of *Lemna minor*). Presso Giuseppe Dura Libraio-Editore, Naples. 152 pp
- Gaude N, Bortfeld S, Duensing N, Lohse M & Krajinski F (2012a) Arbuscule-containing and non-colonized cortical cells of mycorrhizal roots undergo extensive and specific reprogramming during arbuscular mycorrhizal development. *Plant J*, 69:510-528.
- Gaude N, Schulze W, Franken P & Krajinski F (2012b) Cell type-specific protein and transcription profiles implicate periarbuscular membrane synthesis as an important carbon sink in the mycorrhizal symbiosis. *Plant Signal Behav*, 7:461-464.
- Gavito ME & Miller MH (1998) Changes in mycorrhiza development in maize induced by crop management practices. *Plant Soil* 198: 185-192.
- Gavito ME, Bruhn D & Jakobsen I (2002) P uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae does not increase when the host plant grows under atmospheric CO₂ enrichment. *New Phytologist* 154: 751–760.
- Gavito ME, Curtis PS, Mikkelsen TN & Jakobsen I (2000) Atmospheric CO₂ and mycorrhiza effects on biomass allocation and nutrient uptake of nodulated pea (*Pisum sativum* L.) plants. *Journal of Experimental Botany* 51: 1931–1938.
- Gavito ME, Olsson PA, Rouhier H, Medina-Peñañiel A, Jakobsen I, Bago A & Azcón-Aguilar C (2005) Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 168, 179–188. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01481.x
- Gavito, M. E., Jakobsen, I., Mikkelsen, T. N & Mora, F. (2019) Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength. *New Phytologist*, 223(2), 896-907. doi: 10.1111/nph.15806
- Gay G (1990) Effect of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* on adventitious root formation in derooted *Pinus halepensis* shoot hypocotyls. *Can J Bot* 68:1265–1270.
- Gazey C, Abbott LK & Robson AD (2004) Indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi contribute to plant growth in two agricultural soils from South-Western Australia. *Mycorrhiza* 14:355– 362.
- Gebauer, G. & Meyer, M. (2003) ¹⁵N and ¹³C natural abundance of autotrophic and myco-heterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist* 160, 209–223. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00872.x.
- Gebauer, G., Preiss, K. & Gebauer, A.C. (2016) Partial mycoheterotrophy is more widespread among orchids than previously assumed. *New Phytologist* 211, 11–15 doi:10.1111/nph.13865.

- Gehrig, H, Schüßler, A. & Kluge, M. (1996) *Geosiphon pyriforme*, a fungus forming endocytobiosis with *Nostoc* (Cyanobacteria), is an ancestral member of the glomales: evidence by SSU rRNA Analysis. *Journal of Molecular Evolution* 43, 71–81.
- Gehring C & Bennett A (2009) Mycorrhizal fungal–plant–insect interactions: the importance of a community approach. *Environ. Entomol.* 38, 93–102. doi: 10.1603/022.038.0111
- Geisen S, Mitchell EA, Adl S, Bonkowski M, Dunthorn M, Ekelund F, Fernández LD, Jousset A, Krashevskaya JV, Singer D, Spiegel FW, Walochnik J, Lara E (2018) Soil protists: a fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiol Rev* 42(3):293–323.
- Geisen, S., Koller, R., Hünninghaus, M., Dumack, K., Ulrich, T., Bonkowski, M. (2016) The soil food web revisited: diverse and widespread mycophagous soil protists. *Soil Biology and Biochemistry* 94, 10–18.
- Geml JZ (2017) Altitudinal gradients in mycorrhizal symbiose. In: *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Tedersoo, L., Ed. Springer International: Cham, Switzerland, Volume 230, pp. 107–125.
- Gemma JN & Koske RE (1992) Are mycorrhizal fungi present in early stages of primary succession? In: *Mycorrhizas in Ecosystems*. Eds DJ Read, BG Lewis, AH Fitter, IJ Alexander pp. 183–189. CAB International, Wallingford, UK.
- Genre A & Bonfante P (2010) The making of symbiotic cells in arbuscular mycorrhizal roots. In: Koltai H & Kapulnik Y (eds). *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function*. Springer, pp. 57–71.
- Genre A & Bonfante P. (1998) Actin versus tubulin configuration in arbuscule-containing cells from mycorrhizal tobacco roots. *New Phytol.* 140:745–752.
- Genre A, Chabaud M, Balergue C, Puech-Pages V, Novero M, Rey T, Fournier J, Rochange S, Becard G, Bonfante P & Barker DG (2013) Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca²⁺ spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist* 198: 190–202.
- Genre A, Chabaud M, Faccio A, Barker DG & Bonfante P. (2008) Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *Plant Cell* 20:1407–1420.
- Genre A, Chabaud M, Timmers T, Bonfante P & Barker DG (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. *Plant Cell* 17: 3489–3499.
- Genre A, Ivanov S, Fendrych M, Faccio A, Zarsky V, et al. (2012) Multiple exocytotic markers accumulate at the sites of perifungal membrane biogenesis in arbuscular mycorrhizas. *Plant Cell Physiol.* 53:244–255.
- Genre A, Lanfranco L, Perotto S & Bonfante P (2020) Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nat. Rev. Microbiol.* 18, 649–660.
- Genre A, Ortu G, Bertoldo C, Martino E, Bonfante P. (2009) Biotic and abiotic stimulation of root epidermal cells reveals common and specific responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Physiol.* 149:1424–1434.
- Genre, A., Chabaud, M., Faccio, A., Barker, D.G. & Bonfante, P. (2008) Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *Plant Cell* 20:1407–1420.
- George E, Häussler KU, Vetterlein D, Gorgus E & Marschner H (1992) Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Can J Bot* 70:2130–2137. <https://doi.org/10.1139/b92-265>
- Gerasko TV & Todorova LV (2020) Вплив інокуляції симбіотичними грибами на показники продуктивності черешні в умовах залуження природними травами та гісопом лікарським. [Influencia de la inoculación con hongos simbióticos sobre indicadores de productividad de cereza en condiciones de introducción de cubiertas vegetales con hierbas naturales e hisopo medicinal]. In: *Scientific developments of Ukraine and EU in the area of natural sciences*: Collective monograph. Riga : Izdevniecība "Baltija Publishing", 102–118. DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-588-73-0/1.7>
- Gerdemann JW & Nicolson TH (1962) *Endogone* spores in cultivated soils. *Nature* 195:308–309.
- Gerdemann JW & Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans Br Mycol Soc* 46:235–244.
- Gerdemann JW & Trappe JM (1974) The Endogonaceae in the Pacific Northwest. The New York Botanical Garden, New York. 76 pp.
- Gerdemann JW (1955a) Relation of a large soil-borne spore to phycomycetous mycorrhizal infections. *Mycologia* 47:619–632.
- Gerdemann JW (1961) A species of *Endogone* from corn causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Mycologia* 53:254–261.
- Gerdemann JW (1964) The effect of mycorrhiza on the growth of maize. *Mycologia* 56:342–349.
- Gerdemann JW (1965) Vesicular-arbuscular mycorrhizae formed on maize and tulip tree by *Endogone fasciculata*. *Mycologia* 57:562–575.
- Gerdemann JW (1968) Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.* 6: 397–418.
- Gerdemann JW (1969) The significance of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant nutrition. 111. *Acad. Sci. Proc.* 1969. In press.
- Gerdemann JW (1970) The significance of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant nutrition. In *Root Diseases and Soil-Borne Pathogens". Second International Symposium on Factors Determining the Behaviour of Plant Pathogens in Soil. London, England 1968*. Berkeley, USA, University of California Press. pp. 125–129.
- Gerdemann JW (1971) Fungi that form the vesicular-arbuscular type of endomycorrhiza. In: Hacskaylo E (ed), *Mycorrhizae, Proceedings of the first north American conference on mycorrhizae*. USDA Misc Publ 1189, pp 9–18.
- Gerdemann JW (1975) VA mycorrhizae. In: *Torrey, JG, Clarkson, D.T. (Eds.), Development and Function of Roots*. Academic Press, London, 575–591.
- Gerns H, Von Alten H & Poehling HM (2001) Arbuscular mycorrhiza increased the activity of a biotrophic leaf pathogen—is a compensation possible? *Mycorrhiza* 11:237–243.
- Gerrienne, P., Servais, T. & Vecoli, M. (2016) Plant evolution and terrestrialization during Palaeozoic times- the phylogenetic context. *Review of Palaeobotany and Palynology* 227, 4–18.
- Gerz M, Bueno CG, Ozinga WA, Zobel M, Moora M. (2019) Responses of plant community mycorrhization to anthropogenic influence depend on the habitat and mycorrhizal type. *Oikos* 128: 1565–1575.
- Ghasemzadeh A (2011) Flavonoids and phenolic acids: Role and biochemical activity in plants and human. *J. Med. Plants Res.*, 5, 6697–6703.
- Gholamhoseini M, Ghalavand A, Dolatabadian A, Jamshidi E & Khodaei-Joghani A (2013) Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress. *Agricultural Water Management*, 117, 106–114.
- Ghorbani A, Gravendeel B, Selliah S, Zarré S & de Boer H. (2017) DNA barcoding of tuberous Orchidoideae: a resource for identification of orchids used in Salep. *Molecular Ecology Resources* 17: 342–352.
- Gianinazzi S & Schuepp H (1994) Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Springer Science & Business Media, 226pp. ISBN 9783764350000.
- Gianinazzi S & Vosatka M (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems: science meets business. *Can J Bot* 82:1264–1271. <https://doi.org/10.1139/B04-072>
- Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V, Dexheimer J (1979) Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Ultrastructural localization of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected with *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.). *New Phytol* 82:127–132.
- Gianinazzi S, Gollotte A, Binet MN, van Tuinen D, Redecker D & Wipf D (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20:519–530. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0333-3>
- Gianinazzi S, Trouvelot A & Gianinazzi-Pearson V (1983) Les endomycorhizes: importance dans la croissance et le développement des arbres fruitiers. *Fruits* 38, 659–662.
- Gianinazzi, S. & Vosatka, M. (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems, science meets business. *Can. J. Bot.*, 82, 1264–1271.
- Gianinazzi, S., Gianinazzi-Pearson, V., Trouvelot, A. (1989) Potentialities and procedures for the use of endomycorrhizas with special emphasis on high value crops. In: *Whipps, JM., Lumsden, R.D. (Eds.), Biotechnology of Fungi for Improving Plant Growth*. Cambridge University Press, pp. 41–54.

- Gianinazzi, S., Golotte, A., Binet, M. N., Van Tuinen, D., Redecker, D. & Wipf, D. (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20, 519–530. doi: 10.1007/s00572-010-0333-3
- Gianinazzi-pearson V & Gianinazzi S (1992) Influence of intergeneric grafts between host and non-host legumes on formation of vesicular arbuscular mycorrhizal. *New Phytol* 120:505–508.
- Gianinazzi-Pearson V, Branzanti B & Gianinazzi S (1989) *In vitro* enhancement of spore germination and early hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus by host root exudates and plant flavonoids. *Symbiosis* 7:243–255
- Gianinazzi-Pearson V, Smith SE, Gianinazzi S & Smith FA (1991) Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. Is H⁺-ATPase a component of ATP-hydrolysing enzyme activities in plant-fungus interfaces? *New Phytol* 117:61–67.
- Giannakis N & Sanders FE (1989) Interactions between mycophagous nematodes, mycorrhizal and other soil fungi. *Agric Ecosyst Environ* 29(1–4):163–167.
- Giaquinta, R.T. (1983) Phloem loading of sucrose. *Annu. Rev. Plant Phys.* 34:347–387.
- Giasson P, Karam A & Jaouich A (2008) Arbuscular mycorrhizae and alleviation of soil stresses on plant growth. In: *Mycorrhizae: Sustainable agriculture and forestry*. Siddiqui A et al. (eds.) Springer Science + Business Media B.V., pp. 99-134.
- Gibelli G (1883) Nuovi studi sulla malattia del castagno detta dell'inchiostro. *Memorie dell' Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna, Serie 4, Tomo 4: 287-314 + IV Tavole.*
- Gibelli, G. (1882) Flora del Modenese e del Reggiano. Vincenzi.
- Gibson DJ, Hetrick BAD (1988) Topographic and fire effects on the composition and abundance of VA-mycorrhizal fungi in tallgrass prairie. *Mycol* 80:433-441 1988.
- Gilbert L & Johnson D (2015) Plant-mediated 'apparent effects' between mycorrhiza and insect herbivores. *Current Opinion in Plant Biology*, 26, 100–105. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.06.008>
- Gilbert L & Johnson D (2017) Plant-plant communication through common mycorrhizal networks. In: *Advances in Botanical Research*. Elsevier, 83–97.
- Gilbert N (2009) Environment: the disappearing nutrient. *Nature*. 461(7265):716–718. doi:10.1038/461716a
- Gilkey HM (1916) A revision of the Tuberales of California. *University of California Publications in Botany* 6: 275-347.
- Gilkey HM (1939) Tuberales of North America. *Oregon State Monographs, No. 1*, Corvallis, Oregon. 63 pp.
- Gilmore AE (1968) Phycomycetous mycorrhizal organisms collected by open-pot culture methods. *Hilgardia* 39:87–105.
- Gilmore AE (1971) The influence of endotrophic mycorrhizae on the growth of peach seedlings. *J Am Soc Hortic Sci* 96:35.
- Giovannetti M & Avio, L. (2002) Biotechnology of arbuscular mycorrhizas. In: *Applied mycology and biotechnology: agriculture and food production, vol 2*. (Khachatourians, G. G & Arora, D. K. eds) Elsevier, 275–310.
- Giovannetti M & Citernesi AS (1993) Time-course of appressorium formation on host plants by arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol Res* 98: 1140–1142. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80517-0](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80517-0)
- Giovannetti M & Mosse B (1980) An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular infection in roots. *New Phytol.* 84, 489-500.
- Giovannetti M & Sbrana C (1998) Meeting a non-host: the behaviour of AM fungi. *Mycorrhiza* 8: 123 – 130.
- Giovannetti M Avio, L. & Sbrana, C. (2010) Fungal spore germination and pre-symbiotic mycelial growth—physiological and genetic aspects. In: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, eds H. Koltai and Y. Kapulnik (Dordrecht: Springer), 3–32.
- Giovannetti M Fortuna, P, Citernesi, A. S, Morini, S & Nuti, M. P. (2001) The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 151(3), 717-724.
- Giovannetti M, Avio L & Sbrana C (2010) Fungal spore germination and pre-symbiotic mycelia growth—physiological and genetic aspects. In: *Koltai H, Kapulnik Y (eds) Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. 2nd edn. Springer, Dordrecht, pp 3–32.
- Giovannetti M, Avio L, Fortuna P, Pellegrino E, Sbrana C, Strani P. 2006. At the root of the wood wide web. Self recognition and nonself incompatibility in mycorrhizal networks. *Plant Signaling and Behavior* 1: 1–5.
- Giovannetti M, Avio L, Sbrana C, Citernesi AS (1993a) Factors affecting appressorium development in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe. *New Phytol* 123:114–122.
- Giovannetti M, Avio, L. & Sbrana, C. (2015) Functional significance of anastomosis in arbuscular mycorrhizal networks. In: *Mycorrhizal networks*. (Horton, T. R, ed.) Springer, Dordrecht, 41–67.
- Giovannetti M, Azzolini D & Citernesi AS (1999) Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microbiol* 65:5571–5575
- Giovannetti M, Fortuna P, Citernesi AS, Morini S & Nuti MP (2001) The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 151: 717-724. doi 10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x
- Giovannetti M, Sbrana C & Logi C (1994) Early processes involved in host recognition by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 127:703–709.
- Giovannetti M, Sbrana C & Logi C (2000) Microchambers and video-enhanced light microscopy for monitoring cellular events in living hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226, 153–159.
- Giovannetti M, Sbrana C, Avio L & Strani P (2004) Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* 164, 175-181.
- Giovannetti M, Sbrana C, Avio L, Citernesi AS & Logi C (1993) Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during preinfection stages. *New Phytol.* 125:587–593.
- Giovannetti M, Sbrana C, Citernesi AS & Avio L (1996) Analysis of factors involved in fungal recognition responses to host-derived signals by arbuscular mycorrhizal fungi. *The New Phytologist*. 133, 65-71.
- Giovannetti M, Sbrana C, Citernesi AS, Avio L, Golotte A, Gianinazzi-Pearson V & Gianinazzi S. (1994) Recognition and infection process, basis for host specificity of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Gianinazzi S, Schüepp H, eds. Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhäuser, Basel, Switzerland: Springer, 61–72.
- Giovannetti M., Avio L., Barale R., Ceccarelli N., Cristofani R., Iezzi A., Mignolli F., Picciarelli P., Pinto B. & Reali D. (2012) Nutraceutical value and safety of tomato fruits produced by mycorrhizal plants. *British Journal of Nutrition*, 107(2):242-251.
- Giovannetti, M., Avio, L., Barale, R., Ceccarelli, N., Cristofani, R., Iezzi, A., Mignolli, F., Picciarelli, P., Reali, D., Sbrana, C., Scarpato, R. (2012) Nutraceutical value and safety of tomato fruits produced by mycorrhizal plants. *Br. J. Nutr.* 107,242–251.
- Giovannetti, M., Azzolini, D. & Citernesi, A.S. (1999) Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 65 (12), 5571–5575.
- Giovannini L, Palla M, Agnolucci M, Avio L, Sbrana C, Turrini A & Giovannetti M (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi and associated microbiota as plant biostimulants: research strategies for the selection of the best performing inocula. *Agronomy* 10(1):106. DOI 10.3390/agronomy10010106
- Giri B, Kapoor R & Mukerji KG (2007) Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum*, maybe partly related to elevated K⁺/Na⁺ ratios in root and shoot tissues. *Microb Ecol* 54:753–760.
- Glassop D, Smith SE, Smith FW (2005) Cereal phosphate transporters associated with the mycorrhizal pathway of phosphate uptake into roots. *Planta* 222:688-698.
- Gleick, P. H. (1996) Basic water requirements for human activities: Meeting the basic needs. *Water International*, 21, 83–92.
- Glenn, M.G. et al. (1985) Hyphal penetration of Brassica (Cruciferae) roots by a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 99, 463–472
- Glick BR (2020) Issues regarding the use of PGPB. Chapter 11, 361-383. In: *Beneficial Plant-Bacterial Interactions, 2nd Edn*. Cham: Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-030-44368-9_11
- Glick BR, Patten CL, Holguin G & Penrose DM (1999) Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth promoting bacteria. *Imperial College Press, London*. 276 pp. ISBN 9781783262137

- Gluszek S, Sas-Pasz L, Derkowska E, Sumorok B & Sitarek M (2021) Influence of various biofertilizers on root growth dynamics in sweet cherry (*Prunus avium* L.) cv. 'Vanda'. *Horticultural Science*, 48(3), 105-116. <https://doi.org/10.17221/119/2020-HORTSCI>
- Gobbato E, Marsh J, Vernié T, Wang E, Maillet F, et al. (2012) A GRAS-type transcription factor with a specific function in mycorrhizal signaling. *Curr. Biol.* 22:2236–2241.
- Godbold DL, Hoosbeek MR, Lukac M, Cotrufo MF, Janssens IA, Ceulemans R, Polle A, Velthorst EJ, Scarascia-Mugnozza G, De Angelis P & Miglietta F (2006) Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant and Soil* 281: 15–24.
- Goebel K (1887) Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium invidatum*. *Bot. Zeit.* 45:161-167; 177-190.
- Göhre, V & Paszkowski, U. (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta*, 223(6), 1115–1122.
- Goicoechea N, Baslam M, Erice G & Irigoyen JJ (2014) Increased photosynthetic acclimation in alfalfa associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and cultivated in greenhouse under elevated CO₂. *Journal of plant physiology*, 171(18), 1774–1781.
- Golchin, A., Oades, J.M., Skjemstad, J.O., Clarke, P., 1994. Study of free and occluded particulate organic matter in soils by solid state ¹³C P/MAS NMR spectroscopy and scanning electron microscopy. *Australian Journal of Soil Research* 32, 285–309.
- Goldstein AH (1994) Involvement of the quinoprotein glucose dehydrogenase in the solubilization of exogenous phosphates by gram-negative bacteria. In: *Phosphate in microorganisms: cellular and molecular biology*. Eds A. Torriani-Gorini, E. Yagil & S. Silver. ASM Press, Washington, DC, pp. 197–203.
- Goldstein, A. & Liu, S. (1987) Molecular cloning and regulation of a mineral phosphate solubilizing gene from *Erwinia herbicola*. *Nat. Biotechnol.* 5, 72–74. doi: 10.1038/nbt0187-72
- Gollotte A, Van Tuinen D & Atkinson D (2004) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhiza* 14:111-7.
- Golubkina N, Zamana S, Seredin T, Poluboyarinov P, Sokolov S, Baranova H, Krivenkov L, Pietrantonio L & Caruso G (2019) Effect of selenium biofortification and beneficial microorganism inoculation on yield, quality and antioxidant properties of shallot bulbs. *Plants*, 8(4), 102. doi:10.3390/plants8040102
- Gomez, M., Silva, N., Hartmann, A., Sagardoy, M. & Catroux, G. (1997) Evaluation of commercial soybean inoculants from Argentina. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 13, 167–173. doi: 10.1023/A:1018533629378
- Gonzalez S., Astner S., An W., Goukassian D., Pathak M.A. (2003) Dietary lutein/zeaxanthin decreases ultraviolet B-induced epidermal hyperproliferation and acute inflammation in hairless mice. *Journal of Investigative Dermatology*, 121, 399–405.
- Gonzalez-Guerrero, M. Escudero, V. Saez, A. Tejada-Jimenez, M. (2016) Transition metal transport in plant and associated endosymbionts: Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia. *Front. Plant Sci.* 7, 1088.
- Göransson P, Olsson PA, Postma J & Falkengren-Grerup U (2008) Colonisation by arbuscular mycorrhizal and fine endophytic fungi in four woodland grasses-variation in relation to pH and aluminium. *Soil Biol. Biochem.* 40, 2260–2265.
- Gorka S, Dietrich M, Mayerhofer W, Gabriel R, Wiesenbauer J, Martin V, Zheng Q, Imai B, Prommer J, Weidinger M, Schweiger P, Eichorst SA, Wagner M, Richter A, Schintlmeister A, Woebken D, Kaiser C (2019) Rapid transfer of plant photosynthates to soil bacteria via ectomycorrhizal hyphae and its interaction with nitrogen availability. *Front Microbiol* 10:168–168.
- Gorzalak MA, Asay AK, Pickles BJ & Simard SW (2015) Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants* 7:plv050. doi: 10.1093/aobpla/plv050
- Gosling P, Mead A, Proctor M, Hammond JP, Bending GD. 2013. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytologist* 198(2):546-556.
- Goss MJ, Carvalho M & Brito I (2017) Agronomic opportunities to modify cropping systems and soil conditions considered supportive of an abundant, diverse AMF population. In: *Functional Diversity of Mycorrhiza and Sustainable Agriculture*. Elsevier, 15–38.
- Goss, R. W. 1960. Mycorrhizae of ponderosa pine in Nebraska grassland soils. *Nebr. Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 192, 47 p.
- Goto BT, Maia LC (2006) Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. *Mycotaxon* 96:129–132
- Goto, B. T., Silva, G. A., Assis, D., Silva, D. K., Souza, R. G., Ferreira, A. C & Oehl, F. (2012) Intraornatosporaceae (Gigasporales), a new family with two new genera and two new species. *Mycotaxon*, 119(1), 117–132.
- Goto, B.T. & Maia, L.C. 2005. Sporocarpic species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) with a new report from Brazil. *Acta Botanica Brasilia*, 19: 633-637.
- Goto, B.T., Maia, L.C. & Oehl, F. 2008. *Ambispora brasiliensis*, a new ornamented species in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon*, 105: 11-18.
- Gottlieb C, Lubetski M, Keller S (1998) Boundaries of the ancient near Eastern world: a tribute to Cyrus H Gordon. *Sheffield Academic*, Sheffield
- Gottsche CM (1853) Schriften, Aufsätze und Notizen physiologischen Inhalts. *Bot. Zeit. (Beilage)* 16:1-41.
- Gottsche CM (1858) Uebersicht und kritische Würdigung der seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum bekannt gewordenen Leistungen in der Hepaticologie. *Botanische Zeitung*. (Berlin) 16, Beilage: 1–54.
- Gottsche CM (1867) Einige Bemerkungen zu Thom. Jensen, Conspectus Hepaticarum Daniae eller Beskrivelse af de Danske Halvmosser. *Hedwigia* 6: 65–77.
- Gottshall CB, Cooper M, Emery SM. 2017. Activity, diversity and function of arbuscular mycorrhizae vary with changes in agricultural management intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 241: 142–149.
- Gough EC, Owen KJ, Zwart RS and Thompson JP (2020) A Systematic Review of the Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Root-Lesion Nematodes, *Pratylenchus* spp. *Front. Plant Sci.* 11:923. doi: 10.3389/fpls.2020.00923
- Govaerts, R., Pfahl, J, Campacci, M., Holland Baptista, D., Tigges, H., Shaw, J, Cribb, P., George, A., Kreuz, K., Wood, J, (2016) World checklist of Orchidaceae. The board of trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew.
- Goverde M, van der Heijden M, Wiemken A, Sanders I & Erhardt A (2000) Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia* 125:362–369.
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin H, Abubaker J, Douds DD, Allen JW, Bücking H, Lammers PJ & Shachar-Hill Y (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 435(7043), 819-823. DOI 10.1038/nature03610
- Gradziel TM (2017) History of cultivation. In: *Almonds. Botany, Production and Uses. Socias-Company, R., Gradziel, T.M., Eds.* CAB International: Boston, MA, USA, pp. 43–71.
- Graham JA, Hodge NC & Morton JB (1995) Fatty acid methyl ester profiles for characterization of glomalean fungi and their endomycorrhizae. *Appl Environ Microbiol*, 61:58-64.
- Graham JH (1982) Effect of citrus exudates on germination of chlamydospores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeum*. *Mycologia* 74:831–835.
- Graham JH (1986) Citrus mycorrhizae: potential benefits and interactions with pathogens. *Hortic Sci* 21:1302–1306.
- Graham JH (2000) Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems. In: Podila GK, Douds DD, eds. *Current advances in mycorrhizae research*. St Paul, MN, USA: APS Press, 127–140.
- Graham JH, Eissenstat DM & Drouillard DL (1991) On the relationship between a plant's mycorrhizal dependency and rate of vesicular–arbuscular mycorrhizal colonization. *Functional Ecology* 5: 773 – 779.
- Graham, J. H., Leonard, R. T & Menge, J. A. (1981) Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant physiology*, 68(3), 548–552. <https://doi.org/10.1104/pp.68.3.548>

- Graham, S.W, Lam, V.K & Merckx, V.S (2017) Plastomes on the edge: the evolutionary breakdown of mycoheterotroph plastid genomes. *New Phytol.* 214, 48–55.
- Grange, I. Prammanee, P. & Prasertsak, P. (2005) Comparative analysis of different tillage systems used in sugarcane (Thailand). *Aust. Farm Bus. Manag. J.* 2, 46–50.
- Granqvist E, Sun J, Op den Camp R, Pujic P, Hill L, Normand P, Morris RJ, Downie JA, Geurts R & Oldroyd GE (2015) Bacterial-induced calcium oscillations are common to nitrogen-fixing associations of nodulating legumes and nonlegumes. *New Phyt.* 207: 551-558.
- Grassini, P., Eskridge, K. M & Cassman, K. G. (2013) Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nature Communications*, 4, 2918. <https://doi.org/10.1038/ncomms3918>
- Gray LE & Gerdemann JW (1967) Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the uptake of phosphorus-32 by *Liriodendron tulipifera* and *Liquidambar styraciflua*. *Nature* 213:106-107.
- Gray LE & Gerdemann JW (1969) Uptake of phosphorus-32 by vesiculararbuscular mycorrhizae. *Plant and soil* 30:415-422.
- Green H (1964) Endotrophic mycorrhizae on trees and field crops. MSc Thesis, *University of Illinois*, Urbana, Ill.
- Green H, Larsen J, Olsson PA, Jensen DF & Jakobsen I (1999) Suppression of the biocontrol agent *Trichoderma harzianum* by mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in root-free soil. *Appl Environ Microb*, 65: 1428–1434.
- Greenall JM (1963) The mycorrhizal endophytes of *Griselinia littoralis* (Comaceae). *N. Z. J. Bot.* 1:389-400.
- Grefte, V. R. G. & Michiels, J. (2020) Desiccation-induced cell damage in bacteria and the relevance for inoculant production. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 104, 3757–3770. doi: 10.1007/s00253-020-10501-6
- Grelet GA, Johnson D, Paterson E, Anderson IC, Alexander IJ (2009) Reciprocal carbon and nitrogen transfer between an ericaceous dwarf shrub and fungi isolated from *Piceirhiza bicolorata* ectomycorrhizas. *New Phytol* 182:359–366.
- Grelet GA, Johnson D, Vrålstad T, Alexander IJ, Anderson IC (2010) New insights into the mycorrhizal *Rhizoscypha ericae* aggregate: spatial structure and co-colonization of ectomycorrhizal and ericoid roots. *New Phytol* 188:210–222
- Griffiths, E. & Jones, D. (1965) Microbiological aspects of soil structure - I. Relationships between organic amendments, microbial colonization and changes in aggregate stability. *Plant and Soil* 23 (1), 17–33.
- Grime, J.P., Mackey, J.M.L., Hillier, S.H. & Read, D.J (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 328, 420–422.
- Groth M, Kosuta S, Gutjahr C, Haage K, Hardel S, et al. 2013. Two *Lotus japonicus* symbiosis mutants impaired at distinct steps of arbuscule development. *Plant J.* 75:117–129.
- Grubben GJH (1977) Tropical vegetables and their genetic resources. Tindall HD & Williams JT (eds). *International Board of Genetic Resources, (IBPGR)*. Rome (Italy), 197pp.
- Gruden K, Lidoy J, Petek M, et al. (2020) Ménage à Trois: Unraveling the mechanisms regulating plant-microbe-arthropod interactions. *Trends in Plant Science* 25, 1215–1226.
- Grümberg, B. C., María, U. C., Shroeder, A., Vargas-Gil, S. & Luna, C. M. (2015) The role of inoculum identity in drought stress mitigation by arbuscular mycorrhizal fungi in soybean. *Biol. Fertil. Soils* 51, 1–10. doi: 10.1007/s00374-014-0942-7
- Guerrero J (2011) Comportamiento varietal del pistachero (P. Vera L.) y respuesta agronómica del portainjerto autóctono P. terebinthus L. en Castilla-La Mancha. Doctoral tesis. *Universidad Politécnica de Madrid*, Spain
- Guerrero J, Moriana A & Couceiro JF (2005) El pistachero: elección de variedad y portainjerto en Castilla La Mancha. *Fruticult Profesional* 150, 5-24.
- Guether M, Balestrini R, Hannah M, He J, Udvardi MK & Bonfante P (2009) Genome-wide reprogramming of regulatory networks, transport, cell wall and membrane biogenesis during arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Lotus japonicus*. *New Phytol* 182:200–212.
- Guether M, Neuhauser B, Balestrini R, Dynowski M, Ludewig U & Bonfante P. (2009) A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Physiol.* 150:73–83.
- Guillemin JP, Gianinazzi S & Trouvelot A (1992) Screening of VA endomycorrhizal fungi for establishment of micropropagated plants. *Agronomie* 12, 831-836.
- Guillemin JP, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V (1991) L'endomycorhization de vitroplants d'*Ananas comosus*: mise en évidence d'un effet mycorrhizien. *Fruits* 46, 355-358.
- Guiñazú, L. B., Andrés, J. A., Del Papa, M. F., Pistorio, M. & Rosas, S. B. (2010) Response of alfalfa (*Medicago sativa* L.) to single and mixed inoculation with phosphate-solubilizing bacteria and *Sinorhizobium meliloti*. *Biol. Fertil. Soils* 46, 185–190. doi: 10.1007/s00374-009-0408-5
- Gupta A & Gopal M (2008) Siderophore production by plant growth promoting rhizobacteria. *Indian J. Agric. Res.* 42 (2), 153–156.
- Gupta MM & Abbott LK (2021) Exploring economic assessment of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis*, 83(2), 143-152.
- Gupta MM (2017) Differential response of arbuscular mycorrhizal sporocarps in long-term trap culturing. *Phytomorphology*, 67(3&4), 1-11.
- Gupta MM (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi - the potential soil health indicators. In: *Giri B, Verma A (eds) Soil Health. Soil Biology* 59. Springer, Cham, pp. 183–195. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44364-1_11
- Gupta MM, Aggarwal A & Asha (2018a) From mycorrhizosphere to rhizosphere microbiome: the paradigm shift. In: *Giri B, Prasad R, Varma A (eds) Root Biology*. Springer, Cham, 487–500. doi:10.1007/978-3-319-75910-4_20
- Gupta MM, Chourasiya D & Sharma MP (2019) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to sustainable plant production systems. In: Satyanarayana T, Johri BN, Das SK (eds) *Microbial diversity in ecosystem sustainability and biotechnological applications volume 1. Microbial Diversity in Normal and Extreme Environments*, Springer Singapore, pp167–186.
- Gupta MM, Gupta A & Kumar P. (2018b) Urbanization and biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi: the case study of Delhi, India. *Revista De Biología Tropical* 66: 1547–1558.
- Gupta R & Mukerji KG (2000) The growth of VAM fungi under stress conditions. In: *Mukerji KG et al. (eds) Mycorrhizal biology*. Kluwer, New York, 57–62.
- Gupta UC (1998) Determination of boron, molybdenum, and selenium in plant tissue. In: *Handbook of reference methods for plant analysis*. Kalra YP (ed). Soil and Plant Analysis Council, Inc. CRC Press. Taylor & Francis Group, 171-182.
- Gutiérrez A, Morte A, Honrubia M (2003) Morphological characterization of the mycorrhiza formed by *Helianthemum almeriense* Pau with *Terfezia clavervii* Chatin and *Picoa lefebvrei* (Pat.) Maire. *Mycorrhiza*, 13:299–307
- Gutiérrez-Mañero J & Ramos-Solano B (2010) Bacteria and agriculture. In: A. González-Fontes, A. Gárate, I. Bonilla (eds). *Agricultural Sciences: Topics in Modern Agriculture*. Studium Press, USA, pp: 275-289.
- Gutjahr C & Parniske M (2013) Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 29: 593–617.
- Gutjahr C & Paszkowski U (2009) Weights in the balance: jasmonic acid and salicylic acid signaling in root-biotroph interactions. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 22:763–772.
- Gutjahr C & Paszkowski U (2013) Multiple control levels of root system remodeling in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Front. Plant Sci.* 4, 204. doi: 10.3389/fpls.2013.00204
- Gutjahr C, Casieri L & Paszkowski U (2009) *Glomus intraradices* induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. *New phytologist*, 182(4), 829-837.
- Gutjahr C, Gobbato E, Choi J, Riemann M, Johnston MG, Summers W, Carbonnel S, Mansfield C, Yang SY, Nadal M, Acosta I, Takano M, Jiao W-B, Schneeberger K, Kelly KA & Paszkowski U (2015) Rice perception of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi requires the karrikin receptor complex. *Science* 350 (6267): 1521–1524.
- Gutjahr C, Radovanovic D, Geoffroy J, Zhang Q, Siegler H, Chiappello M, Casieri L, An K, An G, Guiderdoni E, Kumar CS, Sundaresan V, Harrison MJ & Paszkowski, U (2012) The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *Plant J.* 69: 906–920. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04842.x>

- Gutjahr C, Sawers RJH, Marti G, Andrés-Hernández L, Yang SY, Casieri L, et al. (2015) Transcriptome diversity among rice root-types during asymbiosis and interaction with arbuscular mycorrhizal fungi. *PNAS of the United States of America*. 112:6754-6759. DOI: 10.1073/pnas.1504142112
- Guzman A, Montes M, Hutchins L, DeLaCerde G, Yang P, Kakouridis A, Dahlquist-Willard RM, Firestone MK, Bowles T & Kremen C (2021) Crop diversity enriches arbuscular mycorrhizal fungal communities in an intensive agricultural landscape. *New Phytologist*, 231(1), 447-459.
- Guzmán G (2008a) Diversity and use of traditional Mexican medicinal fungi. A review. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 10(3): 209-217.
- Guzmán, G. (2008b) Hallucinogenic mushrooms in Mexico: An overview. *Economic Botany*, 62(3), 404-412.
- Gyaneshwar P, Kumar GN, Parekh LJ & Poole PS (2002) Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant Soil* 245:83-93.
- Gyuricza V, Declerck S, Dupré de Boulois H (2010a) Arbuscular mycorrhizal fungi decrease radiocesium accumulation in *Medicago truncatula*. *J Environ Radioact* 101:591-596.
- Gyuricza V, Dupré de Boulois H & Declerck S (2010b) Effect of potassium and phosphorus on the transport of radiocesium by arbuscular mycorrhizal fungi. *J Environ Radioact* 101:482-487.
- Haas H (2003) Molecular genetics of fungal siderophore biosynthesis and uptake: the role of siderophores in iron uptake and storage. *Appl Microbiol Biotechnol* 62:316-330.
- Haberlandt G (1884) Physiologische Pflanzenanatomie im Grundriss dargestellt. *Verlag von Wilhelm Engelmann*, Leipzig. 398p.
- Habermeyer M, Roth A, Guth S, Diel P, Engel KH, Epe B, Fürst P, Heinz V, Humpf HU, Joost HG, Knorr D, de Kok T, Kulling S, Lampen A, Marko D, Rechkemmer G, Rietjens I, Stadler RH, Vieths S, Vogel R, Steinberg P & Eisenbrand, G. (2015) Nitrate and nitrite in the diet: how to assess their benefit and risk for human health. *Molecular nutrition & food research*, 59(1), 106-128.
- Habibzadeh Y & Moosavi Y (2014) Effect of phosphorus levels on growth of tomato plants in presence or absence of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*). *Peak Journal of Agricultural Science*, 2 (4): 51-56.
- Habte, M & Manjunath, A. (1988) Influence of phenamiphos on the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Leucaena leucocephala*. *Biology and Fertility of Soils*, 5(4), 313-316. doi:10.1007/BF00262138
- Habte, M & Osorio, N. W. (2001) Arbuscular mycorrhizas: Producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum. Honolulu: University of Hawaii. 47 pp. ISBN 1-929325-10-X
- Hachez C., Moshelion M., Zelazny E., Cavez D. & Chaumont F. (2006) Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: A clue to understanding their role as cellular plumbers. *Plant Molecular Biology* 62, 305-323.
- Hachez C., Veselov D., Ye Q., Reinhardt H., Knipfer T., Fricke W. & Chaumont F. (2012) Short-term control of maize cell and root water permeability through plasma membrane aquaporin isoforms. *Plant, Cell and Environment* 35, 185-198.
- Hacsckaylo E (1959) The role of mycorrhizae in the mineral nutrition of trees. *Duke Univ. School of Forest. Bull.* 15, p. 111-115.
- Hacsckaylo E (1969) Metabolite exchanges in ectomycorrhizae. In: *Mycorrhizae. Proceedings Of The First North American Conference On Mycorrhizae — April 1969 — Misc. Publication 1189*. (Hacsckaylo E, ed.) U.S. Department Of Agriculture — Forest Service, Washington. 175-182.
- Hacsckaylo E (1985) Advances and quiescence – patterns of modern research on ectomycorrhizae. In: *6th North American Conference on Mycorrhizae, Bend, Oregon (USA), 25-29 Jun 1984*. Oregon State University. Forest Research Laboratory. 40-47.
- Hafeez B (2013) Role of zinc in plant nutrition- a review. *Am. J. Exp. Agric.* 3, 374- 391. <https://doi.org/10.9734/ajea/2013/2746>.
- Haghighi M, Mozafariyan M & Abdollahipour B (2015) Effect of cucumber mycorrhiza inoculation under low and high root temperature grown on hydroponic conditions. *Journal of crop science and biotechnology*, 18(2), 89-96.
- Hall IR, Brown GT, Zambonelli A (2007) Taming the truffle: the history, lore, and science of the ultimate mushroom. Timber, Portland.
- Hall PG & Krieg NR (1984) Application of the indirect immunoperoxidase strain technique to the flagella of *Azospirillum brasilense*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 47: 433-435.
- Hallet P.D., Feeney D.S., Bengough A.G., Rillig M.C., Scrimgeour C.M. & Young I.M. (2009) Disentangling the impact of AM fungi versus roots on soil structure and water transport. *Plant and Soil* 314, 183-196.
- Hämäläinen A, Broadley K, Droghini A, Haines JA, Lamb CT, Boutin S & Gilbert S (2017) The ecological significance of secondary seed dispersal by carnivores. *Ecosphere* 8(2). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1685>
- Hamaoui B, Abbadi J, Burdman S, Rashid A, Sarig S & Okon Y (2001) Effects of inoculation with *Azospirillum brasilense* on chickpeas (*Cicer arietinum*) and faba beans (*Vicia faba*) under different growth conditions. *Agronomie*. 21(6-7):553-60.
- Hambleton S & Sigler L. 2005. *Meliniomyces*, a new anamorph genus for root-associated fungi with phylogenetic affinities to *Rhizoscyphus ericae* (= *Hymenoscyphus ericae*), Leotiomyces. *Studies in Mycology* 53: 1-27.
- Hamblin AP (1985) The influence of soil structure on water-movement, crop root-growth, and water-uptake. *Adv Agron* 38:95-158.
- Hamdan H, Weller D & Thomashow L (1991) Relative importance of fluorescens siderophores and other factors in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var. *Tritici* by *Pseudomonas fluorescens* 2-79 and M4-80R. *Appl. Environ. Microbiol.* 57 (11), 3270-3277.
- Hameed, A., Dillfuza, E., Abd-Allah, E. F., Hashem, A., Kumar, A., Ahmad, P. (2014) Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In: *Use of microbes for the alleviation of soil stresses*, vol. 1. Ed. Miransari, M. (NY: Springer Science+Business Media), 139-159.
- Hammer EC, Nasr H, Pallon J, Olsson PA & Wallander H (2011) Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. *Mycorrhiza* 21:117-129.
- Han M, Okamoto M, Beatty PH, Rothstein SJ & Good AG (2015) The genetics of nitrogen use efficiency in crop plants. *Annual Review of Genetics*, 49, 269-289.
- Han XL, Jia GX, Niu Y (2006) Research of the mechanism of ectomycorrhizae to drought resistance. *Res Soil Water Conserv*, 5:42-44.
- Hanks, F. (2015) Orchid cut flower industry. Report for the UK Agriculture and Horticulture Development Board and National Cut Flower Centre.
- Hanlon EA (1998) Elemental determination by atomic absorption spectrophotometry. In: *Handbook of reference methods for plant analysis*. Kalra YP (ed). Soil and Plant Analysis Council, Inc. CRC Press. Taylor & Francis Group, 157-164.
- Hansen RM & Uckert PN (1970) Dietary similarity of some primary consumers. *Ecology* 51:641-680.
- Hao Z, Fayolle L, van Tuinen D, Chatagnier O, Xiaolin L, Gianinazzi S & Gianinazzi-Pearson V (2012) Local and systemic mycorrhiza-induced protection against the ectoparasitic nematode *Xiphinema index* involves priming of defence gene responses in grapevine. *J Exp Bot* 63:3657-3672
- Hao Z, van Tuinen D, Fayolle L, Chatagnier O, Li X, Chen B, Gianinazzi S & Gianinazzi-Pearson V (2018) Arbuscular mycorrhiza affects grapevine fanleaf virus transmission by the nematode vector *Xiphinema index*. *Appl Soil Ecol* 129:107-111.
- Hare PD & Cress WA (1997) Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.* 21, 79-102.
- Harinikumar KM & Bagyaraj DJ (1988) Effect of crop-rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *PI Soil* 110:77-80
- Harinikumar KM & Bagyaraj DJ (1995) Spread of vesicular arbuscular mycorrhizal hyphae in soil. *Microbiol Res* 150:77-80.
- Harinikumar KM, Bagyaraj DJ (1994) Potential of earthworms, ants, millipedes and termites in dissemination of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biol Fertil Soils* 18:115-118.
- Harkness HW (1899) Californian hypogaeous fungi. *Proceedings of the California Academy of Sciences* (3d ser.), 1, 241-92.
- Harley JL & Smith SE (1983) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- Harley JL (1950) Recent progress in the study of endotrophic mycorrhiza. *New Phytol* 49:213-247.
- Harley JL (1950) Recent progress in the study of endotrophic mycorrhiza. *New Phytol.* 49:213-247.
- Harley JL (1959) The Biology of Mycorrhiza. *Leonard Hill (Books) Ltd.* London, xiv + 233 p.
- Harley JL (1959) The Biology of Mycorrhiza. *Leonard Hill Books, Ltd.* London. 233p.
- Harley JL (1963) Mycorrhiza. *Vistas in Botany* III: 79-103.
- Harley JL (1969) *The biology of mycorrhiza* (328 pp). London: Leonard Hill.
- Harley JL (1989) The fourth benefactors' lecture the significance of mycorrhiza. *Mycological Research* 92: 129 - 139.

- Harley JL (1989) The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.*, 92:129-139
- Harley JL (1991) The history of research on mycorrhiza and the part played by Professor Beniamino Peyronel. In: *Estratto da Funghi, Piante e Suolo, Quarant'anni di ricerche del centro di Studio sulla Micologia del Terreno nel centenario della nascita del suo fondatore Beniamino Peyronel*. Centro di Studio sulla Micologia del Terreno, CNR, Torino, pp 31–73
- Harman GE (2011) Multifunctional fungal plant symbionts: new tools to enhance plant growth and productivity. *New Phytol*, 189: 647–649.
- Harman GE, Howell CR, Viterbo A, Chet I & Lorito M (2004) *Trichoderma* species – opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nat Rev Microbiol*, 2: 43–56.
- Harner MJ, Opitz N, Geluso K, Tockner K & Rillig MC (2011) Arbuscular mycorrhizal fungi on developing islands within a dynamic river floodplain: an investigation across successional gradients and soil depth. *Aquatic Sciences* 73: 35–42.
- Harper, C.J, Taylor, T.N., Krings, M. & Taylor, E.L. (2013) Mycorrhizal symbiosis in the Paleozoic seed fern *Glossopteris* from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 192, 22-31.
- Harper, C.J, Taylor, T.N., Krings, M. & Taylor, E.L. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi in a voltzialean conifer from the Triassic of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 215, 76-84.
- Harrier, L.A. & Watson, C.A. (2004), The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest. Manag. Sci.*, 60: 149-157. <https://doi.org/10.1002/ps.820>
- Harris SD (2008) Branching of fungal hyphae: regulation, mechanisms and comparison with other branching systems. *Mycologia* 100 (6), 823–832.
- Harrison MJ & Van Buuren ML (1995) A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378:626–629.
- Harrison MJ (1993) Isoflavonoid Accumulation and Expression of defense gene transcripts during the establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations in roots of *Medicago truncatula*. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 6, 643.
- Harrison MJ (2005) Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Microbiol.* 59: 19-42.
- Harrison MJ (2012) Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15:691–698.
- Harrison MJ, Dewbre GR & Liu J (2002) A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell*, 14, 2413–2429.
- Hart M, Ehret D, Krumbein A, Leung C, Murch S, Turi C & Franken P (2014) Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves the nutritional value of tomatoes. *Mycorrhiza* 25(5):359–376. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0617-0>
- Hart MM & Forsythe JA (2012) Using arbuscular mycorrhizal fungi to improve the nutrient quality of crops; nutritional benefits in addition to phosphorus. *Scientia Horticulturae* 148:206-214.
- Hart MM & Reader RJ (2002) Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 153 (2): 335–344.
- Hart MM, Antunes PM, Chaudhary VB & Abbott LK (2018) Fungal inoculants in the field: is the reward greater than the risk? *Funct Ecol* 32(1):126–135.
- Hartig R (1886) Über die symbiotischen Erscheinungen in Pflanzenleben. *Bot. Centralbl.* 25:350-352.
- Hartig T (1840) Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. (Complete natural history of the cultivated forest plants of Germany). *A. Forstner'sche Verlagsbuchhandlung*, Berlin. 580 pp., 120 plates.
- Hartig T (1847) *Vergleichende Untersuchungen über den Ertrag der Rotbuche im Hoch- und Pflanz-Walde, im Mittel- und Niederwald-Betriebe: nebst Anleit. z. vergleichenden Ertragsforschungen*. Förstner.
- Hartley SE & Gange AC (2009) Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: mutualism in a multitrophic context. *Annu Rev Entomol* 54:323–342
- Hartmann HT, Kester DE, Davies FT & Geneve RL (2002) Plant propagation principles and practices. 7th edn. *Prentice Hall International*, New Jersey, pp 367–374.
- Hartmann, A. & Bashan, Y. (2009) Ecology and application of *Azospirillum* and other plant growth-promoting bacteria (PGPB) - Special Issue. *Eur. J. Soil Biol.* 45, 1-2.
- Hasanuzzaman M, Gill SS & Fujita M (2013) Physiological role of nitric oxide in plants grown under adverse environmental conditions. In: *Plant acclimation to environmental stress*. Eds. Tuteja, N., Gill, S. S. (NY: Springer Science+Business Media), 269–322.
- Haselwandter K (1995) Mycorrhizal fungi: siderophore production. *Crit Rev Biotechnol* 15:287–291.
- Hashem A, Abd_Allah EF, Alqarawi AA, Wirth S & Egamberdieva D (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate salt stress in lupine (*Lupinus termis* Forsik) through modulation of antioxidant defense systems and physiological traits. *Legume Research-An International Journal*, 39(2), 198-207. DOI: 10.18805/Ir.v39i2.9531
- Hashem, A., Alqarawi, A. A., Radhakrishnan, R., Al-Arjani, A. F., Aldehaish, H. A., Egamberdieva, D., et al. (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi regulate the oxidative system, hormones and ionic equilibrium to trigger salt stress tolerance in *Cucumis sativus* L. *Saudi J. Biol. Sci.* 25 (6), 1102–1114.
- Hassall M, Turner JG & Rands MRW (1987) Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia* 72(4):597–604.
- Hassan SE, Hijri M & St-Arnaud M (2013) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on trace metal uptake by sunflower plants grown on cadmium contaminated soil. *New Biotechnology*, 30(6), 780-787.
- Hassan, S. E.-D., Bell, T. H., Stefani, F. O. P., Denis, D., Hijri, M & St-Arnaud, M. (2014) Contrasting the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi from hydrocarbon-contaminated and uncontaminated soils following willow (*Salix* spp. L.) planting. *PLoS One*, 9(7), e102838.
- Hatch AB (1936) The role of mycorrhizae in afforestation. *J. Forest.* 34:22-29.
- Hattenschwiler S, Tiunov AV & Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 191–218.
- Hattingh MJ, Gray LE & Gerdemann JW (1973) Uptake and translocation of ³²P-labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. *Soil Sci* 116:383–387
- Haubrock P, Cuthbert R, Sundermann A, Diagne C, Golivets M & Courchamp F (2021) Economic costs of invasive species in Germany. *NeoBiota*, 67, 225-246.
- Hause B & Schaarschmidt S (2009) The role of jasmonates in mutualistic symbioses between plants and soil-born microorganisms. *Phytochemistry* 70:1589–1599.
- Havlin, J, Beaton, J, Tisdale, S. L & Nelson, W. (2004) Soil fertility and fertilizers. An introduction to nutrient management. Prentice Hall: Upper Saddle River.
- Hawker LE (1954) British hypogeous fungi. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* 237: 429-546.
- Hawker LE (1959) Hypogeous fungi of the Bristol district. *Proceedings of the Bristol Naturalists' Society* 30: 71–86.
- Hawkes CV, Hartley IP, Ineson P & Fitter AH (2008) Soil temperature affects carbon allocation within arbuscular mycorrhizal networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biology* 14, 1181–1190.
- Hawkins, H.J, Johansen, A & George, E. (2000) Uptake and transport of inorganic and organic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil*, 226: 275–285.
- Hawksworth, D. L & Kalin-Arroyo, M. T. (1995) Magnitude and distribution of biodiversity. In V. H. Heywood (Ed.), *Global biodiversity assessment* (pp. 107–191). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hay RKM & Walker AJ (1989) An introduction to the physiology of crop yield. Wiley, 292 pp. ISBN 978-0470211922.
- Haygarth P M, Jarvie H P, Powers S M, Sharpley A N, Elser J J et al (2014) Sustainable phosphorus management and the need for a long-term perspective: the legacy hypothesis. *Environ. Sci. Technol.* 48 8417–19.
- Hayman D S (1986) VA mycorrhizas in field crop systems. In: *Safir G R (ed) Ecophysiology of VA Mycorrhizal plants*. XCR Press, Florida pp 172-193.
- Hayman DS & Mosse B (1972) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Increased uptake of labile P from soil. *New Phytol* 71:41–47.

- Hayman DS (1974) Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. VI. Effect of light and temperature. *New Phytol.* 73: 71–80.
- Hayman DS (1983) The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can J Bot* 61:944–963.
- Hayman DS, Barea JM, Azcon-Aguilar R (1976) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Southern Spain: its distribution in crops growing in soil of different fertility. *Phytopathol Mediterr* 15:1–6.
- Hayman DS, Mosse B (1971) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Growth of *Endogone*-inoculated plants in phosphate-deficient soils. *New Phytol* 70:19–27.
- Hazell P (2010) Proven successes in agricultural development. In: *Spielman D, Pandya-Lorch R (eds). International Food Policy Research Institute, Washington, DC*, pp. 67–97.
- Hazzoumi Z, Moustakime Y & Joutei KA (2015) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and water stress on growth, phenolic compounds, glandular hairs, and yield of essential oil in basil (*Ocimum gratissimum* L). *Chem Biol Technol Agric* 2(1):10, 1–11.
- Hazzoumi Z, Moustakime Y & Joutei KA (2017) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and water stress on ultrastructural change of glandular hairs and essential oil compositions in *Ocimum gratissimum*. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 4(1), 1–13.
- He L, Li C, Liu R. 2017. Indirect interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and Spodoptera exigua alter photosynthesis and plant endogenous hormones. *Mycorrhiza* 27, 525–535.
- He X, Chen Y, Liu S, Gunina A, Wang X, Chen W, Shao Y, Shi L, Yao Q, Li J, Zou X, Svhimel JP, Zhang W & Fu S (2018) Cooperation of earthworm and arbuscular mycorrhizae enhanced plant N uptake by balancing absorption and supply of ammonia. *Soil Biology and Biochemistry*, 116, 351–359.
- He X, Critchley C, Ng H & Bledsoe C (2005) Nodulated N₂-fixing Casuarina cunninghamiana is the sink for net N transfer from non-N₂-fixing Eucalyptus maculata via an ectomycorrhizal fungus Pisolithus sp. using ¹⁵NH₄⁺ or ¹⁵NO₃⁻ supplied as ammonium nitrate. *New Phytologist*, 167(3), 897–912. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01437.x>
- He Y, Cornelissen JH, Wang P, Dong M & Ou J (2019) Nitrogen transfer from one plant to another depends on plant biomass production between conspecific and heterospecific species via a common arbuscular mycorrhizal network. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 26, 8828–8837. doi: 10.1007/s11356-019-04385-x
- He, F., Sheng, M. & Tang, M. (2017) Effects of *Rhizophagus irregularis* on photosynthesis and antioxidative enzymatic system in *Robinia pseudoacacia* L. under drought stress. *Front. Plant Sci.* 8:183. doi: 10.3389/fpls.2017.00183
- Heap AJ & Newman EI (1980) Links between roots by hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 85:169–171.
- Heaton L, Obara B, Grau V, Jones N, Nakagaki T, Boddy L & Fricker MD (2012) Analysis of fungal networks. *Fungal Biol. Rev.* 26, 12–29. doi: 10.1016/j.fbr.2012.02.001
- Heckman DS, Geiser DM, Eidell BR, Stauffer RL, Kardos NL, Hedges SB (2001) Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* 293:1129–1133
- Heidari M & Karami V (2014) Effects of different mycorrhiza species on grain yield, nutrient uptake and oil content of sunflower under water stress. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 13(1), 9–13. doi:10.1016/j.jssas.2012.12.002
- Heim R & Wasson RG (1958) Les Champignons hallucinogènes du Mexique. Ed. *Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*
- Heinrich D, Hess D (1985) Chemotactic attraction of *Azospirillum lipoferum* by wheat roots and characterization of some attractants. *Can. J. Microbiol.*, 31: 26–31.
- Heinrich M, Hettenhausen C, Lange T, Wunsche H, Fang J, et al. 2012. High levels of jasmonic acid antagonize the biosynthesis of gibberellins and inhibit the growth of *Nicotiana attenuata* stems. *Plant J.* 73:591–606.
- Helander, M. Saloniemi, I. Omacini, M. Druille, M. Salminen, J.P. Saikkonen, K. 2018. Glyphosate decreases mycorrhizal colonization and affects plant-soil feedback. *Sci. Total Environ.* 642, 285–291.
- Helber N, Wippel K, Sauer N, Schaarschmidt S, Hause B, Requena N. 2011. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp is crucial for the symbiotic relationship with plants. *Plant Cell* 23:3812–3823.
- Helen P. Jarvie, Andrew N. Sharpley, Bryan Spears, Anthony R. Buda, Linda May & Peter J A. Kleinman (2013) Water quality remediation faces unprecedented challenges from “legacy phosphorus”. *Environmental Science & Technology* 47(16): 8997–8998. DOI: 10.1021/es403160a
- Helene RH, Ramos JA & Memmott J (2013) Integration of exotic seeds into an Azorean seed dispersal network. *Biological Invasions* 15: 1143–1154.
- Helene RH, Ross G, Everard AMY, Memmott J & Ramos JA (2011) The role of avian ‘seed predators’ as seed dispersers. *Ibis* 153: 199–203.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH & Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431–431.
- Helgason, T. & Fitter, A.H. (2009) Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (*Phylum Glomeromycota*). *Journal of Experimental Botany* 60 (9), 2465–2480.
- Helgason, T., Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A. & Young, J.P.W. (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Hellriegel, H. & Wilfarth, H. (1888) Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. *Beilageheft zu der Ztschr. Ver. Rübenzucker-Industrie Deutschen Reich.*, 234 pp.
- Helman Y, Burdman S & Okon Y (2011) Plant growth promotion by rhizosphere bacteria through direct effects. In: *Rosenberg E & Gophna U (Eds). Beneficial Microorganisms in Multicellular Life Forms*. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 89–103.
- Helttula A (1996) Truffles in ancient Greece and Rome. *Arctos: Acta Philologica Fennica* 30:33–48
- Hempel S, Stein C, Unsicker SB, Renker C, Auge H, Weisser WW & Buscot F (2009) Specific bottom-up effects of arbuscular mycorrhizal fungi across a plant-herbivore-parasitoid system. *Oecologia* 160:267–277.
- Henkes GJ, Kandeler E, Marhan S, Scheu S & Bonkowski M (2018) Interactions of mycorrhiza and protists in the rhizosphere systemically alter microbial community composition, plant shoot-to-root ratio and within-root system nitrogen allocation. *Front Environ Sci* 6:117.
- Hepper CM (1981) Techniques for studying the infection of plants by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under axenic conditions. *New Phytol* 88:641–647.
- Hepper CM (1987) Gel electrophoresis for identification of VAM fungi. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (eds) *Mycorrhizae in the next decade. Practical applications and research priorities. Proceedings of the 7th North American Conference on Mycorrhizae*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla., pp 308–310.
- Hepper, C. M. (1979) Germination and growth of *Glomus caledonius* spores: the effects of inhibitors and nutrients. *Soil. Biol. Biochem.* 11:269–277.
- Herder, G. D., Van Isterdael, G., Beekman, T & De Smet, I. (2010) The roots of a new green revolution. *Trends in Plant Science*, 15(11), 600–607. doi:10.1016/j.tplants.2010.08.009
- Herman DJ, Firestone MK, Nuccio E & Hodge A (2012) Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition. *FEMS Microbiol Ecol* 80:236–247.
- Hernádi I, Sasvári Z, Albrechtová J, Vosátka M & Posta K (2012) Arbuscular mycorrhizal inoculant increases yield of spice pepper and affects the indigenous fungal community in the field. *HortScience*, 47(5), 603–606.
- Hernández MI & Chailloux M (2004) Las micorrizas arbusculares y las bacterias rizosféricas como alternativa a la nutrición mineral del tomate. *Cultivos Tropicales*, 25(2): 5–12.
- Hernandez, R. R & Allen, M. F. (2013) Diurnal patterns of productivity of arbuscular mycorrhizal fungi revealed with the Soil Ecosystem Observatory. *New Phytologist*, 200(2), 547–557.
- Hernández-Ortega, H. A., Alarcón, A., Ferrera-Cerrato, R., Zavaleta-Mancera, H. A., López-Delgado, H. A & Mendoza-Lopez, M. R. (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient status, and total antioxidant activity of *Melilotus albus* during phytoremediation of a diesel-contaminated substrate. *Journal of Environmental Management*, 95, S319–S324. doi:10.1016/j.jenvman.2011.02.015
- Herrmann, L. & Lesueur, D. (2013) Challenges of formulation and quality of biofertilizers for successful inoculation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 97, 8859–8873. doi: 10.1007/s00253-013-5228-8

- Hess SY (2017) National Risk of zinc deficiency as estimated by National Surveys. *Food Nutr Bull*, 38:3–17.
- Hesse R (1891) Die Hypogaeen Deutschlands, Band 1: Die Hymenogastreen. *Verlag von Ludw. Hofstetter*, Halle a. S. Marburg.
- Hesse R (1894) Die Hypogaeen Deutschlands. Band 2: Die Tuberaceen und Elaphomyceten. *Verlag von Ludw. Hofstetter*, Halle a. S., Marburg.
- Hesterberg D (2010) Macroscale chemical properties and X-ray absorption spectroscopy of soil phosphorus. *Dev Soil Sci* 34:313–356.
- Hestrin, R, Hammer, E.C, Mueller, C.W. *et al.* (2019) Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Commun Biol* 2, 233. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0481-8>
- Hetrick BAD, Wilson GT & Cox TS (1992) Mycorrhizal dependence of modern wheat varieties, land races, and ancestors. *Can. J. Bot.* 70, 2032–2040.
- Hetrick BAD, Wilson GWT & Todd TC (1992) Relationship of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany* 70: 1521 – 1428.
- Hetrick BDA (1984) Ecology of VA mycorrhizal fungi. In: *Powell CL, Bagyaraj DJ (eds) VA mycorrhizae*. CRC, Boca Raton, pp 35–55.
- Hetrick, B.A.D., Wilson, G.W.T. & Todd, T.C. (1996) Mycorrhizal response in wheat cultivars: relationship to phosphorus. *Can. J. Bot.* 74, 19–25.
- Hewezi T & Baum T (2012) Manipulation of plant cells by cyst and root-knot nematode effectors. *Mol. Plant Microbe Interact.* 26, 9–16. doi: 10.1094/MPMI-05-12-0106-FI
- Hewit EJ (1983) Essential and functional metals in plants. In: *Robb DA, Pierpoint WS (eds) Metals and micronutrients uptake and utilization by plants*. Academic, New York, 277–323.
- Hibbett DS & Matheny PB (2009) The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses. *BMC Biol* 7. doi:10.1186/1741-7007-7-13
- Hiebert, R.D. (1997) Prioritizing invasive plants and planning for management. In: *Assessment and Management of Plant Invasions (eds Luken, J.O. & Thieret, J.W.)*. Springer-Verlag, New York, pp. 195–212.
- Higo M, Isobe K, Kang DJ, Ujiie K, Drijber RA & Ishii R. (2010). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi or crop rotation with mycorrhizal plants improves the growth of maize in limed acid sulfate soil. *Plant Production Science* 13(1):74-79.
- Higo M, Isobe K, Kondo T, Yamaguchi M, Takeyama S, Drijber RA & Torigoe Y (2015a) Temporal variation of the molecular diversity of arbuscular mycorrhizal communities in three different winter cover crop rotational systems. *Biology and Fertility of Soils* 51(1):21-32.
- Higo M, Isobe K, Miyazawa Y, Matsuda Y, Drijber RA & Torigoe Y (2016) Molecular diversity and distribution of indigenous arbuscular mycorrhizal communities colonizing roots of two different winter cover crops in response to their root proliferation. *Journal of Microbiology* 54(2):86-97.
- Higo M, Isobe K, Yamaguchi M, Drijber RA, Jeske ES, Ishii R (2013) Diversity and vertical distribution of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi under two soybean rotational systems. *Biol. Fertil. Soils* 49, 1085–1096. DOI 10.1007/s00374-013-0807-5.
- Higo M, Sato R, Serizawa A, Takahashi Y, Gunji K, Tatewaki Y & Isobe K (2018) Can phosphorus application and cover cropping alter arbuscular mycorrhizal fungal communities and soybean performance after a five-year phosphorus-unfertilized crop rotational system? *PeerJ* 6, e4606.
- Higo M, Tatewaki Y, Gunji K, Kaseda A & Isobe K (2019) Cover cropping can be a stronger determinant than host crop identity for arbuscular mycorrhizal fungal communities colonizing maize and soybean. *PeerJ* 7, e6403, DOI 10.7717/peerj.6403.
- Hiiesalu I, Pärtel M, Davison J, Gerhold P, Metsis M, Moora M, Öpik M, Vasar M, Zobel M, Wilson SD. 2014. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist* 203: 233–244.
- Hijiri I, Šykorová Z, Oehl F, Ineichen K, Maeder P, Wiemken A & Redecker D (2006) Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Mol. Ecol.* 15(8): 2277–2289.
- Hijiri M & Sanders IR (2004) The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is haploid and has a small genome size in the lower limit of eukaryotes. *Fungal Genet Biol* 41:253–261
- Hijiri M & Sanders IR (2005) Low gene copy number shows that arbuscular mycorrhizal fungi inherit genetically different nuclei. *Nature*, 433: 160–163.
- Hijiri M (2016) Analysis of a large dataset of mycorrhiza inoculation field trials on potato shows highly significant increases in yield. *Mycorrhiza* 26(3):209–214. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0661-4>
- Hilbig, B.E. & Allen, E.B. (2019) Fungal pathogens and arbuscular mycorrhizal fungi of abandoned agricultural fields: potential limits to restoration. *Invasive Plant Sci. Manag.* 12, 186–193. <https://doi.org/10.1017/inp.2019.19>.
- Hildebrand AA & Koch LW (1936) A microscopical study of the infection of the roots of strawberry and tobacco seedlings by microorganisms of the soil. *Can J Res C* 14:11–26.
- Hildebrandt TM, Nunes Nesi A, Araújo WL & Braun HP (2015) Amino acid catabolism in plants. *Molecular plant*, 8(11), 1563–1579.
- Hilderbrandt U, Janetta K & Bothe H (2002) Towards growth of arbuscular mycorrhizal fungi independent of a plant host. *Appl Environ Microbiol* 68:1919–1924.
- Hill E.M, Robinson L.A, Abdul-Sada A, Vanbergen A.J, Hodge A & Hartley S.E. (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi and plant chemical defence: effects of colonisation on aboveground and belowground metabolomes. *J. Chem. Ecol.*, 44, 198–208.
- Hill M, Baker R, Broad G, Chandler PJ, Copp GH, Ellis J, Jones D, Hoyland C, Laing I, Longshaw M, Moore N, Parrott D, Pearman D, Preston C, Smith RM & Waters R (2005) Audit of non-native species in England. English Nature Research Reports, Number 662. *English Nature*, 81 pp.
- Hillel D & Rosenzweig C (2002) Desertification in relation to climate variability and change. *Adv. Agron.* 77, 1–38.
- Hillier J, Hawes C, Squire G, Hilton A, Wale S & Smith P (2009) The carbon footprints of food crop production. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 7(2), 107–118. <https://doi.org/10.3763/ijas.2009.0419>
- Hiltner L (1904) Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gärungsarten und Bräue. *Arb. Deut. Landw. Ges.* 98:59-78.
- Hinsley, A., De Boer, H.J, Fay, M.F., Gale, S.W., Gardiner, L.M., Gunasekara, R.S., Kumar, P., Masters, S., Metusala, D., Roberts, D.L., Veldman, S., Wong, S. & Phelps, J (2017) A review of the trade in orchids and its implications for conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 186, 435–455 doi:10.1093/botlinnean/box083.
- Hirel B, Tétu T, Lea PJ & Dubois F (2011) Improving nitrogen use efficiency in crops for sustainable agriculture. *Sustainability*, 3(9): 1452-1485.
- Hirota R., Roger N.N., Nakamura H., Song H.S., Sawamura M. & Suganuma N. (2010) Anti-inflammatory effects of limonene from yuzu (*Citrus junos tanaka*) essential oil on eosinophils. *Journal of Food Science*, 75, H87–H92.
- Hirrel MC, Mehravaran H & Gerdemann JW (1978) Vesicular–arbuscular mycorrhizae in the Chenopodiaceae and Cruciferae: do they occur? *Canadian Journal of Botany*, 56(22), 2813-2817.
- Hirsch, A. M., Bauer, W. D., Bird, D. M., Cullimore, J., Tyler, B. & Yoder, J. I. (2003) Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology* 84, 858–868. doi: 10.1890/0012-9658(2003)0840858:MSARCR2.0.CO
- Ho I (1987) Comparison of eight *Pisolithus tinctorius* isolates for growth rate, enzyme activity, and phytohormone production. *Can J For Res*, 17(1):31-35.
- Hobbie, J.E. & Hobbie, E.A. (2006) N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology*, 87, 816–822.
- Hobbs PR, Sayre K & Gupta R (2008) The role of conservation agriculture in sustainable agriculture. *Philos. Trans. R. Soc. B* 363: 543-555.
- Hoberg E, Marschner P & Lieberei R (2005) Organic acid exudation and pH changes by *Gordonia* sp. and *Pseudomonas fluorescens* grown with P adsorbed to goethite. *Microbiol Res* 160:177–187.
- Hobman, F.R. & Bass, A.W., 1986. Pistachio growing in Australia. In: Primary Protection of Pistachios. South Australian Department of Agriculture, 1, 19.
- Hodge A & Fitter AH (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:13754–13759. <https://doi.org/10.1073/pnas.1005874107>
- Hodge A & Storer K (2015) Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant and Soil* 386, 1–19.

- Hodge A (2001) Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of, but not plant nutrient capture from, glycine patches in soil. *N Phytol.* 151:725–734.
- Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F & Crespi M (2009) Plant root growth, architecture and function. *Plant and soil*, 321(1), 153–187.
- Hodge, A, Campbell, C. D & Fitter, A. H. (2001) An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 413(6853), 297–299.
- Hodge, A. & Fitter, A.H. (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 13754–13759.
- Hoeksema JD, Chaudhary VB, Gehring CA, Johnson NC, Karst J, Koide RT, Pringle A, Zabinski C, Bever JD, Moore JC & Wilson GW (2010) A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecol Lett* 13:394–407.
- Hoffmann D, Vierheilig H, Riegler P & Schausberger P (2009) Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases host plant acceptance and population growth rates of the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae*. *Oecologia* 158:663–671.
- Högberg MN & Högberg P (2002) Extramatric ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and preduces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* 154, 791–795.
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789–792.
- Hogenhout, S.A., Van Der Hoorn, R.A.L., Terauchi, R. & Kamoun, S. (2009) Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 22: 115–122.
- Hohmann, P. & Messmer, M.M. (2017) Breeding for mycorrhizal symbiosis: focus on disease resistance. *Euphytica* 213, 113.
- Holevas CD (1966) The effect of a vesicular-arbuscular mycorrhiza on the uptake of soil phosphorus by strawberry (*Fragaria* sp. var. Cambridge Favorite). *J Horticult Sci* 41:557–64.
- Holguin G & Bashan Y (1996) Nitrogen-fixation by *Azospirillum brasilense* Cd is promoted when co-cultured with a mangrove rhizosphere bacterium (*Staphylococcus* sp.). *Soil Biol. Biochem.*, 28: 1651–1660.
- Holland T, Vukicevich E, Thomsen C, Pogiatis A, Hart M, Bowen P (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi in viticulture: should we use biofertilizers? *Catalyst: Discovery into Practice* 15;2(2):59–63.
- Holle HG (1875) Ueber Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglossen. *Bot. Zeitung* 33:241–254.
- Hollós L (1911) Fungi Hypogaei Hungariae. Budapest.
- Holtkamp, R., van der Wal, A., Kardol, P., van der Putten, W.H., de Ruiter, P.C. & Dekker, S.C. (2011) Modelling C and N mineralisation in soil food webs during secondary succession on ex-arable land. *Soil Biology and Biochemistry* 43 (2), 251–260.
- Hontoria C, García-González I, Quemada M, Roldán A & Alguacil MM (2019) The cover crop determines the AMF community composition in soil and in roots of maize after a ten-year continuous crop rotation. *Science of the Total Environment* 660: 913–922.
- Hooke RL, Martín-Duque JF & Pedraza J (2012) Land transformation by humans: A review. *GSA Today*, 22(12), 4–10.
- Hooker J E, Black K E, Perry R L & Atkinson D (1995) Arbuscular mycorrhizal fungi induced alteration to root longevity of poplar. *Plant and Soil* 172:327–329
- Hooker J E, Gianinazzi S, Vestberg M, Barea J M & Atkinson D (1994) The application of arbuscular mycorrhizal fungi to micropropagation systems: an opportunity to reduce chemical input. *Agric Sci (Finland)* 3:227–232
- Hooker JE, Munro M & Atkinson D (1992) Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi induced alteration in poplar root system morphology. *Plant Soil* 145:207–214.
- Hooker, J.E., Piatti, P., Cheshire, M.V. & Watson, C.A. (2007) Polysaccharides and monosaccharides in the hyphosphere of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus* E3 and *Glomus tenue*. *Soil Biology and Biochemistry* 39 (2), 680–683.
- Horneck DA & Miller RO (1998) Determination of total nitrogen in plant tissue. In: *Handbook of reference methods for plant analysis*. Kalra YP (ed). Soil and Plant Analysis Council, Inc. CRC Press. Taylor & Francis Group, 75–83.
- Horner-Devine, M.C., Leibold, M.A., Smith, V.H. & Bohannan, B.J.M. (2003) Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecol. Lett.*, 6, 613–622.
- Horodyskyj L.B., White T.S. & Kump L.R. (2012) Substantial biologically mediated phosphorus depletion from the surface of a Middle Cambrian paleosol. *Geology*, 40 (6): 503–506. doi: <https://doi.org/10.1130/G32761.1>
- Horton TR, Bruns TD, Parker VT (1999) Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Can J Bot* 77:93–102.
- Hosseinzadeh MH, Ghalavand A, Mashhadi-Akbar-Boojar M, Modarres-Sanavy SAM & Mokhtassi-Bidgoli A (2019) Increased medicinal contents of purslane by nitrogen and arbuscular mycorrhiza under drought stress. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 51, 118–135.
- Hou S, Zhang Y, Li M, Liu H, Wu F, Hu J & Lin X (2019) Concomitant biocontrol of pepper *Phytophthora* blight by soil indigenous arbuscular mycorrhizal fungi via upfront film-mulching with reductive fertilizer and tobacco waste. *J. Soils Sediments* 20, 452–460. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02393-5>.
- Hou X, Lee LYC, Xia K, Yan Y & Yu H (2010) DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev. Cell* 19:884–894.
- Houlton, B.Z., Sigman, D.M. & Hedin, L.O. (2006) Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 103, 8745–8750.
- Houston TF & Bougher NL (2010) Records of hypogeous mycorrhizal fungi in the diet of some Western Australian bolboceratine beetles (Coleoptera: Geotrupidae, Bolboceratinae). *Aust J Entomol* 49(1):49–55
- Howard A (1940) An agricultural testament. *Oxford. Univ. Press.* 253p.
- Howard A (1943) An agricultural testament. *Oxford University Press*, London.
- Hu JL, Cui XC, Dai J, Wang JH, Chen RR, Yin R & Lin XG (2014) Interactive effects of arbuscular mycorrhizae and maize (*Zea mays* L.) straws on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth and organic carbon storage in a sandy loam soil. *Soil and Water Research*, 9, 119–126.
- Hu Y, Wu S & Sun Y (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis can mitigate the negative effects of night warming on physiological traits of *Medicago truncatula* L. *Mycorrhiza* 25, 131–142.
- Huang JC, Lai WA, Singh S, Hameed A & Young CC (2013) Response of mycorrhizal hybrid tomato cultivars under saline stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 13 (2), 469–484.
- Huang YM & Wu QS (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi and tolerance of Fe stress in plants. In: *Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants*. Springer, Singapore, 131–145.
- Huang, H., Zhang, S., Chen, B. D., Wu, N., Shan, X. Q & Christy, P. (2006) Uptake of atrazine and cadmium from soil by maize (*Zea mays* L.) in association with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus etunicatum*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(25), 9377–9382. doi:10.1021/jf061699g
- Huang, H., Zhang, S., Wu, N., Luo, L & Christie, P. (2009) Influence of *Glomus etunicatum*/*Zea mays* mycorrhiza on atrazine degradation, soil phosphatase and dehydrogenase activities, and soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(4), 726–734.
- Huang, J C., Tang, M., Niu, Z. C & Zhang, R. Q. (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi in petroleum-contaminated soil in Suining area of Sichuan Province. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1389–1392.
- Huang, L., He, Y. & Guo, Y. (2017a) The efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi in promoting alfalfa growth in acid soils. *J. Agric. Sci.* 9, 186–204. doi: 10.5539/jas.v9n4p186
- Hughes JK, Hodge A, Fitter AH & Atkin OK (2008) Mycorrhizal respiration: implications for global scaling relationships. *Trends Plant Sci* 13:583–588.

- Humphreys CP, Franks PJ, Rees M, Bidartondo MI, Leake JR & Beerling DJ (2010) Mutualistic mycorrhiza-like symbiosis in the most ancient group of land plants. *Nature communications*, 1(1): 1-7.
- Hung LL & Sylvia DM (1987) VAM inoculum production in aeroponic culture. In: Sylvia DM, Hung LL, Graham JH (eds) *Mycorrhizae in the next decade, practical applications and research priorities. Proceedings of the 7th North American conference on mycorrhiza*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Fla., 272–273.
- Hung LL & Trappe JM (1983) Growth variation between and within species of ectomycorrhizal fungi in response to pH in vitro. *Mycologia*, 75(2):234-241.
- Hungria M, Campo RJ, Souza EM & Pedrosa FO (2010) Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant Soil* 331, 413–425. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0262-0>.
- Hungria M, Nogueira MA & Araujo RS (2016) Inoculation of *Brachiaria* spp. with the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum brasilense*: an environment-friendly component in the reclamation of degraded pastures in the tropics. *Agric Ecosyst Environ* 221:125–131.
- Hunt HW, Coleman DC, Ingham ER, Ingham RE, Elliott ET, Moore JC, Rose SL, Reid CP & Morley CR (1987) The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3 (1–2), 57–68.
- Hurni H, Herweg K, Portner B & Liniger H (2008) Soil erosion and conservation in global agriculture. In *Land use and soil resources* (pp. 41-71). Springer, Dordrecht.
- Husband R, Herre EA, Turner SL, Gallery R & Young JP (2002) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Mol Ecol* 11:2669-2678.
- Hussain, R., Ayub, N., Gul, J, Chaudhry, M. A & Khan, G. A. (1995) Incidence of vesicular arbuscular mycorrhizae in hydrophytes growing in and around Rawalpindi/Islamabad. *Pakistan Journal of Phytopathology*, 7(2), 98–103.
- Hussain, S. Siddique, T. Saleem, M. Arshad, M. & Khalid, A. (2006) Impact of pesticides on soil microbial diversity, enzymes, and biochemical reactions. *Adv. Agron.* 102, 159–200.
- Hussey RS & Roncadori RW (1977) Interaction of *Pratylenchus brachyurus* and an endomycorrhizal fungus on cotton. *J Nematol* 9:270–271.
- Hussey RS & Roncadori RW (1978) Interaction of *Pratylenchus brachyurus* and *Gigaspora margarita* on cotton. *J. Nematol.* 10, 16–20.
- Ibrahim M (2018) Response of seeds quality of sunflower to inoculation with single and mixed species of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. *The Open Agriculture Journal*, 12(1).
- Ibrahim M (2019) Sunflower response to inoculation with single and mixed species of arbuscular mycorrhizal fungi: Agronomic characteristics. *Acta agriculturae Slovenica*, 113(2), 321-327.
- Idoia G, Nieves G & Jone A (2004) Plant phenology influences the effect of mycorrhizal fungi on the development of *Verticillium*-induced wilt in pepper. *Eur J Plant Pathol* 110:227–238.
- IFASTAT (2022) Fertilizer consumption - historical trends by country or region. Fertilizer consumption for N, P₂O₅ and K₂O by country or region. *International Fertilizer Association Statistics* <https://www.ifastat.org/databases/graph/1_1_> (acceso 29/1/2022).
- Iffis B, St-Arnaud M & Hijri M (2016) Petroleum hydrocarbon contamination, plant identity and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) community determine assemblages of the AMF spore-associated microbes. *Environ Microbiol.* 18:2689–2704.
- Iggehon, N.O. & Babalola, O.O. (2017) Biofertilizers and sustainable agriculture: exploring arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 101: 1-11.
- Iglesias, A. Garrote, L. Diz, A. Schlickerrieder, J. Martin-Carrasco, F. Re-thinking water policy priorities in the Mediterranean region in view of climate change. *Environ. Sci. Policy* 2011, 14, 744–757.
- Iglesias, L., Salas, E., Leblanc, H. A & Nygren, P. (2011) Response of *Theobroma cacao* and *Inga edulis* seedlings to cross-inoculated populations of arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*, 83(1), 63–73. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9400-9>
- Ijdo M, Schtickzelle N, Cranenbrouck S, Declerck S (2010) Do arbuscular mycorrhizal fungi with contrasting life history strategies differ in their responses to repeated defoliation? *FEMS Microbiol Ecol* 72:114-122. doi:10.1111/j.1574-6941.2009.00829.x
- Ijdo, M., Cranenbrouck, S. & Declerck, S. (2011) Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. *Mycorrhiza* 21, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0337-z>
- Illmer P & Schinner F (1995) Solubilization of inorganic calcium phosphates – solubilization mechanisms. *Soil Biol. Biochem.* 27, 257–263.
- Imai S (1933) On two new species of Tuberaceae. *Proceedings of the Imperial Academy*, Tokyo. 9: 182-184.
- Imhof S (2009) Arbuscular, ecto-related, orchid mycorrhizas — three independent structural lineages towards mycoheterotrophy: Implications for classification? *Mycorrhiza*, 19: 357–363. doi:10.1007/s00572-009-0240-7.
- Impa SM, Nadarajan S & Jagadish SVK (2012) Drought stress induced reactive oxygen species and anti-oxidants in plants. In: *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability*. Eds. Ahmad, P., Prasad, M. N. V. (LLC: Springer Science+ Business Media), 131–147.
- Imshenetskii, A. A. [Editor]. 1967. Mycotrophy in plants. Israel Program for Sci. Transl. Jerusalem.
- Ingram CW, Coyne MS & Williams DW (2005) Effects of commercial diazinon and imidacloprid on microbial urease activity in soil and sod. *J. Environ. Qual.* 34(5):1573-1580.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- International Culture Collection of Glomeromycota [CICG] (2020) International Culture Collection of Glomeromycota. Available online at: <https://sites.google.com/site/cicgfma/home> (Acessed November 17, 2020).
- IPBES (2018) Summary for policymakers of the assessment report on land degradation and restoration of the Intergovernmental SciencePolicy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Scholes RJ, Montanarella L, Brainich E, Brainich E, Barger N, ten Brink B, Cantele M, Erasmus B, Fisher J, Gardner T, Holland TG, Kohler F, Kotiaho S, von Maltitz G, Nangendo G, Pandit R, Parrotta J, Potts MD, Prince S, Sankaran M & Willemens L (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 44 pp. ISBN 978-3-947851-04-1. https://www.ipbes.net/system/tdf/spm_3bi_ldr_digital.pdf?file=1&type=node&id=28335
- IPCC (2001) Summary for Policymakers. In: Watson, R.T. & the Core Writing Team (Eds.), *Climate Change 2001: Synthesis Report*. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland, pp. 1–34.
- IPCC (2007a) Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- IPCC (2007b) Summary for Policymakers. In: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (Eds.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 7–22.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. Geneva. 151 pp. (https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/SYR_AR5_FINAL_full.pdf).
- IPNI (2015) Soil test levels in North America. *Peachtree Corners*, GA: International Plant Nutrition Institute.
- Iqbal, S.H. & Quteshi, K.S. (1976) The influence of mixed sowing (cereals and crucifers) and crop rotation on the development of mycorrhiza and subsequent growth of crops under field conditions. *Biologia (Lahore)* 22, 287–298
- Isawa T, Yasuda M, Awazaki H, Minamisawa K, Shinozaki S & Nakashita H (2010) *Azospirillum* sp. strain B510 enhances rice growth and yield. *Microbes Environ.* 25, 58–61.

- Isayenkov S, Mrosk C, Stenzel I, Strack D & Hause B (2005) Suppression of allene oxide cyclase in hairy roots of *Medicago truncatula* reduces jasmonate levels and the degree of mycorrhization with *Glomus intraradices*. *Plant Physiol.* 139:1401–1410.
- Ishida TA, Nara K & Hogetsu T (2007) Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist* 174: 430–440.
- Islas AT, Guijarro KH, Eyherabide M, Rozas HS, Echeverría HE & Covacevich F (2016) Can soil properties and agricultural land use affect arbuscular mycorrhizal fungal communities indigenous from the Argentinean Pampas soils? *Applied Soil Ecology* 101:47–56
- Ismail Y, McCormick S & Hijri M (2013) The arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus irregulare*, controls the mycotoxin production of *Fusarium sambucinum* in the pathogenesis of potato. *Fems Microbiol Lett* 384:46–51.
- ISO 10390 (2005) ISO 10390:2005. Soil quality — Determination of pH. 2nd ed. 7 pp.
- ISO 11265 (1994) ISO 11265:1994. Soil quality — Determination of the specific electrical conductivity. 4 pp.
- Istina, I. N., Widiastuti, H., Joy, B. & Antralina, M. (2015) Phosphatesolubilizing microbe from Sapristis peat soil and their potency to enhance oil palm growth and P uptake. *Proc. Food Sci.* 3, 426–435. doi: 10.1016/j.profoo.2015.01.047
- Ita BN, Ariga ES, Michieka RW & Muiru WM (2014) Comparative efficiency of tillage practices in maize. *Curr. Agric. Res. J.* 2, 89–93.
- Ivanov S, Fedorova EE, Limpens E, De Mita S, Genre A, et al. (2012) *Rhizobium*–legume symbiosis shares an exocytotic pathway required for arbuscule formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:8316–8321.
- Jabaji-Hare S (1988) Lipid and fatty acid profiles of some vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: contribution to taxonomy. *Mycologia* 80, 622–629.
- Jabaji-Hare S, Deschene A & Kendrick B (1984) Lipid content and composition of vesicles of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycologia* 76, 1024–1030. doi: 10.1080/00275514.1984.12023946
- Jackson RB, Mooney HA and Schulze E-D. (1997) A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 7362–7366.
- Jacott, C., Murray, J., Ridout, C., 2017. Trade-offs in arbuscular mycorrhizal symbiosis: disease resistance, growth responses and perspectives for crop breeding. *Agronomy* 7, 75. <https://doi.org/10.3390/agronomy7040075>.
- Jacquet, P. 1994. History of orchids in Europe, from antiquity to the 17th century. In: J. Arditti (ed.), *Orchid biology Reviews and perspectives volume VI*. WileyInterscience, New York. 33- 102.
- Jaczewski, A. L. 1909 Monographie des Tubercacées de la Suisse. *Bull. Herb. Boissier*, 4, 591–682.
- Jaffuel G, Imperiali N, Shelby K, Campos-Herrera R, Geisert R, Maurhofer M, Loper J, Keel C, Turlings TC & Hibbard BE (2019) Protecting maize from rootworm damage with the combined application of arbuscular mycorrhizal fungi, *Pseudomonas* bacteria and entomopathogenic nematodes. *Sci Rep* 9:1–12.
- Jahan, M., Mahallati, M. N., Amiri, M. B. & Ehyayi, H. R. (2013) Radiation absorption and use efficiency of sesame as affected by biofertilizers inoculation in a low input cropping system. *Ind. Crops Prod.* 43, 606–611. doi: 10.1016/j.indcrop.2012.08.012
- Jahantigh, M, Ahmaddabadi, Z, Motesharezadeh, B, Alikhani, H. A, Hosseini, S. M & Ma, Q. (2021) Interactive Effects of Potassium and Mycorrhizal Fungi on Glomalin and Biochemical Responses of Sunflower Grown in a Pb and Zn Contaminated Soil. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 1-17.
- Jahromi F, Aroca R, Porcel R & Ruiz-Lozano JM (2008) Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microb Ecol* 55(1):45
- Jaiti F, Kassami M, Meddich A & El Hadrami I (2008) Effect of arbuscular mycorrhization on the accumulation of hydroxycinnamic acid derivatives in date palm seedlings challenged with *Fusarium oxysporum* f. sp. *albbedinis*. *J Phytopathol* 156:641–646.
- Jaiti F, Meddich A & El Hadrami I (2007) Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in the protection of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) against bayoud disease. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 71, 166–173.
- Jaizme-Vega M & Pinochet J (1997) Growth response of banana to three mycorrhizal fungi in *Pratylenchus goodeyi* infested soil. *Nematropica* 27, 69–76. doi: 10.1023/A:1004236310644
- Jaizmevega MC & Azcon R (1995) Responses of some tropical and subtropical cultures to endomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5, 213–217.
- Jakobsen I & Rosendahl L (1990) Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist* 115: 77–83.
- Jakobsen I (1995) Transport of phosphorus and carbon in VA mycorrhizas. In: *Varma A, Hock B (eds). Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Berlin: Springer-Verlag; 1995. pp. 297–323.
- Jakobsen I (1999) Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhizas. In: *Varma A, Hock B, eds. Mycorrhiza*. Springer, Berlin, 305–332.
- Jakobsen I, Abbott LK & Robson AD (1992a) External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytol* 120:371–380.
- Jakobsen I, Abbott LK & Robson AD (1992b) External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 2. Hyphal transport of ³²P over defined distances. *New Phytol* 120:509–516.
- Jallow, M., Awadh, D., Albaho, M., Devi, V & Ahmad, N. (2017) Monitoring of pesticide residues in commonly used fruits and vegetables in Kuwait. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 14, 833. doi:10.3390/ijerph14080833
- James SW (1991) Soil, nitrogen, phosphorus, and organic matter processing by earthworms in a tallgrass prairie. *Ecology*, 72:2101–2109.
- Jänes H & Pae A (2003) First results of a dwarfing plum rootstock trial. *Agron Res* 1:37–44.
- Janos DP (1980) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56 – 64.
- Janos DP (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain-forest plant-growth. *Ecology* 61, 151–162.
- Janos DP, Sahley CT & Emmons LH (1995) Rodent dispersal of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology* 76: 1852–1858.
- Janouškova M & Pavlíková D (2010) Cadmium immobilization in the rhizosphere of arbuscular mycorrhizal plants by the fungal extraradical mycelium. *Plant Soil* 332, 511–520. doi: 10.1007/s11104-010-0317-2
- Jansa J, Bukovská P & Gryndler M (2013) Mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts—or just soil free-riders? *Front Plant Sci* 4:134, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00134>
- Jansa J, Erb A, Oberholzer HR, Šmilauer P & Egli S (2014) Soil and geography are more important determinants of indigenous arbuscular mycorrhizal communities than management practices in Swiss agricultural soils. *Molecular Ecology* 23(8):2118–2135.
- Jansa J, Mozafar A & Frossard E (2003) Long-distance transport of P and Zn through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus in symbiosis with maize. *Agronomie* 23:481–488. <https://doi.org/10.1051/agro:2003013>
- Jansa J, Mozafar A, Anken T, Ruh R, Sanders IR & Frossard E (2002) Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* 12: 225–234.
- Jansa J, Mozafar A, Frossard E (2003) Long-distance transport of P and Zn through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus in symbiosis with maize. *Agronomie* 23:481–488.
- Jansa J, Mozafar A, Kuhn G, Anken T, Ruh R, Sanders IR & Frossard E (2003) Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol Appl* 13: 1164–1176.
- Jansa J, Oberholzer H.R. & Egli S. (2009) Environmental determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal infectivity of Swiss agricultural soils. *European Journal of Soil Biology* 45, 400–408.
- Jansa J, Šmilauer P, Borovička J, Hřšelová H, Forczek ST, Slámová K, Řezanka T, Rozmoš M, Bukovská P & Gryndler M (2020) Dead *Rhizophagus irregularis* biomass mysteriously stimulates plant growth. *Mycorrhiza*, 30(1), 63–77.
- Jansa J, Smith FA & Smith SE (2008) Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytologist*. 177:779–789

- Jansa J, Wiemken A & Frossard E (2006) The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. *Geological Society, London, Special Publications* 266: 89–115.
- Jansa, J, Bukovska, P. & Gryndler, M. (2013) Mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts - or just soil free-riders? *Frontiers in Plant Science* 4, 134: 1-8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00134>
- Jansa, J., Mozafar, A & Frossard, E. (2003) Long-distance transport of P and Zn through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus in symbiosis with maize. *Agronomie*, 23(5-6), 481-488.
- Jansa, J., Oberholzer, H. R. & Egli, S. (2009) Environmental determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal infectivity of Swiss agricultural soils. *Eur. J. Soil Biol.* 45, 400–408. doi: 10.1016/j.ejsobi.2009.07.004
- Janse JM (1897) Les Endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises. *Annals du Jardin Botanique Buitenzorg*, 14, 53–201.
- Jarstfer AG, Farmer-Koppenol P & Sylvia DM (1998) Tissue magnesium and calcium affect arbuscular mycorrhiza development and fungal reproduction. *Mycorrhiza*, 7(5), 237-242.
- Jasper DA, Abbott LK & Robson AD (1989a) Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 112: 93-99.
- Jasper DA, Abbott LK & Robson AD (1991) The effect soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist* 118, 471-476.
- Jasper DA, Abbott LK & Robson AD (1992) Soil disturbance in native ecosystems - the decline and recovery of infectivity of VA mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizas in Ecosystems*. Eds DJ Read, DH Lewis, AH Fitter, IJ Alexander pp. 151-155. CAB International, Wallingford, UK.
- Jasper DA, Abbott LK & Robson AD (1993) The survival of infective hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. *New Phytologist* 124, 473-479.
- Javadi A (2009) Arbuscular mycorrhizal mediated nutrition in plants. *J Plant Nutr* 32:1595–1618. Doi 10.1080/01904160903150875
- Javan Gholiloo M, Yarnia M, Ghorttapeh AH, Farahvash F & Daneshian AM (2019) Evaluating effects of drought stress and bio-fertilizer on quantitative and qualitative traits of valerian (*Valeriana officinalis* L.). *Journal of Plant Nutrition*, 42(13), 1417-1429.
- Javot H, Penmetsa RV, Breuillin F, Bhattarai KK, Noar RD, et al. (2011) *Medicago truncatula mpt4* mutants reveal a role for nitrogen in the regulation of arbuscule degeneration in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant J.* 68:954–965.
- Javot H, Penmetsa RV, Terzaghi N, Cook DR & Harrison MJ (2007) A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104: 1720-1725.
- Javot H, Pumplin N & Harrison MJ (2007a) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environ* 30: 310–322.
- Javot H, Varma Penmetsa R, Terzaghi N, Cook DR, Harrison MJ (2007b) A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc.Natl. Acad. Sci.USA*104:1720–1725.
- Jawson M D, Franzlubbers A J, Galusha D K & Aiken R M (1993) Soil fumigation within monoculture and rotations - response of corn and mycorrhizae. *Agron J* 85: 1174-1180.
- Jayachandran K, Hetrick BAD & Schwab AP (1992) Partitioning dissolved inorganic and organic phosphorus using acidified molybdate and isobutanol. *Soil Sci Soc Am J* 56:762. <https://doi.org/10.2136/sssaj1992.03615995005600030014x>
- Jayaraman, D., Forshey, K.L., Grimsrud, P.A. & Ane, J-M. (2012) Leveraging proteomics to understand plant-microbe interactions. *Frontiers in Plant Sci.* 3:44. doi: 10.3389/fpls.2012.00044
- Jayasinghearachchi HS & Seneviratne G (2005) Fungal solubilization of rock phosphate is enhanced by forming fungal–rhizobial biofilms. *Soil Biol Bioch* 38:405–408.
- Jayne B & Quigley M (2014) Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 24, 109–119.
- Jeffery C (2001) Cucurbitaceae. In: *Mansfeld's Encyclopedia of Agricultural and Horticultural Crops*. Hanelt P, Buttner R & Mansfeld R (eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 31: 1550-1557.
- Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, Turnau K & Barea JM (2003) The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils* 37, 1–16. doi:10.1007/s00374-002-0546-5
- Jensen SD (1995) Genetic improvement of maize for drought tolerance. In: *Jewell DC, Waddington SR, Ransom JK & Pixley KV (Eds.), Proceedings of the Fourth Eastern and Southern African Regional Maize Conference, Harare, Zimbabwe*. CIMMYT, El Batan, Mexico, 67–75.
- Jentschke G & Godbold DL (2000) Metal toxicity and ectomycorrhizas. *Physiol Plant*, 109(2):107-116.
- Jeong K, Mattes N, Catausan S, Chin JH, Paszkowski U & Heuer S (2015) Genetic diversity for mycorrhizal symbiosis and phosphate transporters in rice. *Journal of integrative plant biology*, 57(11), 969-979.
- Jeske, E. S, Tian, H, Hanford, K, Walters, D. T & Drijber, R. A. (2018) Long-term nitrogen fertilization reduces extraradical biomass of arbuscular mycorrhizae in a maize (*Zea mays* L.) cropping system. *Agriculture, ecosystems & environment*, 255, 111-118.
- Jha, A., Kamalvanshi, M., Kumar, A., Chakravarty, N., Shukla, A & Dhyani, S. K. (2014) The effect of arbuscular mycorrhizal inoculation and cotyledon removal on early seedling growth of *Pongamia pinnata*. *Turkish Journal of Botany*, 38: 526–535.
- Jia, Y., Gray, V.M., Straker, C.J., 2004. The influence of rhizobium and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. *Ann. Bot.* 94, 251–258.
- Jiang C, Gao X, Liao L, Harberd NP, Fu X. 2007. Phosphate starvation root architecture and anthocyanin accumulation responses are modulated by the gibberellin-DELLA signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 145:1460–1470.
- Jiang Y, Wang W, Xie Q, Liu N, Liu L, Wang D, Zhang X, Yang C, Chen X, Tang D & Wang E (2017) Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 356(6343): 1172-1175.
- Jiang, F, Zhang, L, Zhou, J, George, T. S & Feng, G. (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. *New Phytologist*, 230(1), 304-315.
- Jifon JL, Graham JH, Drouillard DL, Syvertsen JP. 2002. Growth depression of mycorrhizal Citrus seedlings grown at high phosphorus supply is mitigated by elevated CO₂. *New Phytologist* 153: 133–142.
- Jiménez-Leyva JA, Gutiérrez A, Orozco JA, Vargas G, Esqueda M, Gardea A, González-Hernández V, Sánchez E & Muñoz E (2017) Phenological and ecophysiological responses of *Capsicum annuum* var. *glabrusculum* to native arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus availability. *Environmental and Experimental Botany*, 138:193-202.
- Jiménez-Moreno MJ, Moreno-Márquez MC, Moreno-Alías I, Rapoport H & Fernández-Escobar R (2018) Interaction between mycorrhization with *Glomus intraradices* and phosphorus in nursery olive plants. *Sci. Hortic. (Amst.)* 233, 249–255.
- Jin CW, Ye YQ & Zheng SJ (2014) An underground tale: contribution of microbial activity to plant iron acquisition via ecological processes. *Ann Bot* 113:7–18.
- Jin H.R., Liu J, Liu J, Liu J & Huang X.W. (2012) Forms of nitrogen uptake, translocation, and transfer via arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Science China Life Sciences*, 55: 474–482, doi: 10.1007/s11427-012-4330-y
- Jin, H., Germida, J. J. & Walley, F. L. (2013b) Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species. *Appl. Soil Ecol.* 72, 22–30. doi: 10.1016/j.apsoil.2013.05.013
- Jin-Hua, R., Shen, T. T., Wang, M. M. & Wang, X. Q. Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. *Proc. R. Soc.* 285, 20181012 (2018)
- Joergensen, R.G. & Wichern, F. (2008) Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40(12): 2977–2991.

- Johansen A & Jensen ES (1996) Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biol. Biochem.* 28, 73–81.
- Johansen, A, Jakobsen, I & Jensen, E.S. (1994) Hyphal N transport by a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. *Plant Soil*, 160: 1–9.
- Johansson JF, Paul LR & Finlay RD (2004) Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecol* 48:1–13.
- John J, Kernaghan G & Lundholm J (2017) The potential for mycorrhizae to improve green roof function. *Urban Ecosystems* 20: 113–127.
- Johnson D, Leake JR & Read DJ (2002b) Transfer of recent photosynthate into mycorrhizal mycelium of an upland grassland: short-term respiratory losses and accumulation of ¹⁴C. *Soil Biol. Biochem.* 34: 1521–1524.
- Johnson D, Leake JR, Ostle N, Ineson P & Read DJ (2002a) In situ ¹³CO₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytol.* 153: 327–334.
- Johnson D, Vandenkoornhuyse PJ, Leake JR, Gilbert L, Booth RE, Grime JP, Young JP & Read DJ (2003) Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytol.* 161: 503–515.
- Johnson N C & Pflieger F L (1992) Vesicular-arbuscular mycorrhizae and cultural stress. In: *Bethlenfalvay G J and Lindermann R G (eds) Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA Special Publication No 54, Madison, Wisconsin pp 71–100.
- Johnson N, Gehring C. & Jansa J (2016) Mycorrhizal mediation of soil. *Elsevier*.
- Johnson NC & McGraw A-C (1988) Vesicular-arbuscular mycorrhizae in taconite tailings. I. Incidence and spread of endogoneaceous fungi following reclamation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 21: 135– 142.
- Johnson NC (1993) Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications* 3: 749–757.
- Johnson NC (2010) Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol* 185, 631–647.
- Johnson NC, Copeland PJ, Crookston RK & Pflieger FL (1992) Mycorrhizae: possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean. *Agron. J.* 84, 387–390.
- Johnson NC, Graham JH & Smith FA (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism parasitism continuum. *New Phytol* 135: 575–586.
- Johnson NC, O’Dell TE & Bledsoe CS (1999) Methods for ecological studies of mycorrhizae. In: *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research (eds Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS & Sollins P)*. Oxford University Press, New York, pp. 378–412.
- Johnson NC, Pflieger FL, Crookston RK, Simmons SR, Copeland PJ (1991) Vesicular–arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytologist* 117(4):657–663
- Johnson, N.C., Rowland, D.L., Corkidi, L., Egerton-Warburton, L.M. & Allen, E.B. (2003) Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology* 84 (7), 1895–1908.
- Johnson, N.C., Wilson, G.W.T., Wilson, J.A., Miller, R.M. & Bowker, M.A. (2015) Mycorrhizal phenotypes and the Law of the Minimum. *New Phytologist*, 205, 1473–1484.
- Johnston AE, Poulton PR, Fixen PE & Curtin D (2014) Phosphorus: its efficient use in agriculture. In: *Sparks DL, ed. Advances in agronomy*. San Diego: Academic Press, 177–228.
- Johnston. A. 1949. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Sea Island cotton and other tropical plants. *Trop. Agric.* 26:118–121.
- Jolicoeur M (1998) Optimisation d’un procédé de production de champignons endomycorhiziens en bioréacteur. Dissertation. École Polytechnique de Montréal, 314pp.
- Jolicoeur M, Williams RD, Chavarie C, Fortin JA & Archambault J (1999) Production of *Glomus intraradices* propagules, an arbuscular mycorrhizal fungus, in an airlift bioreactor. *Biotechnol Bioeng* 63:224–232
- Joner EJ & Johansen A (2000) Phosphatase activity of external hyphae of two arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res.*, 104, 81–86.
- Joner EJ, Briones R & Leyval C (2000) Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil* 226:227–234.
- Joner EJ, Ravnskov S & Jakobsen I (2000) Arbuscular mycorrhizal phosphate transport under monoxenic conditions using radio-labeled inorganic and organic phosphate. *Biotechnol Lett* 22:1705–1708.
- Joner E, van Aarle IM & Vosátka M (2000a) Phosphatase activity of extra-radical arbuscular mycorrhizal hyphae: a review. *Plant Soil*, 226: 199–210.
- Joner, E. Briomes, R. Leyval, C. (2000) Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil* 226, 227–234.
- Joner, E. J & Leyval, C. (2003a) Phytoremediation of organic pollutants using mycorrhizal plants: A new aspect of rhizosphere interactions. *Agronomie*, 23(5–6), 495–502. doi:10. 1051/agro:2003021
- Joner, E. J & Leyval, C. (2003b) Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza. *Environmental Science & Technology*, 37, 2371–2375. doi:10.1021/es020196y
- Jones DL, Hodge A & Kuzyakov Y (2004) Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New phytologist*, 163(3), 459–480.
- Jones FR (1924) A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some other plants. *Journal of Agricultural Research* 29:459–470.
- Jones M & Smith SE (2003) Exploring functional definitions of mycorrhizas: are they always mutualisms? In: *Proceedings, ICOM 4*. Montreal, Canada, p 470.
- Jones, J. T., Haegeman, A., Danchin, E. G., Gaur, H. S., Helder, J., Jones, M. G., et al. (2013) Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* 14 (9), 946–961. doi: 10.1111/mp.p.12057
- Joolka NK, Singh RR & Sharma MK (2004) Influence of biofertilizers, GA3 and their combinations on the growth of pecan seedlings. *Indian Journal of Horticulture* 61(3):226–228.
- Jordano P (2014) Fruits and frugivory. In: *Gallagher RS, ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CAB International, 125–165.
- Juge C, Prévost D, Bertrand A, Bipfubusa M & Chalifour F-P (2012) Growth and biochemical responses of soybean to double and triple microbial associations with *Bradyrhizobium*, *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizae. *Applied Soil Ecology*, 61, 147–157.
- Juge C, Samson J, Bastien C, Vierheilig H, Coughlan A, Piché Y (2002) Breaking dormancy in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* : a critical cold-storage period. *Mycorrhiza* 12:37–42
- Jugran, A.K., Bahukhandi, A., Dhyani, P., Bhatt, I.D., Rawal, R.S., Nandi, S.K. & Palni, L.M. S. (2015) The effect of inoculation with mycorrhiza: AM on growth, phenolics, tannins, phenolic composition and antioxidant activity in *Valeriana jatamansi* Jones. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 15, 1036–1049.
- Jumpponen A & Trappe JM (1998) Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytol.* 140: 295–310.
- Jumpponen A (2001) Dark septate endophytes — are they mycorrhizal? *Mycorrhiza*, 11: 207–211. doi:10.1007/s005720100112.
- Jung SC, Martinez-Medina A, Lopez-Raez JA & Pozo MJ (2012) Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *J Chem Ecol* 38:651–664.
- Junior AFC, Reis MR, Santos GR, Erasmo EA & Chagas LFB (2013) Nodulation and mycorrhization of transgenic soybean after glyphosate application. *Semina Ciências Agrarias* 34, 3675–3682.
- Juniper S & Abbott L (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 371– 379.
- Kabir AH, Debnath T, Das U, Prity SA, Haque A, Rahman MM & Parvez MS (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate Fe-deficiency symptoms in sunflower by increasing iron uptake and its availability along with antioxidant defense. *Plant Physiology and Biochemistry*, 150: 254–262.
- Kabir AH, Paltridge NG, Roessner U & Stangoulis JC (2013) Mechanisms associated with Fe-deficiency tolerance and signalling in shoots of *Pisum sativum* L. *Physiol. Plantarum* 147 (3): 381–395.
- Kabir Z & Koide R T (2000) The effect of dandelion or a cover crop on mycorrhiza inoculum potential, soil aggregation and yield of maize. *Agr, Ecosyst and Environ* 78:167–174.

- Kabir Z & Koide RT (2002) Effect of autumn and winter mycorrhizal cover crops on soil properties, nutrient uptake and yield of sweet corn in Pennsylvania, USA. *Plant Soil* 238: 205-215.
- Kabir Z (2005) Tillage or no-tillage: impact on mycorrhizae. *Can. J. Plant Sci.* 85, 23–29. DOI 10.4141/P03-160.
- Kabir Z, O'Halloran IP, Widden P & Hamel C (1998) Vertical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi under corn (*Zea mays* L.) in no-till and conventional tillage systems. *Mycorrhiza* 8, 53_55.
- Kabir Z, O'Halloran I P, Fyles J W & Hamel C (1997) Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: hyphal density and mycorrhizal root colonization. *Pl Soil* 192:285-293.
- Kabir, Z, O'Halloran, I.P, Fyles, JW & Hamel C. (1998a) Dynamics of the mycorrhizal symbiosis of corn (*Zea mays* L.): effects of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extra-radical mycorrhizal hyphae in the field. *Agric. Ecosyst. & Environ.* 68: 151–163.
- Kabir, Z. O'Halloran, I.P. Widden, P & Hamel, C. (1998b) Vertical distribution of arbuscular mycorrhizal fungi under corn (*Zea mays* L.) in no-till and conventional tillage systems. *Mycorrhiza*, 8: 53–55.
- Kadowaki K, Yamamoto S, Sato H, Tanabe AS, Hidaka A & Toju H (2018) Mycorrhizal fungi mediate the direction and strength of plantsoil feedbacks differently between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal communities. *Commun. Biol.* 1, 1–11.
- Kaeppeler SM, Parke JL, Mueller SM, Senior L, Stuber C & Tracy WF (2000) Variation among maize inbred lines and detection of quantitative trait loci for growth at low phosphorus and responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi. *Crop Sci* 40(2):358–364.
- Kafkas S & Ortas I (2009) Various mycorrhizal fungi enhance dry weights, P and Zn uptake of four pistacia species. *J Plant Nutr* 32:146–159.
- Kagan-Zur V (2001) Terfezias, a family of mycorrhizal edible mushrooms for arid zones. In: Pasternak D, Schlissel A (eds) Combating deforestation with plants. (pp. 45-53) Springer, Boston, MA.
- Kagiyaama, M., Hirano, Y., Mori, T., Kim, S.Y., Kyojuzuka, J, Seto, Y., Yamaguchi, S. & Hakoshima, T. (2013) Structures of D14 and D14L in the strigolactone and karrikin signaling pathways. *Genes to Cells* 18: 147–160.
- Kahiluoto H & Vestberg M (1998) The effect of arbuscular mycorrhiza on biomass production and phosphorus uptake from sparingly soluble sources by leek (*Allium porrum* L.) in finnish field soils. *Bioi Agr and Horti* 16:65-85
- Kahiluoto H, Ketoja E & Vestberg M (2009) Contribution of arbuscular mycorrhiza to soil quality in contrasting cropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134(1–2):36-45.
- Kahiluoto H, Ketoja E & Vestberg M (2012) Plant-available P supply is not the main factor determining the benefit from arbuscular mycorrhiza to crop P nutrition and growth in contrasting cropping systems. *Plant and Soil* 350(1):85-98.
- Kaiser C, Kilburn MR, Clode PL, Fuchslueger L, Koranda M, Cliff JB, Solaiman ZM & Murphy DV (2015) Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation. *N Phytol.* 205:1537–1551.
- Kalaiyarasan C, Sriramachandrasekharan MV, Jawahar S, Suseendran K, Ramesh R, Ramesh S & Kanagarajan R (2019) Growth and yield of sunflower as influenced by VAM and phosphorus application. *J. of Pharmacognosy and Photochemistry*, 8(2), 836-839.
- Kalam A & Mukherjee AK (2001) Influence of hexaconazole, carbofuran and ethion on soil microflora and dehydrogenase activities in soil and intact cell. *Indian J. Exp. Biol. (IJE)*, 39, 90–94.
- Kaldorf M, Kuhn AJ, Schröder WH, Hildebrandt U & Bothe H (1999) Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *J Plant Physiol* 154:718–728.
- Kaleem Abbasi M & Manzoor M (2018) Biosolubilization of phosphorus from rock phosphate and other P fertilizers in response to phosphate solubilizing bacteria and poultry manure in a silt loam calcareous soil. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 181, 345–356. doi: 10.1002/jpln.201800012
- Kamel L, Tang N, Malbreil M, San Clemente H, Le Marquer M, Roux C & Frei dit Frey N (2017) The comparison of expressed candidate secreted proteins from two arbuscular mycorrhizal fungi unravels common and specific molecular tools to invade different host plants. *Front. Plant Sci.* 8: 1–18.
- Kameoka H, Maeda T, Okuma N, Kawaguchi M (2019) Structure-specific regulation of nutrient transport and metabolism in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant & Cell Physiology* 60: 2272-2281. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz122>
- Kameoka, H. Tsutsui, I. Saito, K. Kikuchi, Y. Handa, Y. Ezawa, T. Hayashi, H. Kawaguchi, M. & Akiyama, K. (2020) Stimulation of asymbiotic sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids. *Nat. Microbiol.* 2019, 4, 1654–1660.
- Kamienski FM (1881) Die Vegetationsorganen der *Monotropa hypopitya* L. Vorl'aufige Mittheilung. *Bot. Ztg.* 39:457-462.
- Kamienski FM (1882) Les organes vegtatifs de *Monotropa hypopitya* L. *Mem. Soc. Nat. Sci. Nat. Math. Chrbourg* 24:5-40.
- Kamienski FM (1886) O simbioteskom soyedinenii mitseliya gribov s kornyami vysshikh rastenii. (On symbiotic unions of fungal mycelium with roots of higher plants). *Trudy St. Petersburgs. Obshch. Yesyestvol'spyl.* 17:34-35.
- Kamińska M, Klankowski K, Berniak H, Sowik I (2010) Response of mycorrhizal periwinkle plants to aster yellows phytoplasma infection. *Mycorrhiza* 20:161–166.
- Kaminsky, L. M., Trexler, R. V., Malik, R. J., Hockett, K. L. & Bell, T. H. (2019) The inherent conflicts in developing soil microbial inoculants. *Trends Biotechnol.* 37, 140–151. doi: 10.1016/j.tibtech.2018.11.011
- Kandowanko NY, Suryatmana G, Nurlaeny N & Simanungkalit RDM (2009) Proline and abscisic acid content in droughted corn plant inoculated with *Azospirillum* sp. and arbuscular mycorrhizae fungi. *HAYATI Journal of Biosciences*, 16(1), 15-20.
- Kaniewski D, Van Campo E, Boiy T, Terral J-F, Khadari B & Besnard G (2012) Primary domestication and early uses of the emblematic olive tree: palaeobotanical, historical and molecular evidence from the Middle East. *Biological Reviews* 87 (4):885–899.
- Kannan T & Ponmurugan P (2010) Effect of paddy (*Oryza sativa* L.) varieties in response to *Azospirillum brasilense* inoculation. *J. Phytol.* 2 (6), 08–13.
- Kanwal S, Bano A & Malik RN (2015) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on metals uptake, physiological and biochemical response of *Medicago sativa* L. with increasing Zn and Cd concentrations in soil. *Am. J. Plant Sci.* 6, 2906–2923. doi: 10.4236/ajps.2015.618287
- Kape R, Wex K, Parniske M, Görge E, Wetzell A, Werner D (1992) Legume root metabolites and VA-mycorrhiza development. *J Plant Physiol* 141:54–60.
- Kapoor R (2017) Arbuscular mycorrhiza and reactive oxygen species. In *Arbuscular mycorrhiza and stress tolerance of plants*. Neeraja, S., Ed. Springer: Singapore, pp. 225–243.
- Kapoor R, Chaudhary V & Bhatnagar AK (2007) Effects of arbuscular mycorrhiza and phosphorus application on artemisinin concentration in *Artemisia annua* L. *Mycorrhiza* 17(7):581.
- Kapoor R, Evelin H, Devi TS, Gupta S (2019) Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Front Plant Sci* 10:470. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00470>
- Kapoor R, Evelin H, Mathur P & Giri B (2013) Arbuscular mycorrhiza: approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. In: *Plant acclimation to environmental stress*. Eds. Tuteja, N., Gill, S. S. (LLC: Springer Science+Business Media), 359–401. doi: 10.1007/978-1-4614-5001-6_14
- Kapoor R, Giri B & Mukerji K (2002a) *Glomus macrocarpum*: a potential bioinoculant to improve essential oil quality and concentration in Dill (*Anethum graveolens* L.) and Carum (*Trachyspermum ammi* (Linn.) Sprague). *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 18, 459–463.
- Kapoor R., Giri B. & Mukerji K.G. (2002b) Mycorrhization of coriander (*Coriandrum sativum* L) to enhance the concentration and quality of essential oil. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 82, 339–342.
- Kapoor R., Giri B. & Mukerji K.G. (2004) Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer. *Bioresource Technology*, 93, 307–311.
- Kapoor, R., Evelin, H., Mathur, P. & Giri, B. (2013) Arbuscular mycorrhiza: approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. In: *Plant acclimation to environmental stress*. Eds. Tuteja, N., Gill, S. S. LLC: Springer Science+Business Media, 359–401.
- Kapsar KE, Hovis CL, Bicudo da Silva RF, Buchholtz EK, Carlson AK, Dou Y, Du Y, Furumo PR, Li Y & Torres A. (2019) Telecoupling research: the first five years. *Sustainability* 11: 1033.

- Kapulnik Y, Sarig S, Nur I & Okon Y (1983) Effect of *Azospirillum* inoculation on yield of field grown wheat. *Can J Microbiol* 29, 895-899.
- Kapulnik Y., Tsrer L., Zipori I., Hazanovsky M., Winger S. and Dag A. (2010) Effect of AMF application on growth, productivity and susceptibility to Verticillium wilt of olives grown under desert conditions. *Symbiosis*, 52(2-3), 103-111
- Kara Z, Arslan D, Güler M & Güler S (2015) Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and application of micronized calcite to olive plant: effects on some biochemical constituents of olive fruit and oil. *Sci. Hort. (Amst.)* 185, 219–227.
- Karagiannidis N, Thomidis T, Panou-Filotheou E & Karagiannidou C (2012) Response of three mint and two oregano species to *Glomus etunicatum* inoculation. *AJSC* 6:164–169.
- Karagiannidis N., Bletsos F. & Stavropoulos N. (2002) Effect of Verticillium wilt (*Verticillium dahliae* Kleb.) and mycorrhiza (*Glomus mosseae*) on root colonization, growth and nutrient uptake in tomato and eggplant seedlings. *Sci Hort*, 1, 145–156.
- Karagiannidis, N., Thomidis, T., Lazari, D., Panou-Filotheou, E., Karagiannidou, C., 2011. Effect of three Greek arbuscular mycorrhizal fungi in improving the growth, nutrient concentration, and production of essential oils of oregano and mint plants. *Sci. Horticult.* 129, 329–334.
- Karajeh, M. & Al-Raddad, A. 1999: Effect of VA mycorrhizal fungus (*Glomus mosseae* Gerd & Trappe) on *Verticillium dahliae* Kleb. of olive. *Dirasat Agric. Sci.* 26: 338- 341.
- Karandashov V, Bucher M (2005) Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends Plant Sci* 10:22–29.
- Karandashov V, Kuzovkina I, Hawkins HJ & George E (2000) Growth and sporulation of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus caledonium* in dual culture with transformed carrot roots. *Mycorrhiza* 10:23–28.
- Karandashov V, Nagy R, Wegmüller S, Amrhein N & Bucher M (2004) Evolutionary conservation of a phosphate transporter in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:6285-6290.
- Karandashov VE, Kuzovkina IN, George E, Marschner H (1999) Monoxenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi and plant hairy roots. *Russian J Plant Physiol* 46:87–92.
- Karasawa T & Takahashi S (2015) Introduction of various cover crop species to improve soil biological P parameters and P uptake of the following crops. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 103(1):15-28.
- Karasawa T & Takebe M. (2011) Temporal or spatial arrangements of cover crops to promote arbuscular mycorrhizal colonization and P uptake of upland crops grown after nonmycorrhizal crops. *Plant and Soil* 353: 355–366.
- Karasawa, T., Kasahara, Y. & Takebe, M. (2002) Differences in growth responses of maize to preceding cropping caused by fluctuation in the population of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 34, 851–857, [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00017-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00017-2).
- Kareem TA & Hassan MS (2014) Evaluation of *Glomus mosseae* as biocontrol agents against *Rhizoctonia solani* on tomato. *J Biol Agric Healthc* 4:15–19.
- Kaschuk G, Kuyper TW, Leffelaar PA, Hungria M & Giller KE (2009) Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1233-1244.
- Kasperek M, Grimm U. 1999. European trade in Turkish salep with special reference to Germany. *Economic Botany*53: 396–406.
- Katyal JC, Venkateswarlu B & Das SK (1994) Biofertilizers for nutrient supplementation in dryland agriculture-potential and problems. *Fertil. News* 39, 27–32.
- Kaul, S., Sharma, T. K. & Dhar, M. (2016) “Omics” tools for better understanding the plant–endophyte interactions. *Front. Plant Sci.* 7:955. doi: 10.3389/fpls.2016.00955
- Kaur S & Suseela V (2020) Unraveling arbuscular mycorrhiza-induced changes in plant primary and secondary metabolome. *Metabolites*, 10(8), 335.
- Kausserud H, Colman JE, Ryvarden L. 2008. Relationship between basidiospore size, shape and life history characteristics: a comparison of polypores. *Fungal Ecology* 1: 19– 23.
- Kavroulakis, N., Tsiknia, M., Ipsilantis, I., Kavadia, A., Stedel, C., Psarras, G., et al., 2020. Arbuscular mycorrhizal fungus inocula from coastal sand dunes arrest olive cutting growth under salinity stress. *Mycorrhiza* 30, 475–489. DOI 10.1007/s00572-020-00963-x.
- Keeley, J E. (1980) Endomycorrhizae influence growth of blackgum seedlings in flooded soils. *American Journal of Botany*, 67, 6–9.
- Keim J, Mishra B, Sharma R, Ploch S & Thines M (2014) Root-associated fungi of *Arabidopsis thaliana* and *Microthlaspi perfoliatum*. *Fungal Diversity*, 66(1), 99-111.
- Keller S, Schneider K & Sussmuth RD (2006) Structure elucidation of auxofuran, a metabolite involved in stimulating growth of fly agaric, produced by the mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH 505. *J Antibiot (Tokyo)* 59:801–803.
- Kelley AP (1931) The concept of mycorrhiza. *Mycologia*, 23:147–151.
- Kelley AP (1950) Mycotrophy in plants. Lectures on the biology of mycorrhizae and related structures. *A new series of plant science books, edited by F. Verdoorn. Vol XXII. Chronica Botanica Company of Waltham. Mass., USA. xvi+223 p.*
- Kelloff GJ, Boone CW, Crowell JA, Steele VE, Lubet R & Sigman CC (1994) Chemopreventive drug development: perspectives and progress. *Cancer Epidemiology and Prevention Biomarkers*, 3(1), 85-98.
- Kempel A, Schädler M, Chrobok T, Fischer M, Kleunen MV (2011) Tradeoffs associated with constitutive and induced plant resistance against herbivory. *Proc Natl Acad Sci* 108:5685–5689.
- Kempel, A., Schmidt, A.K., Brandl, R. & Schädler, M. (2010) Support from the underground: induced plant resistance depends on arbuscular mycorrhizal fungi. *Functional Ecology*, 24, 293–300.
- Kennedy G, Nantel G & Shetty P (2003) The scourge of “hidden hunger”: global dimensions of micronutrient deficiencies. *Food, Nutrition and Agriculture (FAO FNA)* 32, 8-16.
- Kennedy PG, Smith DP, Horton TR, Molina RJ (2012) *Arbutus menziesii* (Ericaceae) facilitates regeneration dynamics in mixed evergreen forest by promoting mycorrhizal fungal diversity and host connectivity. *Amer J Bot* 99:1–11
- Kertesz M & Mirleau P (2004) The role of microbes in plant sulphur supply. *J. Exp. Bot.* 55, 1939–1945.
- Kessell, S. L. 1927. Soil organisms: the dependence of certain pine species on a biological soil factor. *Empire Forest. J.* 6:70-74.
- Keswani, C., Prakash, O., Bharti, N., Vilchez, J. I., Sansinenea, E., Lally, R. D., et al. (2019) Re-addressing the biosafety issues of plant growth promoting rhizobacteria. *Sci. Total Environ.* 690, 841–852. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.07.046
- Kettler, T.A., Lyon, D.J., Doran, J.W., Powers, W.L. & Stroup, W.W. (2000) Soil quality assessment after weed-control tillage in a no-till wheat-fallow cropping system. *Soil Science Society of America Journal*, 64, 339–346.
- Kevers C, Hausman JF, Faivre-Rampant O, Evers D & Gaspar T (1997) Hormonal control of adventitious rooting: progress and questions. *J Appl Bot* 71:71–79.
- Keymer A & Gutjahr C (2018) Cross-kingdom lipid transfer in arbuscular mycorrhiza symbiosis and beyond. *Current Opinion in Plant Biology*, 44, 137–144. doi:10.1016/j.pbi.2018.04.005
- Keymer A, Pimprakar P, Wewer V, Huber C, Brands M, Bucerius SL, Delaux PM, Klingl V, von Röpenack-Lahaye E, Wang TL & Eisenreich W (2017) Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLife*, 6:e29107. DOI: 10.7554/eLife.29107
- Khabarov N & Obersteiner M (2017) Global phosphorus fertilizer market and national policies: a case study revisiting the 2008 price peak. *Frontiers in nutrition*, 4, 22.
- Khade SW & Adholeya A (2007) Feasible bioremediation through arbuscular mycorrhizal fungi imparting heavy metal tolerance: a retrospective. *Bioremed J* 11(1):33–43. <https://doi.org/10.1080/1088986060118585>
- Khademi Z, Ahmad JA, Jones DL & Malakouti MJ (2006) The role of organic acids in manipulating nutrient levels in calcareous soils. 18th World Congress of Soil Science. July 9-15, 2006 - Philadelphia, Pennsylvania, USA, 145-54.
- Khalil HA (2013) Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (*glomus* spp.) on the response of grapevines rootstocks to salt stress. *Asian J Crop Sci* 5:393–404.

- Khalil S, Loynachan TE & Tabatabai MA (1994) Mycorrhizal dependency and nutrient uptake by improved and unimproved corn and soybean cultivars. *Agronomy Journal* 86:949-958. doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600060005x
- Khammas KM & Kaiser P (1992) Pectin decomposition and associated nitrogen fixation by mixed cultures of *Azospirillum* and *Bacillus* species. *Can. J. Microbiol.*, 38: 794-797.
- Khan AG (1972) The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations on growth of cereals. I. Effects on maize growth. *New Phytol* 71:613-619.
- Khan M.S., Zaidi A., Rizvi A. & Saif S. (2017) Inoculation effects of associative plant growth-promoting rhizobacteria on the performance of legumes. In: *Microbes for Legume Improvement*, eds A. Zaidi, M. S. Khan & J Musarrat (Cham: Springer International Publishing), 261-276. doi: 10.1007/978-3-319-59174-2_11
- Khan, A. G & Belik, M. (1995) Occurrence and ecological significance of mycorrhizal symbiosis in aquatic plants. In: A. Varma & B. Hock (Eds.), *Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology* (1st ed., pp. 627-666), Springer.
- Khan, A. G. (1974) The occurrence of mycorrhizae in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of Endogene spores in adjacent soil. *Journal of General Microbiology*, 81, 7-14.
- Khan, M.S. Zaidi, A. & Rizvi, P.Q. (2006) Biotoxic effects of herbicides on growth, nodulation, nitrogenase activity, and seed production in chickpeas. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 37, 1783-1793.
- Khaosaad T, Garcia-Garrido JM, Steinkellner S & Vierheilig H (2007) Take-all disease is systemically reduced in roots of mycorrhizal barley plants. *Soil Biol Biochem* 39:727-734.
- Khoskhattai N, Eini O, Koolivand D, Pogiatis A, Klironomos JN & Pakpour S (2020) Differential response of mycorrhizal plants to *Tomato bushy stunt virus* and *Tomato mosaic virus* infection. *Microorganisms* 8:E2038.
- Khriebe, M.I., Sharifnabi, B. & Zangeneh, S. (2019) Interaction between arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) with *Verticillium dahliae* Kleb. on olive tree under greenhouse conditions. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 6, 185-191.
- Khush GS (1999) Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome* 42, 646-655. doi: 10.1139/gen-42-4-646
- Khush GS (2001) Green revolution: the way forward. *Nat. Rev. Genet.* 2, 815-822.
- Kidston, R. & Lang, W.H. (1921) On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta occurring in the peat-bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52, 855-902.
- Kiers ET, Duhamel M, Beesetty Y, Mensah JA, Franken O, Verbruggen E, Fellbaum CR, Kowalchuk GA, Hart MM, Bago A & Palmer TM (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333, 880-882.
- Kiers ET, West SA, Wyatt GA, Gardner A, Bücking H & Werner GD (2016) Misconceptions on the application of biological market theory to the mycorrhizal symbiosis. *Nat Plants* 2:160-163.
- Kiers T & Sheldrake M (2021) A powerful and underappreciated ally in the climate crisis? Fungi. *The Guardian*. Tue 30 Nov 2021. <https://www.theguardian.com/commentisfree/2021/nov/30/fungi-climate-crisis-ally> (last access: 2/12/2021).
- Kikuchi Y, Hijikata N, Ohtomo R, Handa Y, Kawaguchi M, Saito K, Masuta C & Ezawa T (2016) Aquaporin-mediated long-distance polyphosphate translocation directed towards the host in arbuscular mycorrhizal symbiosis: application of virus-induced gene silencing. *New Phytologist*, 211(4), 1202-1208.
- Kim K, Jordan D & Krishnan H (1997) *Rahnella aquatilis*, a bacterium isolated from soybean rhizosphere, can solubilize hydroxyapatite. *FEMS Microbiol Lett* 153:273-277.
- Kim, K. H., Jahan, S. A., Kabir, E & Brown, R. J. C. (2013) A review of airborne polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and their human health effects. *Environment International*, 60, 71-80. doi:10.1016/j.envint.2013.07.019
- Kinden DA, Brown MF (1975) Electron microscopy of vesicular-arbuscular mycorrhizae of yellow poplar. III. Host-endophyte interactions during arbuscular development. *Can J Microbiol* 21:1930-1939.
- Kinney, C.A. Mandernack, K.W. Mosier, A.R. Laboratory investigations into the effects of the pesticides mancozeb, chlorothalonil, and prosulfuron on nitrous oxide and nitric oxide production in fertilized soil. *Soil Biol. Biochem.* 2005, 37, 837-850.
- Kipkoriony LR & Fusao M (2006) Peach seedling growth in replant and non-replant soils after inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 38:2536-2542.
- Kiriacheck SG, Azevedo LBC, Peres LEP, Lambais MR (2009) Regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares. *Rev Bras Ciênc Solo* 33:1-16.
- Kirk, P.M. Cannon, P.F. David, J.C. & Stalpers, J.A. (2001) *Dictionary of the Fungi*. 9th ed. Wallingford, CABI Publishing.
- Kirkpatrick, D.S., Bustos, D.J., Dogan, T., Chan, J, Phu, L., Young, A., Friedman, L.S., Belvin, M., Song, Q., Bakalarski, C.E. & Hoeflich, K.P. (2014) Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111: 562.
- Kissling DW, Böhning-Gaese K & Jetz W. (2009) The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18: 150-162.
- Kistner C, Winzer T, Pitzschke A, Mulder L, Sato S, et al. 2005. Seven *Lotus japonicus* genes required for transcriptional reprogramming of the root during fungal and bacterial symbiosis. *Plant Cell* 17:2217-2229.
- Kivlin SN, Hawkes CV & Treseder KK (2011) Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 43:2294-2303.
- Kivlin SN, Winston GC, Goulden ML, Treseder KK. (2014) Environmental filtering affects soil fungal community composition more than dispersal limitation at regional scales. *Fungal Ecology* 12: 14- 25.
- Klein, T., Siegwolf, R. T. W. & Körner, C. (2016) Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science* 352, 342-344.
- Kleinwächter, M., Hutter, I., Schneider, C., Schnug, E. & Selmar, D. (2008) Experimental field cultivation of in vitro propagated high-yield varieties of *Tropaeolum majus* L. *J. Appl. Bot. Food Qual. Angew. Botanik* 82, 55-59.
- Klironomos JN & Hart MM (2001) Food-web dynamics: Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410, 651-652.
- Klironomos JN & Hart MM (2002) Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12, 181-184.
- Klironomos JN & Moutoglis P (1999) Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biol Fert Soil* 29(3):277-281
- Klironomos JN & Ursic M (1998) Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biol Fert Soils* 26:250-253. <https://doi.org/10.1007/s003740050375>
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84: 2292-2301.
- Klironomos JN, Bednarczuk EM & Neville J (1999) Reproductive significance of feeding on saprobic and arbuscular mycorrhizal fungi by the collembolan, *Folsomia candida*. *Funct Ecol* 13(6):756-761
- Klironomos, JN, Moutoglis, P, Kendrick, B.E & Widden, P. 1993. A comparison of spatial heterogeneity of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi in two maple-forest soils. *Can. J. Bot.* 71: 1472-1480.
- Klironomos, JN., Allen, M.F., Rillig, M.C., Piotrowski, J, Makvandi-Nejad, S., Wolfe, B.E. & Powell, JR. (2005) Abrupt rise in atmospheric CO₂ overestimates community response in a model plant-soil system. *Nature* 433 (7026), 621-624.
- Klironomos, JN., McCune, J, Hart, M. & Neville, J (2000) The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecol. Lett.* 3, 137-141.
- Klopatec CC, Debano LF & Klopatec JM (1988) Effects of simulated fire on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon-juniper woodland soil. *Plant Soil* 109:245-249.
- Kloppholz, S., Kuhn, H. & Requena, N. (2011) A secreted fungal effector of *glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy. *Curr. Biol.* 21: 1204-1209.
- Kluge M, Mollenhauer D, Wolf E & Schübler A (2002) The *Nostoc-Geosiphon* endocytobiosis. In: *Cyanobacteria in Symbiosis*. Springer, 19-30.

- Kluge, M, Mollenhauer, D, Mollenhauer, R. & Kape, R. (1992) *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic consortium of a fungus and a cyanobacterium (*Nostoc*), fixes nitrogen. *Botanica Acta* 105, 343–344.
- Kluge, M, Mollenhauer, D. & Mollenhauer, R. (1991) Photosynthetic carbon assimilation in *Geosiphon pyriforme* (Kützing) F. v. Wettstein, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacterium. *Planta* 185, 311–315.
- Klugh KR & Cumming JR (2007) Variations in organic acid exudation and aluminum resistance among arbuscular mycorrhizal species colonizing *Liriodendron tulipifera*. *Tree Physiology*, 27(8), 1103–1112. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.8.1103>
- Knapp, A. (1924) Entwicklung von *Balsamia platyspora* Berk. *Schweiz. Z. Pilzk.* 17 (1), 5–8.
- Knapp, A. (1952) Die europäischen Hypogaeen-Gattungen und ihre Gattungsarten. *Schweiz. Z. Pilzk.* 30 (6) 81–92.
- Knegt B, Jansa J, Franken O, Engelmoer DJ, Werner GD, Bücking H & Kiers ET (2016) Host plant quality mediates competition between arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecol.* 20, 233–240.
- Knox J, Daccache A, Hess T, Haro D (2016) Meta-analysis of climate impacts and uncertainty on crop yields in Europe. *Environ Res Lett* 11:1–10. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/113004>
- Knudson L (1921) La germinación no simbiótica de las semillas de orquídeas. *Bol Real Soc Española Hist Nat* 21:250–260.
- Knudson L (1922a) Nonsymbiotic germination of orchid seeds. *Botanical Gazette* 73:1–25.
- Knudson L (1930) Flower production by orchid grown non-symbiotically. *New Phytol.* 32:192–199.
- Kobae Y & Fujiwara T (2014) Earliest colonization events of *Rhizophagus irregularis* in rice roots occur preferentially in previously uncolonized cells. *Plant and Cell Physiology*, 55(8), 1497–1510.
- Kobae Y & Hata S (2010) Dynamics of periarbuscular membranes visualized with a fluorescent phosphate transporter in arbuscular mycorrhizal roots of rice. *Plant and Cell Physiology*, 51(3), 341–353.
- Kobae Y (2019) The infection unit: an overlooked conceptual unit for arbuscular mycorrhizal function. In: *Root Biology - Growth, Physiology, and Functions*. 1–13. doi:10.5772/intechopen.86996. Available from: <https://www.intechopen.com/chapters/67736>
- Kobae Y, Gutjahr C, Paszkowski U, Kojima T, Fujiwara T & Hata S (2014) Lipid droplets of arbuscular mycorrhizal fungi emerge in concert with arbuscule collapse. *Plant and Cell Physiology*. 55:1945–1953.
- Kobae Y, Ohmori Y, Saito C, Yano K, Ohtomo R & Fujiwara T (2016) Phosphate treatment strongly inhibits new arbuscule development but not the maintenance of arbuscule in mycorrhizal rice roots. *Plant physiology*, 171(1), 566–579. doi:10.1104/pp.16.00127
- Kobae Y, Ohtomo R, Oka N & Morimoto S (2017) A simple model system for identifying arbuscular mycorrhizal fungal taxa that actively colonize rice (*Oryza sativa* L.) roots grown in field soil. *Soil Science & Plant Nutrition*. 63:29–36
- Kobae Y, Tamura Y, Takai S, Banba M & Hata S (2010) Localized expression of arbuscular mycorrhiza-inducible ammonium transporters in soybean. *Plant Cell Physiol.* 51:1411–1415.
- Kobayashi T & Nishizawa NK (2012) Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. *Ann Rev Plant Biol* 63:131–152.
- Kobayashi Y, Maeda T, Yamaguchi K, Kameoka H, Tanaka S, Ezawa T, Shigenobu S & Kawaguchi M (2018) The genome of *Rhizophagus clarus* HR1 reveals a common genetic basis for auxotrophy among arbuscular mycorrhizal fungi. *BMC Genomics*. 19:465.
- Koch AM, Antunes PM, Maherali H, Hart MM & Klironomos JN (2017) Evolutionary asymmetry in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: conservatism in fungal morphology does not predict host plant growth. *New Phytol* 214:1330–1337.
- Koch AM, Croll D & Sanders IR (2006) Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecol Lett* 9:103–110.
- Koch LW (1935) Recent investigations on tobacco root rot in Canada. *Can. J. Res.* 13:174–186.
- Koegel, S., Brulé, D., Wiemken, A., Boller, T. & Courty, P. (2015) The effect of different nitrogen sources on the symbiotic interaction between *Sorghum bicolor* and *Glomus intraradices*: expression of plant and fungal genes involved in nitrogen assimilation. *Soil Biol. Biochem.* 86, 159–163. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.03.003
- Koenig, D. & Weigel, D. (2015) Beyond the thale: comparative genomics and genetics of *Arabidopsis* relatives. *Nat. Rev. Genet.* 16, 285–298
- Koffi MC, de la Providencia IE, Elsen A, Declerck S (2009) Development of an in vitro culture system adapted to banana mycorrhization. *Afr J Biotechnol* 8:2750–2756
- Koffi, M. C., Vos, C., Draye, X. & Declerck, S. (2013) Effects of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on the reproduction of *Radopholus similis* in banana plantlets grown under *in vitro* culture conditions. *Mycorrhiza* 23, 279–288. doi: 10.1007/s00572-012-0467-6
- Köhl L, Lukasiewicz CE & Van der Heijden MG (2016) Establishment and effectiveness of inoculated arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Plant, Cell & Environment*, 39(1), 136–146.
- Köhl L, Oehl F & van der Heijden MGA (2014) Agricultural practices indirectly influence plant productivity and ecosystem services through effects on soil biota. *Ecol. Appl.* 24: 1842–1853.
- Kohlen W, Charnikhova T, Liu Q, Bours R, Domagalska MA, Beguerie S, Verstappen F, Leyser O, Bouwmeester H & Ruyter-Spira C (2011) Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 155(2), 974–987.
- Kohler A, Kuo A, Nagy LG, Morin E, Barry KW, Buscot F, Canbäck B, Choi C, Cichocki N, Clum A et al. 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47: 410–415.
- Kohler, J, Roldan, A., Campoy, M. & Caravaca, F. (2017) Unraveling the role of hyphal networks from arbuscular mycorrhizal fungi in aggregate stabilization of semiarid soils with different textures and carbonate contents. *Plant and Soil*, 410, 273–281.
- Koide R and Mooney HA 1987 Spatial variation in inoculum potential of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi caused by formation of gopher mounds. *New Phytologist* 107, 173–182.
- Koide R.T. & Peoples M.S. (2012) On the nature of temporary yield loss in maize following canola. *Plant and Soil* 360, 259–269.
- Koide RT & Kabir Z (2000) Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyze organic phosphate. *New Phytol* 148:511–517.
- Koide RT & Lu X (1992) Mycorrhizal infection of wild oats: maternal effects on offspring growth and reproduction. *Oecologia* 90, 218–226.
- Koide RT & Mosse B (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 14(3), 145–163.
- Koide RT & Peoples MS (2012) On the nature of temporary yield loss in maize following canola. *Plant and Soil* 360: 259–269.
- Koide RT & Schreiner RP (1992) Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 43: 557 – 581.
- Koide RT (1991) Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol* 117:365–386.
- Koide RT, Goff MD & Dickie IA (2000) Component growth efficiencies of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *New Phytologist* 148: 1563 – 1168.
- Kokkoris V, Lekberg Y, Antunes PM, Fahey C, Fordyce JA, Kivlin SN & Hart MM (2020a) Codependency between plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities: what is the evidence. *New Phytologist* 228: 828–838.
- Kokkoris V, Li Y, Hamel C, Hanson K & Hart M (2019) Site specificity in establishment of a commercial fungal inoculant. *Sci Total Environ* 660:1135–1143.
- Kokkoris V, Stefani F, Dalpé Y, Dettman J & Corradi N (2020b) Nuclear dynamics in the arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 25(8):765–778. doi: 10.1016/j.tplants.2020.05.002
- Kokkoris VA (2019) Establishment persistence and efficacy of commercial arbuscular mycorrhizal fungi. University of British Columbia, Doctoral dissertation, xxvii+217pp.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology, predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 199–204.
- Koltai H & Kapulnik Y (2010) Arbuscular mycorrhizas: physiology and function. Second Ed. *Springer*, London New York, US. 323 pp.

- Kopittke PM, Menzies NW, Wang P, McKenna BA & Lombi E (2019) Soil and the intensification of agriculture for global food security. *Environment international*, 132, 105078.
- Korade, D. L & Fulekar, M. H. (2009) Rhizosphere remediation of chlorpyrifos in mycorrhizospheric soil using ryegrass. *Journal of Hazardous Materials*, 172(2–3), 1344–1350. doi:10.1016/j.jhazmat.2009.08.002
- Korb JE, Johnson NC, Covington WW (2004) Slash pile burning effects on soil biotic and chemical properties and plant establishment: recommendations for amelioration. *Restor Ecol* 12:52–62.
- Korenblum E & Aharoni A (2019) Phytobiome metabolism: beneficial soil microbes steer crop plants' secondary metabolism. *Pest management science*, 75(9), 2378–2384. <https://doi.org/10.1002/ps.5440>
- Koricheva, J, Gange, A.C. & Jones, T. (2009) Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology*, 90, 2088–2097.
- Kormanik PP, Bryan WC, Schultz RC (1980) Increasing endomycorrhizal fungus inoculum in forest nursery soil with cover crops. *South J Appl For* 4:151–153.
- Körner C, Stöcklin J, Reuther-Thiébaud L & Pelaez-Riedl S. (2008) Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist* 177: 698–705. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02287.x>
- Koshila Ravi R & Muthukumar T (2019) Perspectives on the role of arbuscular mycorrhizal fungi in the in vivo vegetative plant propagation. In: *Biofertilizers for Sustainable Agriculture and Environment*. Springer, Cham, 83–107.
- Koske RE & Gemma JN (1990) VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long-distance codispersal of plants and fungi. *American Journal of Botany* 77, 466–474.
- Koske RE (1981a) A preliminary study of interactions between species of VA fungi in a sand dune. *Trans Br Mycol Soc* 76:411–416.
- Koske RE, Gemma JN, Englander L (1990) Vesicular-arbuscular mycorrhizae in Hawaiian Ericales. *Amer J Bot* 77:64–68.
- Koske RE. (1981b) *Gigaspora gigantea*: observations on spore germination of a VA-mycorrhizal fungus. *Mycologia* 73, 288–300.
- Kostov O & Van Cleemput O (2001) Microbial activity of Cu contaminated soils and effect of lime and compost on soil resiliency. *Compost Sci. Util.* 9, 336–351.
- Kosuta S, Chabaud M, Lougnon G, Gough C, Dénarié J, et al. (2003) A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific *MtENOD11* expression in roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 131:952–962.
- Kosuta S, Hazledine S, Sun J, Miwa H, Morris RJ, Downie JA & Oldroyd GE (2008) Differential and chaotic calcium signatures in the symbiosis signaling pathway of legumes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105, 9823–9828. doi: 10.1073/pnas.0803499105
- Kothari SK, Marschner J & Rornheld V (1990a) Direct and indirect effects of VA mycorrhiza and rhizosphere microorganisms on mineral nutrient acquisition by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. *The New Phytologist* 116: 637–645.
- Kothari, S.K., Marschner, H. & George, E. (1990b) Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol.* 116, 303–311.
- Koufopanou, V., Burt, A. & Taylor, J.W. (1997) Concordance of gene genealogies reveals reproductive isolation in the pathogenic fungus *Coccidioides immitis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 5478–5482.
- Kountche BA, Novero M, Jamil M, Asami T, Bonfante P & Al-Babili S (2018) Effect of the strigolactone analogs methyl phenlactonoates on spore germination and root colonization of arbuscular mycorrhizal fungi. *Heliyon*. 4:e00936.
- Kowalchuk, G.A. & Stephen, JR. (2001) Ammonia-oxidizing bacteria: a model for molecular microbial ecology. *Ann. Rev. Microbiol.*, 55, 485–529.
- Kowalska I, Konieczny A, Gaštoł M, Sady W & Hanus-Fajerska E (2015) Effect of mycorrhiza and phosphorus content in nutrient solution on the yield and nutritional status of tomato plants grown on rockwool or coconut coir. *Agricultural and Food Science*. 24: 39–51.
- Koyama, A., Pietrangelo, O., Sanderson, L. & Antunes, P. M. (2017) An empirical investigation of the possibility of adaptability of arbuscular mycorrhizal fungi to new hosts. *Mycorrhiza* 27, 553–563. doi: 10.1007/s00572-017-0776-x
- Kozioł L & Bever JD (2017) The missing link in grassland restoration: arbuscular mycorrhizal fungi inoculation increases plant diversity and accelerates succession. *J Appl Ecol* 54(5):1301–1309.
- Kozioł L, Schultz PA, House GL, Bauer JT, Middleton EL & Bever JD (2018) The plant microbiome and native plant restoration: the example of native mycorrhizal fungi. *BioScience* 68: 996–1006
- Krab EJ, Oorsprong H, Berg MP & Cornelissen JH (2010) Turning northern peatlands upside down: disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Funct Ecol* 24(6):1362–1369.
- Krauss, S., Schnitzler, W. H., Grassmann, J. & Woitke, M. (2006) The influence of different electrical conductivity values in a simplified recirculating soilless system on inner and outer fruit quality characteristics of tomato. *J. Agric. Food Chem.* 54, 441–448.
- Kreziou A, De Boer H & Gravendeel B (2016) Harvesting of salep orchids in north-western Greece continues to threaten natural populations. *Oryx* 50: 393–396.
- Krings, M., Taylor, T.N., Taylor, E.L., Dotzler, N. & Walker, C. (2011) Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids. *New Phytologist* 191, 311–314.
- Krishnaiah, D. Sarbatly & R. Nithyanandam, R (2011) A review of the antioxidant potential of medicinal plant species. *Food Bioprod. Process.* 89, 217–233.
- Krishnakumar S, Balakrishnan N, Muthukrishnan R & Kumar SR (2013) Myth and mystery of soil mycorrhiza: a review. *African Journal of Agricultural Research*, 8(38), 4706–4717.
- Krishnamoorthy R, Kim K, Subramanian P, Senthilkumar M, Amanda R & Sa T (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria isolated from salt-affected soil enhances the tolerance of maize to salinity in coastal reclamation soil. *Agric Ecosyst Environ*, 231, 233–239.
- Krishnamoorthy, R., Kim, K., Kim, C. & Sa, T. (2014) Changes of arbuscular mycorrhizal traits and community structure with respect to soil salinity in a coastal reclamation land. *Soil Biol. Biochem.* 72, 1–10. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.01.017
- Krishnaraj, P. & Goldstein, A. (2001) Cloning of a *Serratia marcescens* DNA fragment that induces quinoprotein glucose dehydrogenase-mediated gluconic acid production in *Escherichia coli* in the presence of stationary phase *Serratia marcescens*. *FEMS Microbiol. Lett.* 205, 215–220.
- Kroodsma DA & Field CB (2006) Carbon sequestration in California agriculture, 1980–2000. *Ecol Appl.* 16 (5):1975–1985.
- Krpata D, Mühlmann O, Kuhnert R, Ladurner H, Friederike Göbl, Peintner U (2007) High diversity of ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos uva-ursi* in subalpine and alpine zones: potential inoculum for afforestation. *For Ecol Manag* 250:167–175.
- Kruckelmann HW (1975) Effects of fertilizers, soils, soil tillage, and plant species on the frequency of *Endogone* chlamydospores and mycorrhiza infection in arable soils. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas, Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds, 22–25 July 1974*, Academic Press, London. 511.
- Ku C-M & Lin J-Y (2013) Anti-inflammatory effects of 27 selected terpenoid compounds tested through modulating Th1/Th2 cytokine secretion profiles using murine primary splenocytes. *Food Chemistry*, 141, 1104–1113.
- Kubikova, E., Moore, J L., Ownlew, B. H., Mullen, M. D., Augé, R. M. (2001) Mycorrhizal impact on osmotic adjustment in *Ocimum basilicum* during a lethal drying episode. *J. Plant Physiol.* 158, 1227–1230. doi: 10.1078/0176-1617-00441
- Kubota M, McGonigle TP & Hyakumachi M (2005) Co-occurrence of *Arum*- and *Paris*-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* 15: 73–77.
- Kuga Y, Saito K, Nayuki K, Peterson RL, Saito M (2008) Ultrastructure of rapidly frozen and freeze-substituted germ tubes of an arbuscular mycorrhizal fungus and location of polyphosphate. *New Phytol* 178:189–200
- Kuhn G, Hijri M & Sanders IR (2001) Evidence for the evolution of multiple genomes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 414:745–748.
- Kuhn H, Küster H, Requena N. 2010. Membrane steroid-binding protein 1 induced by a diffusible fungal signal is critical for mycorrhization in *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 185:716–733.

- Kuila D & Ghosh S (2022) Aspects, problems and utilization of arbuscular mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. *Current Research in Microbial Sciences*, 3: 100107, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2022.100107>
- Kumar HSY, Swamy GSK, Kanamadi VC, Prasadkumar & Sowmaya BN (2008) Effect of organics and chemicals on germination, growth and graft-take in mango. *Asian J Hort* 3:336–339.
- Kumar S, Baudhdh K, Barman SC & Singh RP (2014) Amendments of microbial bio fertilizers and organic substances reduces requirement of urea and DAP with enhanced nutrient availability and productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ecol. Eng.* 71, 432–437.
- Kumari M, Prasad H & Kumari S (2017) Association of am (arbuscular mycorrhizal) fungi in fruit crops production: A review. *The Pharma Innovation*, 6(6, Part C): 204-208.
- Kurle J E & Pflieger F L (1996) Management influences on arbuscular mycorrhizal fungal species composition in a corn-soybean rotation. *Agron J* 88: 155-161.
- Kyei-Boahen, S. Slinkard, A.E. Walley, F.L. Rhizobial survival and nodulation of chickpea as influenced by fungicide seed treatment. *Can. J. Microbiol.* 2001, 47, 585–589.
- La Santa biblia (2016) Novísima edición. Editorial San Pablo, 1696pp. ISBN: 9788428512336.
- Lace B, Genre A, Woo S, Faccio A, Lorito M, Bonfante P (2015) Gate crashing arbuscular mycorrhizas: In vivo imaging shows the extensive colonization of both symbionts by *Trichoderma atroviride*. *Environ. Microbiol. Rep.* 7(1): 64-77.
- Ladd B, Facelli JM. 2008. Priority effects produced by plant litter result in non-additive competitive effects. *Oecologia* 157: 687–696. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1110-2>
- Laiho O (1965) Further studies on the ectendotrophic mycorrhiza. *Acta For. Fenn.* 79: 1–35. doi:10.14214/aff.7161.
- Laiho O (1967) Field experiments with ectendotrophic scotch pine seedlings. In: *IUFRO 14th Congr.*, Vol 5, Sect. 24, 149-157.
- Lakshminpathy R, Balakrishna AN, Bagyaraj DJ & Kumar DP (2002) Symbiotic response of cashew root stocks to different VA mycorrhizal fungi. *Cashew* 14(3):20- 24.
- Lakshminpathy R, Sumana DA, Balakrishna AN, Bagyaraj DJ & Kumar DP (2004) Evaluation, grafting success and field establishment of cashew rootstock as influenced by VAM fungi. *Indian J Exp Biol* 42:1132–1135.
- Lalaymia, I & Declerck, S. (2020) The Mycorrhizal Donor Plant (MDP) in vitro culture system for the efficient colonization of whole plants. *Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Methods and Protocols*, 19-31.
- Lalaymia, I., Declerck, S & Cranenbrouck, S. (2013) Cryopreservation of in vitro-produced *Rhizophagus* species has minor effects on their morphology, physiology, and genetic stability. *Mycorrhiza*, 23(8), 675-682. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0506-y>
- Lambais MR (2006) Unraveling the signaling and signal transduction mechanisms controlling arbuscular mycorrhiza development. *Sci Agric* 63:405–413
- Lambais MR, Ramos AC (2010) Sinalização e transdução de sinais em micorrizas arbusculares. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJB, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de ocorrência no Brasil*. UFLA, Lavras, pp 119–132
- Lambers H & Teste FP (2013) Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same game. *Plant Cell Environ*, 36(11), 1911-1915.
- Lambers H, Shane MW, Cramer MD, Pearse SJ & Veneklaas EJ (2006) Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany* 98: 693–713.
- Lambert DH & Weidensaul TC (1991) Element uptake by mycorrhizal soybean from sewage-sludge-treated soil. *Soil Sci Soc Am J* 55:393–398.
- Lambert DH, Baker DE & Cole H (1979) The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper, and other elements. *Soil Sci Soc Am J* 43:976–980.
- Lambert DH, Cloe H, Baker DE (1980) Variation in the response of alfa alfa clones and cultivars of mycorrhiza and phosphorus. *Crop Sci* 20:615–618.
- Landgraf R, Schaarschmidt S, Hause B. 2012. Repeated leaf wounding alters the colonization of *Medicago truncatula* roots by beneficial and pathogenic microorganisms. *Plant Cell Environ*. 35:1344–1357.
- Landis FC, Gargas A, Givnish TJ. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493–504.
- Lanfranco L, Fiorilli V & Gutjahr C (2018) Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol* 220:1031-1046.
- Lanfranco L, Novero M, Bonfante P (2005) The mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses a CuZn superoxide dismutase that is up-regulated during symbiosis with legume hosts. *Plant Physiol* 137:1319–1330
- Lang GA (2000) Precocious, dwarfing and productive—how will new cherry rootstocks impact the sweet cherry industry? *HortTechnol* 10:719–725.
- Langenheim J. (1994) Higher plant terpenoids: a phyto-centric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 1223–1280.
- Langeroodi AR, Mancinelli R & Radicetti E (2021) Contribution of biochar and arbuscular mycorrhizal fungi to sustainable cultivation of sunflower under semi-arid environment. *Field Crops Research*, 273, 108292.
- Lara-Capistrán L, Hernández-Montiel LG, Reyes-Pérez JJ, Zulueta-Rodríguez R, Jazayeri SM & Villamar-Torres RO (2021) Diversity and ecology of arbuscular mycorrhization fungi. In: *Innovations in Biotechnology for a sustainable future*. Springer, Cham., 185-201.
- Larose G, Chênevert R, Moutoglis P, Gagné S, Piché Y & Vierheilig H (2002) Flavonoid levels in roots of *Medicago sativa* are modulated by the developmental stage of the symbiosis and the root colonizing arbuscular mycorrhizal fungus. *J Plant Physiol* 159(12):1329–1339.
- Larsen J & Yohalem D (2004) Interactions between mycorrhiza and powdery mildew of cucumber. *Mycol Prog* 3:123–128.
- Larsen J, Cornejo P, Barea JM (2009) Interactions between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and the plant growth promoting rhizobacteria *Paenibacillus polymyxa* and *P-macerans* in the mycorrhizosphere of *Cucumis sativus*. *Soil Biol. Biochem.* 41, 286-292.
- Larsen J, Ravnskov S, Jakobsen I (2003) Combined effect of an arbuscular mycorrhizal fungus and a biocontrol bacterium against *Pythium ultimum* in soil. *Folia Geobot* 38:145–154.
- Lasudee K, Tokuyama S, Lumyong S & Pathom-Aree W (2018) Actinobacteria associated with arbuscular mycorrhizal *Funneliformis mosseae* spores, taxonomic characterization and their beneficial traits to plants: evidence obtained from mung bean (*Vigna radiata*) and thai jasmine rice (*Oryza sativa*). *Front Microbiol* 9:1–18.
- Latef AA & Chaoxing H (2011) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 127(3), 228-233.
- Latef AAHA & Chaoxing H (2011) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 127(3), 228-233.
- Latef AAHA & He C (2011) Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta. Physiol. Plant.* 33: 1217-1225.
- Lawes JB & Gilbert JH (1851) On the agricultural chemistry especially in relation to the mineral theory of Baron Liebig. *Journal of the Royal Agricultural Society of England*, 12(1), 1-41.
- Lawes JB & Gilbert JH (1859) *Report of experiments with different manures on permanent meadow land*. W. Clowes and Sons, London. 111pp.
- Lawes JB & Gilbert JH (1861) On some points in connection with the exhaustion of soils. *Report British Association*. 84-85.
- Lawes JB & Gilbert JH (1863) The effect of different manures on the mixed herbage of grass-land. *Journal of the Royal Agricultural Society of England*, 24, 1–36.
- Lawes JB & Gilbert JH (1864) *Report of experiments on the growth of wheat for twenty years in succession on the same land*. Clowes. 109pp.
- Lawes JB & Gilbert JH (1873) *Report of experiments on the growth of barley for twenty years in succession on the same land*. W. Clowes and Sons, London. 201pp.

- Lawes JB & Gilbert JH (1880) X. Agricultural, botanical, and chemical results of experiments on the mixed herbage of permanent meadow, conducted for more than twenty years in succession on the same land.—Part I. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, (171), 289-416.
- Lawes JB & Gilbert JH (1882) Determination of nitrogen in the soils of some of the experimental fields at Rothamsted. In: *American Association for the Advancement of Science*.
- Lawes JB & Gilbert JH (1884) XLIII.—On the composition of the ash of wheat-grain, and wheat-straw, grown at Rothamsted, in different seasons, and by different manures. *Journal of the Chemical Society, Transactions*, 45, 305-407.
- Lawes JB & Gilbert JH (1885) On the growth of wheat for the second period of 20 years in succession on the same land. *Journal of the Royal Agricultural Society of England*, 20—S.S., Part 2.
- Lawes JB & Gilbert JH (1889) On the present position of the question of the sources of the nitrogen of vegetation, with some new results, and preliminary notice of new lines of investigation, *Trans. Roy. Soc. (London)* 180B: 1–107.
- Lawler L (1984) Ethnobotany of the Orchidaceae. In: Arditti J, ed. *Orchid biology, reviews & perspectives III*. Ithaca: Cornell University, 27–149.
- Ławrynowicz M (2001) Threats to hypogeous fungi. In: Moore D, Nauta MM, Evans SE, et al. *Fungal conservation. Issues and solutions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 95-104. ISBN 978-0-521-04818-7.
- Laycock DH (1945) Preliminary investigations into the function of endotrophic mycorrhiza of *Theobroma cacao* L. *Trop. Agric.* 22:77-80.
- Le Noë J, Roux N, Billen G, Gingrich S, Erb K -H, Krausmann F, Thieu V, Silvestre M and Garnier J (2020) The phosphorus legacy offers opportunities for agro-ecological transition (France 1850–2075) *Environmental Research Letters*, 15, 064022. Doi:10.1088/1748-9326/ab82cc
- Leake JR & Read DJ (2017) Mycorrhizal symbioses and pedogenesis throughout Earth's history. In: *Mycorrhizal mediation of soil*. Elsevier (pp. 9-33). DOI 10.1016/B978-0-12-804312-7.00002-4
- Leake JR, Johnson D, Donnelly DP, Muckle GE, Boddy L & Read DJ (2004a) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can J Bot* 82:1016–1045. DOI 10.1139/ B04-060
- Leake JR. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytol*; 127:171-216.
- Leake, JR., Donnelly, D.P. & Boddy, L. (2002) Interactions between ecto-mycorrhizal fungi and saprotrophic fungi. In: *Mycorrhizal Ecology* (eds Van der Heijden, M.G.A. & Sanders, I.R.). Ecological Studies Springer Verlag, Heidelberg, Germany, pp. 157.
- Lecomte J, St-Arnaud M & Hijri M (2011) Isolation and identification of soil bacteria growing at the expense of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiol Lett* 317:43–51.
- Lee CS, Lee YJ, Jeun YC (2005) Observations of infection structures on the leaves of cucumber plants pre-treated with arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* after challenge inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *Plant Pathol J* 21:237–243.
- Lee E.H., Faulhaber D., Hanson K.M., Ding W., Peters S., Kodali S., Granstein R.D. (2004) Dietary lutein reduces ultraviolet radiation-induced inflammation and immunosuppression. *The Journal of Investigative Dermatology*, 122, 510–517.
- Lee E-H, Eo J-K, Ka K-H & Eom A-H (2013) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and their roles in ecosystems. *Mycobiology*, 41(3), 121-125.
- Lee J (2011) The distribution of cytoplasm and nuclei within the extra-radical mycelia in *Glomus intraradices*, a species of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycobiology* 39, 79–84.
- Lee JM (1994) Cultivation of grafted vegetables. I. Current status, grafting methods and benefits. *Hortscience* 29:235–239.
- Lee PJ & Koske RE (1994) *Gigaspora gigantea*— parasitism of spores by fungi and actinomycetes. *Mycol Res* 98: 458–466.
- Lee, S. K., Lur, H. S., Lo, K. J., Cheng, K. C., Chuang, C. C., Tang, S. J., et al. (2016) Evaluation of the effects of different liquid inoculant formulations on the survival and plant-growth-promoting efficiency of *Rhodospseudomonas palustris* strain PS3. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 100, 7977–7987
- Lees E (1841) On the parasitic growth of *Monotropa hypopitys*. *The Phytologist* 1:97-101.
- Lehman A & Rillig MC (2015) Arbuscular mycorrhizal contributions to uptake of metal cations by cucumber plants at two levels of phosphorus supply. *Plant Soil* 278, 361–370.
- Lehman RM, Taheri WI, Osborne SL, Buyer JS & Douds Jr DD (2012) Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Appl. Soil Ecol.* 61: 300-304.
- Lehmann A & Rillig MC (2015) Understanding mechanisms of soil biota involvement in soil aggregation: a way forward with saprobic fungi? *Soil Biology and Biochemistry* 88, 298–302.
- Lehmann A, Veresoglou SD, Leifheit EF & Rillig MC (2014) Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants— a meta-analysis. *Soil Biol Biochem* 69:123–131. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.11.001>
- Lehmann, A., Barto, E.K., Powell, JR. & Rillig, M.C. (2012) Mycorrhizal responsiveness trends in annual crop plants and their wild relatives—a meta-analysis on studies from 1981 to 2010. *Plant and Soil*, 355, 231–250.
- Lehmann, A., Leifheit, E. F & Rillig, M. C. (2017) Mycorrhizas and soil aggregation. In: *Mycorrhizal mediation of soil* (pp. 241-262). Elsevier.
- Lehmann, A., Rillig, M. C. (2015) Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops—a meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 81, 147–158. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.11.013
- Leifheit, E.F., Verbruggen, E. & Rillig, M.C. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry* 81, 323–328
- 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.
- Leigh J, Fitter AH & Hodge A (2011) Growth and symbiotic effectiveness of an arbuscular mycorrhizal fungus in organic matter in competition with soil bacteria. *FEMS Microbiol Ecol* 76:428–438.
- Leigh J, Hodge A & Fitter AH (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytol* 181:199–207.
- Leigh RA & Wyn Jones RG (1984) A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytol* 97:1–13.
- Leitgeb, H. (1874) Untersuchungen über die Lebermoose. O. Deistung's Buchhandlung (Hermann Daets), Jena. 84 p. + 5 plates.
- Leitgeb, H. (1879) Untersuchungen über die Lebermoose (Vol. 4). Leuschner & Lubensky, Graz. 158 pp. + XI Taf.
- Leitgeb, H. 1864a. On globular cell-thickenings in the envelope of the roots of some orchids. *The Annals and Magazine of Natural History* 14: 80.
- Leitgeb, H. 1864b. On the aerial roots of the Orchidaceae. *The Annals and Magazine of Natural History* 14: 159-160.
- Leitgeb, H. 1864c. tiber kugelformige Zelleverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. *Sitzungsberichte der Wien Akademie der Wissenschaften* 49: 275-276, one plate.
- Leitgeb, H. 1865. Die Luftwurzeln der Orchideen. *Denkschriften der Mathematische und Naturwissenschaftenliche Classe der Kaiserliche Akademie der Wissenschaften Wien* 24: 179-222, plates I-III.
- Lekberg Y & Koide RT (2005) Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist* 168: 189–204.
- Lekberg Y, Gibbons SM, Rosendahl S & Ramsey PW (2013) Severe plant invasions can increase mycorrhizal fungal abundance and diversity. *ISME J.* 7: 1424-1433.
- Lekberg Y, Meadow J, Rohr JR, Redecker D & Zabinski CA (2011) Importance of dispersal and thermal environment for mycorrhizal communities: lessons from Yellowstone National Park. *Ecology* 92(6):1292–1302
- Lendzemo VW Kuyper TW Kropff MJ Van Ast A (2004) Field inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Striga hermonthica* performance on cereal crops and has the potential to contribute to integrated *Striga* management. *Field Crop Res*, 91: 51–61.
- Lenoir I, Fontaine J & Sahrroui AL (2016) Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review. *Phytochem* 123, 4-15.

- Lenoir I, Fontaine J, Tisserant B, Laruelle F & Sahraoui ALH (2017) Beneficial contribution of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, in the protection of *Medicago truncatula* roots against benzo[a]pyrene toxicity. *Mycorrhiza*, 27(5), 465–412. doi:10.1007/s00572-017-0764-1
- Lenoir I, Sahraoui ALH & Fontaine J (2016a) Arbuscular mycorrhizal fungal-assisted phytoremediation of soil contaminated with persistent organic pollutants: A review. *European Journal of Soil Science*, 67(5), 624–640. doi:10.1111/ejss.12375
- Lenoir I, Sahraoui ALH, Laruelle F, Dalpe Y & Fontaine J (2016b) Arbuscular mycorrhizal wheat inoculation promotes alkane and polycyclic aromatic hydrocarbon biodegradation: Microcosm experiment on aged-contaminated soil. *Environmental Pollution*, 213, 549–560.
- León AR (2001) Comparación de métodos de análisis mecánico de suelos. *Terra* 19:219 - 225.
- Leon, C & Lin, Y. (2017) *Chinese medicinal plants, herbal drugs and substitutes: an identification guide*. Kew Publishing.
- Leonardos OH, Fyfe WS & Kronberg BI (1987) The use of ground rocks in laterite systems: an improvement to the use of conventional soluble fertilizers? *Chem Geol.* 60:361–370.
- Leonardos OH, Theodoro SH & Assad ML (2000) Remineralization for sustainable agriculture: a tropical perspective from a Brazilian viewpoint. *Nutr Cycling Agroecosyst.* 56:3–9.
- Leopold DR (2016) Ericoid fungal diversity: challenges and opportunities for mycorrhizal research. *Fungal Ecology*, 24, 114–123.
- Lesk C, Rowhani P & Ramankutty N (2016) Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature* 529, 84–87.
- Levisohn, I. 1954. Aberrant root infections of pine and spruce seedlings. *New Phytologist* 53:284–290.
- Levy A, Chang BJ, Abbott LK, Kuo J, Harnett G & Inglis TJJ (2003) Invasion of spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora decipiens* by *Burkholderia* spp. *Appl Environ Microbiol* 69:6250–6256.
- Leyval C & Berthelin J (1993) Rhizodeposition and net release of soluble organic-compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils* 15 (4), 259–267.
- Li BZ, Gunina A, Zhran M, Davey LJ, Paul WH, Hu YJ, Tida GE & Wu JS (2021) Fate of low-molecular-weight organic phosphorus compounds in the P-rich and P-poor paddy soils. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(9), 2526–2534.
- Li C, Hoffland E, Kuyper TW, Yu Y, Zhang C, Li H, Zhang F & van der Werf W (2020) Syndromes of production in intercropping impact yield gains. *Nature Plants*, 6(6), 653–660.
- Li C, Swofford CA & Sinskey AJ (2020) Modular engineering for microbial production of carotenoids. *Metab. Eng. Commun.* 10, e00118.
- Li D-W & Kendrick B (1995) A year-round study on functional relationships of airborne fungi with meteorological factors. *International Journal of Biometeorology* 39: 74– 80.
- Li FC, Li S, Yang YZ & Cheng LJ (2006) Advances in the study of weathering products of primary silicate minerals, exemplified by mica and feldspar. *Acta Petrol. Mineral.* 25, 440–448.
- Li H, Chen XW & Wong MH (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi reduced the ratios of inorganic/organic arsenic in rice grains. *Chemosphere* 145, 224–230. doi: 10.1016/j.chemosphere.2015.10.067
- Li H, Liu J, Li G, Shen J, Bergström L & Zhang F (2015a) Past, present, and future use of phosphorus in Chinese agriculture and its influence on phosphorus losses. *Ambio*, 44(2), 274–285.
- Li H, Luo N, Zhang LJ, Zhao HM, Li YW, Cai QY, Wong MH & Mo CH (2016a) Do arbuscular mycorrhizal fungi affect cadmium uptake kinetics, subcellular distribution and chemical forms in rice? *Sci. Total Environ.* 571, 1183–1190. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.07.124
- Li H, Wang C, Li X, Christie P, Dou Z, Zhang J & Xiang D (2013) Impact of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on N-15 uptake by maize from wheat straw. *Biology and Fertility of Soils* 49, 263–271.
- Li HY, Yanagi A, Miyawaki Y, Okada T, Matsubara Y (2010) Disease tolerance and changes in antioxidative abilities in mycorrhizal strawberry plants. *J Jpn Soc Hortic Sci* 79:174–178.
- Li HY, Yang GD, Shu HR, Yang YT, Ye BX, Nishida I, Zheng CC (2006) Colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the rootknot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3. *Plant Cell Physiol* 47:154–163.
- Li J, Meng B, Chai H, Yang X, Song W, Li S, Lu A, Zhang T, Sun W (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate drought stress in C₃ (*Leymus chinensis*) and C₄ (*Hemarthria altissima*) grasses via altering antioxidant enzyme activities and photosynthesis. *Front. Plant Sci.* 10, 499. doi: 10.3389/fpls.2019.00499
- Li JF, He XH, Li H, Zheng WJ, Liu JF & Wang MY (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi increase growth and phenolics synthesis in *Poncirus trifoliata* under iron deficiency. *Sci Hortic* 183:87–92.
- Li M, Guo R, Jiao Y, Jin X, Zhang H & Shi L (2017) Comparison of salt tolerance in Soja based on metabolomics of seedling roots. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1101.
- Li SL, Zhao SJ & Zhao LZ (1997) The effect of VA mycorrhizae to acceleration growth and controlling diseases of eggplant and cucumber. *Acta Phytopylacica Sinica*, 24(2):117–120.
- Li T., Hu Y.-J., Hao Z., Li H., Wang Y., Chen B. & Chen B. (2013) First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist* 197, 617–630.
- Li XL, Geoege E & Marschner H (1991) Phosphorus depletion and pH decrease at the root–soil and hyphae–soil inter-faces of VAM white clover fertilized with ammonium. *New Phytol* 119:397–404.
- Li Y, Beisson F, Ohlrogge J & Pollard M (2007) Monoacylglycerols are components of root waxes and can be produced in the aerial cuticle by ectopic expression of a suberin-associated acyltransferase. *Plant Physiol*, 144:1267–1277.
- Li Y, Liu Z, Hou H et al (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi-enhanced resistance against *Phytophthora sojae* infection on soybean leaves is mediated by a network involving hydrogen peroxide, jasmonic acid, and the metabolism of carbon and nitrogen. *Acta Physiol Plant* 35: 3465–3475.
- Li, B., Ravnskov, S., Xie, G. & Larsen, J (2007) Biocontrol of *Pythium* damping-off in cucumber by arbuscular mycorrhiza-associated bacteria from the genus *Paenibacillus*. *Biocontrol* 52, 863–875. doi: 10.1007/s10526-007-9076-2
- Li, H., Smith, S.E., Holloway, R.E., Zhu, Y. & Smith, F.A. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 172, 536–543.
- Li, H.Y., Zhu, Y.G., Marschner, P., Smith, F.A. & Smith, S.E. (2005) Wheat responses to arbuscular mycorrhizal fungi in a highly calcareous soil differ from those of clover, and change with plant development and P supply. *Plant Soil* 277, 221–232. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-7082-7>.
- Li, J, Meng, B., Chai, H., Yang, X., Song, W., Li, S., et al. (2019b) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate drought stress in C₃ (*Leymus chinensis*) and C₄ (*Hemarthria altissima*) grasses via altering antioxidant enzyme activities and photosynthesis. *Front. Plant Sci.* 10:499.
- Li, X., Zhang, J, Gai, J, Cai, X., Christie, P. & Li, X. (2015) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi of sedges to soil aggregation along an altitudinal alpine grassland gradient on the Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology* 17, 2841–2857.
- Li, X.L, George, E & Marschner, H. (1991) Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant Soil*, 136: 41–48.
- Li, X.X., Zeng, R.S. & Liao, H. (2016) Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58, 193–202.
- Li, X.L., Marschner, H. & George, E. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant Soil* 136, 49–57 (1991) <https://doi.org/10.1007/BF02465219>
- Li, Y., Wang, H., Zhang, Y., Martin, C. (2018b) Can the world's favorite fruit, tomato, provide an effective biosynthetic chassis for high-value metabolites? *Plant Cell Rep.* 37, 1443–1450. doi: 10.1007/s00299-018-2283-8
- Li, Z.J, Shukla, V., Wenger, K., Fordyce, A., Pedersen, A.G., Marten, M., 2002. Estimation of hyphal tensile strength in production-scale *Aspergillus oryzae* fungal fermentations. *Biotechnology and Bioengineering* 77 (6), 601–613.

- Lian, B., Fu, P.Q., Mo, D.M., Liu, C.Q., 2002. A comprehensive review of the mechanism of potassium release by silicate bacteria. *Acta Mineral. Sin.* 22, 179-183.
- Liao D, Zhang C, Li H, Lambers H & Zhang F (2020) Changes in soil phosphorus fractions following sole cropped and intercropped maize and faba bean grown on calcareous soil. *Plant & Soil*, 448.
- Liebich, J, Schäffer, A. & Burauel, P. (2003) Structural and functional approach to studying pesticide side-effects on specific soil functions. *Environ. Toxicol. Chem.* 22, 784–790.
- Liebig J & (1843). *Chemistry in its application to agriculture and physiology*. Edited by L. Playfair. Taylor and Walton, London. 131pp.
- Liebig J (1840) *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. F. Vieweg und Sohn, Brannschweig. 351pp.
- Liebig J (1846) *Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. Friedrich Vieweg und Sohn, Brannschweig. 568 pp.
- Liebig J (1855) Principles of agricultural chemistry with special reference to the late researches made in England. [translated by W. Gregory]. Walton & Maberly, London, UK. 136pp.
- Liebig J (1876) *Die chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. F. Vieweg und Sohn, Brannschweig. 698 pp.
- Ligrone R, Carafa A, Lumini E, Bianciotto V, Bonfante P & Duckett JG (2007) Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular, cellular, and taxonomic analysis. *Am. J. Bot.* 94, 1756–1777 (2007).
- Lihnell D (1939) Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. *Symb. Bot. Upsaliensis*. 3:1-141.
- Lilleskov EA & Bruns TD (2005) Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella subililacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97(4):762–769.
- Lim S & Berbee ML (2013) Phylogenetic structure of ectomycorrhizal fungal communities of western hemlock changes with forest age and stand type. *Mycorrhiza*; 23:473-86.
- Lima, C.S., Campos, M.Ad.S., da Silva, F.S.B., 2015. Mycorrhizal Fungi (AMF) increase the content of biomolecules in leaves of *Inga vera* wild. seedlings. *Symbiosis* 65, 117–123. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0325-3>.
- Lin K, Limpens E, Zhang Z, Ivanov S, Saunders DG, Mu D, Pang E, Cao H, Cha H, Lin T, Zhou Q et al. & Huang, S. (2014) Single nucleus genome sequencing reveals high similarity among nuclei of an endomycorrhizal fungus. *PLoS genetics*, 10(1), e1004078.
- Lin X, Feng Y, Zhang H, Chen R, Wang J, Zhang J & Chu H (2012) Long-term balanced fertilization decreases arbuscular mycorrhizal fungal diversity in an arable soil in north China revealed by 454 pyrosequencing. *Environmental Science & Technology* 46(11):5764-5771.
- Lindahl BD, Ihrmark K, Boberg J, Trumbore SE, Högborg P, Stenlid J and Finlay RD. (2007) Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173, 611–620.
- Linder, M.B., Szilvay, G.R., Nakari-Setälä, T., Penttilä, M.E., 2005. Hydrophobins: the protein-amphiphiles of filamentous fungi. *FEMS Microbiology Reviews* 29 (5), 877–896.
- Linderman RG & Call CA (1977) Enhanced rooting of woody plant cuttings by mycorrhizal fungi. *J Am Soc Hortic Sci* 102:629–632.
- Linderman RG & Davis EA (2001) Comparative response of selected grapevine rootstocks and cultivars to inoculation with different mycorrhizal fungi. *American Journal of Enology and Viticulture* 52(1):8-11.
- Linderman RG (1991) Mycorrhizal interactions in the rhizosphere. The rhizosphere and plant growth. Springer, Dordrecht, pp 343–348.
- Linderman RG (1994) Role of VAM fungi in biocontrol. In: Pfleger FL, Linderman RG (eds) *Mycorrhizae and plant health*. APS Press, St. Paul, MN, pp 1–26.
- Linderman RG (2008) The mycorrhizosphere phenomenon. In: *Feldman F, Kapulnik Y, Barr J (eds) Mycorrhiza works*. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, pp 341–355.
- Linderman, R. G. & Davis, E. A. (2004) Varied response of marigold (*Tagetes* spp.) genotypes to inoculation with different arbuscular mycorrhizal fungi. *Sci. Hortic.* 99, 67–78. doi: 10.1016/S0304-4238(03)00081-5
- Lindsay WL (1972) Zinc in soils and plant nutrition. In: *Advances in agronomy*. Academic Press, 147–86.
- Lingua G, D'Agostino G, Massa N et al (2002) Mycorrhiza-induced differential response to a yellows disease in tomato. *Mycorrhiza* 12:191–198.
- Link HF (1809) Observaciones en ordines plantarum naturales. Dissertatio prima, complectens Anadarrum ordines Epiphytas, Mucedines Gastomycos et Fungos. *Der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin: Magazin für die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde*. 3:3-42+2 plates.
- Link HF (1824) *Elementa philosophiae botanicae*. Haude and Spener, Berlin, 486pp.
- Link HF (1837) *Elementa philosophiae botanicae*. (Tom I. Cum tabulis lithograph IV). Sumtibus Haude et Spener, Berlin. 501 pp.
- Link HF (1839-1842) *Icones selectae anatomico-botanicae*. Haude and Spener, Berlin.
- Link HF (1840) *Icones selectae anatomico-botanicae*, Fasc. II. Ausgewählte Anatomisch - botanische Abbildungen Vol. 2. *Verlag von C. G. Liideritz*, Berlin.
- Link HF (1849a) Bemerkungen über den Bau der Orchideen, besonders der Vandeen. *Botanische Zeitung* 7: 745-750.
- Link HF (1849b) Bemerkungen über den Bau der Orchideen, Erste Abhandlung. *Physikalische Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zur Berlin Aus dem Jahre 1849*: 37: 103-117, Tab. I-IV.
- Lioussanne L, Jolicoeur M, St-Arnaud M (2008) Mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices* and development stage of transformed tomato roots significantly modify the chemotactic response of zoospores of the pathogen *Phytophthora nicotianae*. *Soil Biol Biochem* 40:2217–2224.
- Lira-Saldivar RH, Hernandez A, Valdez LA, Cárdenas A, Ibarra L, Hernández M & Ruiz N (2014) *Azospirillum brasilense* and *Glomus intraradices* co-inoculation stimulates growth and yield of cherry tomato under shadehouse conditions. *Phyton (Buenos Aires)*, 83(1), 133-138.
- Lisette, J., Xavier, C. & Germida, J.J. (2003) Selective interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* enhance pea yield and nutrition. *Biol. Fertil. Soils* 37, 261–267.
- Liu A, Chen S, Chang R, Liu D, Chen H, Ahammed GJ, Lin X & He C (2014) Arbuscular mycorrhizae improve low temperature tolerance in cucumber via alterations in H₂O₂ accumulation and ATPase activity. *J. Plant Res.* 127: 775-785.
- Liu A, Hamel C, Hamilton RI, Ma BL & Smith DL (2000) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza* 9:331–336. <https://doi.org/10.1007/s005720050277>
- Liu D, Lian B & Dong H (2012) Isolation of *Paenibacillus* sp. and assessment of its potential for enhancing mineral weathering. *Geomicrobiol. J.* 29, 413-421.
- Liu J, Chen J, Xie K, Tian Y, Yan A, Liu J, Huang Y, Wang S, Zhu Y, Chen A & Xu G (2020) A mycorrhiza-specific H⁺-ATPase is essential for arbuscule development and symbiotic phosphate and nitrogen uptake. *Plant, cell & environment*, 43(4), 1069-1083.
- Liu J, Maldonado-Mendoza I, Lopez-Meyer M, Cheung F, Town CD & Harrison MJ (2007) Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *Plant J* 50:529–544
- Liu J, You L, Amini M, Obersteiner M, Herrero M, Zehnder AJ & Yang H (2010) A high-resolution assessment on global nitrogen flows in cropland. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:8035–8040.
- Liu Q, Qiao N, Xu X, Xin X, Han JY, Tian Y, Ouyang H & Kuzyakov Y (2016) Nitrogen acquisition by plants and microorganisms in a temperate grassland. *Scientific reports*, 6(1), 1-10. doi: 10.1038/srep22642.
- Liu R.H. (2003) Health benefits of fruit and vegetables are from additive and synergistic combinations of phytochemicals. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 78, 517S–520S.
- Liu RJ (1995) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on *Verticillium* wilt of cotton. *Mycorrhiza* 5:293–297.
- Liu W, Zhang Y, Jiang S, Deng Y, Christie P, Murray PJ, Li X, Zhang J. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi in soil and roots respond differently to phosphorus inputs in an intensively managed calcareous agricultural soil. *Scientific Reports* 6(1):24902.
- Liu X, Song Q, Tang Y, Li W, Xu J, Wu J, Wang F & Brookes PC (2013) Human health risk assessment of heavy metals in soil–vegetable system: a multi-medium analysis. *Sci. Total. Environ.* 463–464, 530–540. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.06.064

- Liu Y, He L, An L, Helgason T, Feng H. 2009. Arbuscular mycorrhizal dynamics in a chronosequence of *Caragana korshinskii* plantations. *FEMS Microbiology Ecology* 67: 81–92.
- Liu Y, Wu L, Baddeley JA & Watson CA (2011) Models of biological nitrogen fixation of legumes. *Agron. Sustain. Dev.*, 31: 155-172.
- Liu YJ, Shi GX, Mao L, Cheng G, Jiang SJ, Ma XJ, An LZ, Du GZ, Johnson NC, Feng H. 2012. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *New Phytologist* 194(2):523-535.
- Liu, A., Hamel, C., Elmi, A., Costa, C., Ma, B. & Smith, D. L. 2002. Concentrations of K, Ca and Mg in maize colonized by arbuscular mycorrhizal fungi under field conditions. *Can. J. Soil Sci.* 82: 271–278. doi.org/10.4141/S01-022
- Liu, A., Hamel, C., Elmi, A.A., Zhang, T., Smith, D.L. 2003. Reduction of the available phosphorus pool in field soils growing maize genotypes with extensive mycorrhizal development. *Can. J. Plant Sci.* 83, 737–744.
- Liu, A., Hamel, C., Hamilton, R. I. & Smith, D. L. (2000b) Mycorrhizae formation and nutrient uptake of new corn (*Zea mays* L.) hybrids with extreme canopy and leaf architecture as influenced by soil N and P levels. *Plant Soil* 221, 157–166. doi: 10.1023/A:1004777821422
- Liu, A., Hamel, C., Hamilton, R.I., Ma, B.L. & Smith, D.L. (2000a) Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza* 9, 331–336.
- Liu, A., Plenchette, C., Hamel, C. (2007) Soil nutrient and water providers: how arbuscular mycorrhizal mycelia support plant performance in a resourcelimited world. In: *Hamel C, Plenchette C (Eds.). Mycorrhizae in Crop Production*. Haworth Food & Agricultural Products Press, 37–66.
- Liu, N., Shao, C., Sun, H., Liu, Z., Guan, Y., Wu, L., et al. (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi biofertilizer improves American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) growth under the continuous cropping regime. *Geoderma* 363, 114155. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.114155
- Liu, S., Luo, Y., Cao, Z., Wu, L., Ding, K & Christie, P. (2004) Degradation of benzo[a]pyrene in soil with arbuscular mycorrhizal alfalfa. *Environmental Geochemistry and Health*, 26(2), 285–293. doi:10.1023/B:EGAH.0000039592.80489.e5
- Liu, X., Feng, Z., Zhao, Z., Zhu, H. & Yao, Q. (2020) Acidic soil inhibits the functionality of arbuscular mycorrhizal fungi by reducing arbuscule formation in tomato roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 66, 275–284. doi: 10.1080/00380768.2020.1721320
- Liu, X., Song, Q., Tang, Y., Li, W., Xu, J, Wu, J, et al. (2013) Human health risk assessment of heavy metals in soil–vegetable system: a multi-medium analysis. *Sci. Total. Environ.* 463–464, 530–540. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.06.064
- Liu, Z., Alseekh, S., Brotman, Y., Zheng, Y., Fei, Z., Tieman, D. M., et al. (2016) Identification of a *Solanum pennellii* chromosome 4 fruit flavor and nutritional quality-associated metabolite QTL. *Front. Plant Sci.* 7, 1671. doi: 10.3389/fpls.2016.01671
- Lloyd CG (1922) The Hymenogastraceae. The *Octaviania* group. The genus *Arcangeliiella*. *Mycologia*, 7, 1138-43.
- Lloyd CG (1923) Carlo Vittadini. *Mycological Writings* 7: 1219–1222.
- Lo C-C (2010) Effect of pesticides on soil microbial community. *J. Environ. Sci. Health, Part B*, 45(5): 348–359. DOI: 10.1080/03601231003799804
- Lo Presti, L., Lanver, D., Schweizer, G., Tanaka, S., Liang, L., Tollot, M., Zuccaro, A., Reissmann, S. & Kahmann, R. (2015) Fungal effectors and plant susceptibility. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 513–545.
- LOBELL D.B., BURKE M.B., TEBALDI C., MASTRANDREA M.D., FALCON W.P. & NAYLOR R.L. (2008) Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* 319, 607-610.
- Logi C, Sbrana C & Giovannetti M (1998) Cellular events involved in survival of individual arbuscular mycorrhizal symbionts growing in the absence of the host. *Appl Environ Microb* 64:3473–3479.
- Lohman ML (1927) Occurrence of mycorrhiza in Iowa forest plants. *University of Iowa Studies in Natural History* 11:33–58.
- Lohse S, Schliemann W, Ammer C, Kopka J, Strack D, Fester T. 2005. Organization and metabolism of plastids and mitochondria in arbuscular mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 139:329–340.
- Lohwag HV (1924) Zur Stellung und Systematik der Gastromyceten. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, 70, 38-55.
- Lohwag HV (1939) Mykologische Studien. XVI. Tuberineenstudien. *Ann. mycol., Berl.*, 37, 455-504.
- Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, & Ort DR. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *An Review of Plant Biology* 55: 591–628.
- Long XQ, Cui WD, Yong R & Feldmann F. (2008) Enhanced yield and disease tolerance of field cotton, field pepper and potted marigold following AMF inoculation. In: *Mycorrhiza works: Proceedings of the International Symposium "Mycorrhiza for Plant Vitality" and the Joint Meeting for Working Groups 1-4 of COST Action 870, Hannover, Germany, 3-5 October, 2007*. DPG Selbstverlag, 78-86.
- Long, L., Zhu, H., Yao, Q. & Ai, Y. (2008) Analysis of bacterial communities associated with spores of *Gigaspora margarita* and *Gigaspora rosea*. *Plant Soil* 310, 1–9.
- Longo, S., Nouhra, E., Goto, B.T., Berbara, R.L. & Urcelay, C. (2014) Effects of fire on arbuscular mycorrhizal fungi in the Mountain Chaco Forest. *Forest Ecology and Management*, 315, pp.86-94.
- Longuefosse JL (2006) Le guide de phytothérapie créole. Bien se soigner par les plantes créoles. Editions Orphie, Saint-Denis à La Réunion. 372 pp.
- Lönnqvist MA (2008) Were nomadic Amorites on the move? Migration, invasion and gradual infiltration as mechanisms for cultural transitions. In: *Kuhne H, Czichon H, Kreppner FJ (eds) Offprint from proceedings of the 4th international congress of the archaeology of the ancient Near East (2004), vol 2*. Harrassowitz Verlag, Weisbaden
- Loper JE & Henkels MD (1999) Utilization of heterologous siderophore enhances levels of iron available to *Pseudomonas putida* in the rhizosphere. *Appl. Environ. Microbiol.* 65, 5357–5363.
- Lopez, A., Pinochet, J., Fernandez, C., Calvet, C. & Camprubi, A. (1997) Growth response of OHF-333 pear rootstock to arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus nutrition and *Pratylenchus vulnus* infection. *Fundam. Appl. Nematol.* 20, 87–93.
- Lopez-Lopez A, Rosenblueth M, Martinez J & Martinez-Romero E (2010) Rhizobial symbioses in tropical legumes and non-legumes. In: *Soil Biology and Agriculture in the Tropics*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 163–184.
- López-Moral, A., Agustí-Brisach, C., Lovera, M., Arquero, O & Trapero, A. (2020) Almond anthracnose: current knowledge and future perspectives. *Plants*, 9(8), 945:1-16. doi:10.3390/plants9080945
- López-Ráez JA, Charnikhova T, G´omez-Rold´an V, Matusova R, Kohlen W, et al. (2008) Tomato strigolactones are derived from carotenoids and their biosynthesis is promoted by phosphate starvation. *New Phytol.* 178:863–874.
- López-Ráez JA, Verhage A, Fernández I, García JM, Azcón-Aguilar C, Flors V & Pozo MJ (2010) Hormonal and transcriptional profiles highlight common and differential host responses to arbuscular mycorrhizal fungi and the regulation of the oxylipin pathway. *J of Exp Botany* 61, 2589–2601.
- López-Ráez, J.A. Flors, V. García, J.M. Pozo, M.J. (2010) AM symbiosis alters phenolic acid content in tomato roots. *Plant Signal. Behav.* 5, 1138–1140.
- Lopus SE, Santibáñez MP, Beede RH, Duncan RA, Edstrom J, Niederholzer FJA, Trexler CJ & Brown PH. (2010) Survey examines the adoption of perceived best management practices for almond nutrition. *Calif Agric.* 64 (3):1689–1699.
- Lorito M & Woo SL (2015) *Trichoderma*: a multipurpose tool for IPM. In: *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Lugtenberg, B. (ed.). Springer International Publishing, Cham (ZG), Switzerland, 345-353.
- Lovato P, Guillemin JP & Gianinazzi S (1992) Application of commercial arbuscular endomycorrhizal fungal inoculants to the establishment of micropropagated grapevine rootstock and pineapple plants. *Agronomie* 12, 873–880.
- Lovato PE, Gianinazzi-Pearson V, Trouvelot A & Gianinazzi S (1996) The state of art of mycorrhizas and micropropagation. *Adv Hort Sci* 10, 46-52.
- Lovato PE, Hammatt NH, Gianinazzi-Pearson V & Gianinazzi S (1994) Mycorrhization of micropropagated mature wild cherry (*Prunus avium* L.) and common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Agric Sci Finn* 3, 297-301.
- Lovato, P.E., Schüepp, H., Trouvelot, A. & Gianinazzi, S. (1999) Application of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in orchard and ornamental plants. In: *Mycorrhiza*. Springer, 443–467.
- Lozano Sánchez JD, Armbrrecht I & Montoya Lerma J (2015) Hongos formadores de micorrizas arbusculares y su efecto sobre la estructura de los suelos en fincas con manejos agroecológicos e intensivos. *Acta Agronómica*, 64(4), 289-296.

- Lu CC, Guo N, Yang C, Sun HB & Cai BY (2020) Transcriptome and metabolite profiling reveals the effects of *Funneliformis mosseae* on the roots of continuously cropped soybeans. *BMC plant biology*, 20(1), 1-13.
- Lu X.-G., Zhan L.-B., Feng B.-A., Qu M.-Y., Yu L.-H. & Xie J.-H. (2004) Inhibition of growth and metastasis of human gastric cancer implanted in nude mice by d-limonene. *World Journal of Gastroenterology*, 10, 2140-2144.
- Lubinsky P, Bory S, Hernández JH, Kim SC & Gómez-Pompa A. (2008a) Origins and dispersal of cultivated vanilla (*Vanilla planifolia* Jacks. [Orchidaceae]). *Economic Botany* 62: 127-138.
- Lubinsky P, Cameron KM, Molina MC, Wong M, Lepers-Andrzejewski S, Gómez-Pompa A & Kim SC (2008b) Neotropical roots of a Polynesian spice: the hybrid origin of Tahitian vanilla, *Vanilla tahitensis* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 95: 1040-1047.
- Lücking R, Huhndorf S, Pfister DH, Plata ER & Lumbsch HT (2009) Fungi evolved right on track. *Mycologia* 101, 810-822.
- Lucy M, Reed E & Glick BR (2004) Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie Van Leeuwenhoek* 86 (1), 1-25.
- Ludwig-Müller J (2010) Hormonal responses in host plants triggered by arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function*. Eds. Koltai, H., Kapulnik, Y. (Dordrecht: Springer), 169-190. doi: 10.1007/978-90-481-9489-6_8
- Luginbuehl LH & Oldroyd G (2017) Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Curr. Biol.* 27, 952-963.
- Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, Van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, Oldroyd GED & Eastmond PJ (2017) Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science*, 6:763-775.
- Luoma DL, Trappe JM, Claridge AW, Jacobs KM & Cazares E (2003) Relationships among fungi and small mammals in forested ecosystems. In: *Zable CJ & Anthony RG (eds) Mammal community dynamics: management and conservation in the coniferous forests of western North America*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 343-373.
- Lussenhop J (1992) Mechanisms of microarthropod microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research* 23, 1-33.
- Lutzoni F, Nowak MD, Alfaro ME, Reeb V, Miadlikowska J, Krug M, Arnold AE, Lewis LA, Swofford DL, Hibbett D, Hilu K, James TY, Quandt D & Magallón S (2018) Contemporaneous radiations of fungi and plants linked to symbiosis. *Nature Communications*, 9(1): 5451.
- Luu DT & Maurel C (2005) Aquaporins in a challenging environment: Molecular gears for adjusting plant water status. *Plant Cell Environ.* 28, 85-96.
- Lynch JP (2007) TURNER REVIEW No. 14. Roots of the Second Green Revolution. *Australian Journal of Botany*, 55(5), 493-512. doi:10.1071/bt06118
- Lynch JP. 2007. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55(5):493-512.
- Ma J, Janouskova M, Ye L, Bai LQ, Dong R, Yan Y, Yu X, Zou Z, Li Y & He C (2019) Role of arbuscular mycorrhiza in alleviating the effect of cold on the photosynthesis of cucumber seedlings. *Photosynthetica*, 57(1), 86-95.
- Ma X, Li X & Ludewig U (2021) Arbuscular mycorrhizal colonization outcompetes root hairs in maize under low phosphorus availability. *Annals of Botany*, 127(1), 155-166. DOI: 10.1093/aob/mcaa159
- Ma Y, Rajkumar M, Oliveira RS, Zhang C & Freitas H (2019) Potential of plant beneficial bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of metal-contaminated saline soils. *J Hazard Mater* 379:120813. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2019.120813
- Ma, L, Ma, W. Q, Velthof, G. L, Wang, F. H, Qin, W, Zhang, F. S & Oenema, O. (2010) Modeling Nutrient Flows in the Food Chain of China. *Journal of Environment Quality*, 39(4), 1279. doi:10.2134/jeq2009.0403
- Maaß S, Caruso T & Rillig MC (2015) Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia* 58(2-3):59-63.
- MacDonald GK, Bennett EM & Carpenter SR (2012) Embodied phosphorus and the global connections of United States agriculture. *Environ. Res. Lett.* 7, 044024. doi: 10.1088/1748-9326/7/4/044024
- MacDonald RM & Lewis M (1978) The occurrence of some acid phosphatases and dehydrogenases in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *New Phytologist* 80:135- 141. DOI: 10.1111/nph.1978.80.issue-1
- MacDougal DT (1898b) Symbiosis and saprophytism. *Botanical Gazette* 28: 220-222.
- MacDougal DT (1898c) The mycorrhizae of *Aplectrum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 25: 110-112.
- MacDougal DT (1899a) Symbiotic saprophytism. *Annals of Botany* 13: 1-47.
- Macic M, Gryta A & Frac M (2020) Biofertilizers in agriculture: an overview on concepts, strategies and effects on soil microorganisms. *Adv. Agron.* 162, 31-87. doi: 10.1016/bs.agron.2020.02.001
- Mack, R.N. (2000) Assessing the extent, status, and dynamism of plant invasions, current and emerging approaches. In: *Invasive Species in a Changing World* (eds Mooney, H.A. & Hobbs, R.J.). Island Press, Washington, DC, pp. 141-170.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions, causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, 10, 689-710.
- MacMohan JA & Warner A (1984) Dispersal of mycorrhizal fungi: processes and agents. In: *Williams SE, Allen MF (eds) VA mycorrhizae and reclamation of arid and semiarid lands*. University of Wyoming Publications, Wyoming, pp 24-41.
- Madan R, Pankhurst C, Hawke B & Smith S (2002) Use of fatty acids for identification of AM fungi and estimation of the biomass of AM spores in soil. *Soil Biol Biochem*, 34:125-128.
- Mäder P, Edenhofer S, Boller T, Wiemken A & Niggli U (2000) Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. *Biol Ferti Soils* 31(2):150-156. <https://doi.org/10.1007/s003740050638>
- Mader, P., Edenhofer, S., Boller, T., Wiemken, A. & Niggli, U. (2000) Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. *Biology and Fertility of Soils*, 31, 150-156.
- Madhaiyan M, Poonguzhali S, Hari K *et al* (2006) Influence of pesticides on the growth rate and plant-growth promoting traits of *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Pestic Biochem Physiol* 84:143-154. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2005.06.004>
- Madhuri RJ & Rangaswamy V (2002) Influence of selected insecticides on phosphatase activity in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) soils. *J. Environ. Biol.* 23, 393-397.
- Madhuri RJ & Rangaswamy V (2003) Influence of selected fungicides on microbial population in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) soils. *Pollut. Res.* 22, 205-212.
- Madsen EB, Madsen LH, Radutoiu S, Olbryt M, Rakwalska M, Szczygłowski K, Sato S, Kaneko T, Tabata S, Sandal N & Stougaard JA (2003) A receptor kinase gene of the LysM type is involved in legume perception of rhizobial signals. *Nature* 425:637-640
- Maffei G, Miozzi L, Fiorilli V, Novero M, Lanfranco L & Accotto GP (2014) The arbuscular mycorrhizal symbiosis attenuates symptom severity and reduces virus concentration in tomato infected by *Tomato yellow leaf curl Sardinia virus* (TYLCSV). *Mycorrhiza* 24:179-186.
- Magrou J & Magrou M (1940) Essai de culture du champignon symbiotique de la pomme de terre. *C. R. Acad. Sci.* 211:234-236.
- Magrou J (1946) Sur la culture de quelques champignons de mycorrhizes à arbuscules et à vésicules. *Rev Gén Bot* 53:49-77.
- Maherali H & Klironomos JN (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* 316: 1746-1748.
- Maherali H, Oberle B, Stevens PF, Cornwell WK & McGlinn DJ (2016) Mutualism persistence and abandonment during the evolution of the mycorrhizal symbiosis. *Am. Nat.* 188, E113-E125.
- Maheshkumar, K.S., Krishnaraj, P.U. & Alagawadi, A.R. (1999) Mineral phosphate solubilizing activity of *Acetobacter diazotrophicus*: a bacterium associated with sugarcane. *Curr. Sci.* 76, 874-875.
- Mahía, J; Cabaneiro, A. Carballas, T. & Díaz-Raviña, M. (2008) Microbial biomass and C mineralization in agricultural soils as affected by atrazine addition. *Biol. Fertil. Soils*, 45, 99-105.
- Maier A, Riedlinger J, Fiedler HP & Hamp R (2004) Actinomycetales bacteria from a spruce stand: characterization and effects on growth of root symbiotic and plant parasitic soil fungi in dual culture. *Mycol Prog* 3(2):129-136.
- Maier W, Hammer K, Dammann U, Schulz B & Strack D (1997) Accumulation of sesquiterpenoid cyclohexanone derivatives induced by an arbuscular mycorrhizal fungus in members of the Poaceae. *Planta*, 202, 36-42.
- Maier W, Schmidt J, Nimt M, Wray V & Strack D (2000) Secondary products in mycorrhizal roots of tobacco and tomato. *Phytochem*, 54(5):473-479.

- Maillet F, Poinso V, André O, Puech-Pagès V, Haouy A, Gueunier M, Cromer L, Giraudet D, Formey D, Niebel A, Martinez EA, Driguez H, Bécard G & Dénarié J (2011) Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), 58-63.
- Maire R (1907) Contribution à l'étude de la flore mycologique de l'Afrique du Nord. (1906). *Bull Soc Bot France* 53:180–215.
- Maiti, D., Toppo, N. N. & Variar, M. (2011) Integration of crop rotation and arbuscular mycorrhiza (AM) inoculum application for enhancing AM activity to improve phosphorus nutrition and yield of upland rice (*Oryza sativa* L.). *Mycorrhiza* 21, 659–667. doi: 10.1007/s00572-011-0376-0
- Maitra P, Al-Rashid J, Barman NC, Khan M, Morshed N, Mandal D, Rasul NM, Chowdhury A, El-Sappah AH & Li J (2021) Sand particle size and phosphorus amount affect *Rhizophagus irregularis* spore production using in vitro propagated spore as a starter inoculum in rhizosphere of maize (*Zea mays*) plantlets. *Journal of Fungi*, 7(10), 846:1-14. <https://doi.org/10.3390/jof7100846>
- Majkowska-Gadomska J, Dobrowolski A, Jadwisieńczyk KK & Francke A (2022) The effect of mycorrhizal fungal strains on the concentrations of phosphorus and selected micronutrients in tomato fruit (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Polish J of Environ Studies* 31(2): 1193-1199.
- Makarian, H. Poozesh, V. Asghari, H.R. & Nazari, M. (2016) Interaction Effects of Arbuscular Mycorrhiza Fungi and Soil Applied Herbicides on Plant Growth. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 47, 619–629.
- Małachowska-Jutcz, A & Kalka, J (2010) Influence of mycorrhizal fungi on remediation of soil contaminated by petroleum hydrocarbons. *Fresenius Environmental Bulletin*, 19, 3217–3223.
- Małachowska-Jutcz, A., Rudek, J & Janosz, W. (2011) The effect of ribwort (*Plantago lanceolata*) and its mycorrhizas on the growth of microflora in soil contaminated with used engine oil. *Archives of Environmental Protection*, 37, 99–113.
- Maldonado-Mendoza IE, Dewbre GR & Harrison MJ (2001) A phosphate transporter gene from the extraradical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Mol. Plant-Microbe Interact* 14: 1140–1148.
- Malençon G (1938) Les truffes Europeenes. *Rev. mycol., Paris*, (N.S.), 3, 1-92.
- Malhi Y, Meit P & Brown S (2002) Forests, carbon and global climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360(1797), 1567-1591.
- Malik RJ, Dixon MH & Bever JD (2016) Mycorrhizal composition can predict foliar pathogen colonization in soybean. *Biol Control* 103:46–53.
- Malty JDS, Siqueira JO & Moreira FMS (2006) Effects of glyphosate on soybean symbiotic microorganisms, in culture media and in greenhouse. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 41, 285–291.
- Maltz, M. R. & Treseder, K. K. (2015) Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: a meta-analysis. *Restor. Ecol.* 23, 625–634. doi: 10.1111/rec.12231
- Malusà, E., Pinzari, F. & Canfora, L. (2016) "Efficacy of biofertilizers: challenges to improve crop production," in *Microbial Inoculants in Sustainable Agricultural Productivity*, eds D. P. Singh, H. B. Singh and R. Prabha (New Delhi: Springer), 17–40. doi: 10.1007/978-81-322-2644-4_2
- Mamatha G, Bagyaraj DJ & Jaganath S (2002) Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhiza helper bacterium. *Mycorrhiza* 12:313–316.
- Mamta, R. P., Pathania, V., Gulati, A., Singh, B., Bhanwra, R. K. & Tewari, R. (2010) Stimulatory effect of phosphate-solubilizing bacteria on plant growth, stevioside and rebaudioside-A contents of *Stevia rebaudiana* Bertoni. *Appl. Soil Ecol.* 46, 222–229.
- Manandhar, S., Tuladhar, R., Prajapati, K., Singh, A. & Varma, A. (2017) "Effect of *Azotobacter chroococcum* and *Piriformospora indica* on *Oryza sativa* in presence of vermicompost," in *Mycorrhiza - Nutrient Uptake, Biocontrol, Eco-restoration*, eds A. Varma, R. Prasad and N. Tuteja (Cham: Springer International Publishing), 327–339. doi: 10.1007/978-3-319-68867-1_18
- Manck-Götzenberger, J & Requena, N. (2016) Arbuscular mycorrhiza symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Frontiers in plant science*, 7, 487.
- Mandal S, Evelin H, Giri B, Singh VP & Kapoor R (2013) Arbuscular mycorrhiza enhances the production of stevioside and rebaudioside-A in *Stevia rebaudiana* via nutritional and non-nutritional mechanisms. *Appl Soil Ecol* 72:187–194
- Mandal S, Upadhyay S, Wajid S, Ram M, Jain DC, Singh VP & Kapoor R (2015) Arbuscular mycorrhiza increase artemisinin accumulation in *Artemisia annua* by higher expression of key biosynthesis genes via enhanced jasmonic acid levels. *Mycorrhiza* 25(5):345–357.
- Mandal, S.M. Chakraborty, D & Dey, S. (2010) Phenolic acids act as signaling molecules in plant-microbe symbioses. *Plant Signal Behav.* 5, 359–368.
- Mandaville PM (2011) Bedouin Ethnobotany: plant concepts and uses in a desert pastoral world. University of Arizona Press, Tucson. 352pp.
- Mandyam K & Jumpponen A (2005) Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Stud. Mycol.* 53: 173–189.
- Mandyam KG, Roe J & Jumpponen A (2013) Arabidopsis thaliana model system reveals a continuum of responses to root endophyte colonization. *Fungal Biology*, 117(4), 250-260.
- Mangan SA & Adler GH (2000) Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small mammals in a Panamanian cloud forest. *Journal of Mammalogy* 81: 563–570.
- Mangan SA & Adler GH (2002) Seasonal dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats in a neotropical forest. *Oecologia* 131(4):587–597.
- Manila R & Nelson R (2013) Nutrient uptake and promotion of growth by arbuscular mycorrhizal fungi in tomato and their role in bio-protection against the tomato wilt pathogen. *Journal of Microbiology and Biotechnology Research*. 3(4): 42-46.
- Manila R & Nelson R (2014) Biochemical changes induced in tomato as a result of arbuscular mycorrhizal fungal colonization and tomato wilt pathogen infection. *Asian Journal of Plant Science and Research*, 4(1):62-68.
- Manjunath A & Habte M (1991) Root morphological characteristics of host species having distinct mycorrhizal dependency. *Canadian Journal of Botany* 69: 671 – 676.
- Manjunath A, Mohan R, Raj J & Bagyaraj D J (1981) Vesicular-arbuscular mycorrhizas in cultivars of rice. *Journal of Soil Biology and Ecology*, 1: 1–4.
- Manjunath, A., Hue, N. V & Habte, M. (1989) Response of *Leucaena leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an Oxisol. *Plant and Soil*, 114, 127–133.
- Manoharachary C (2004) Biodiversity, taxonomy, ecology, conservation and biotechnology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Indian Phytopath* 57: 1-6.
- Manoharan L, Rosenstock NP, Williams A, Hedlund K. (2017) Agricultural management practices influence AMF diversity and community composition with cascading effects on plant productivity. *Applied Soil Ecology* 115: 53–59.
- Mansfeld-Giese K, Larsen J & Bødker L (2002) Bacterial populations associated with mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 41, 133–140. doi: 10.1016/s0168-6496(02)00265-9
- MAPA (2019) Un estudio del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación constata que los frutos secos continúan su expansión productiva en España. Sala de prensa > Últimas noticias: 29 de diciembre de 2021. Último acceso 22/2/2022: <https://www.mapa.gob.es/es/prensa/ultimas-noticias/un-estudio-del-ministerio-de-agricultura-pesca-y-alimentacion-c3%B3n-constata-que-los-frutos-secos-contin%C3%BAan-su-expansi%C3%B3n-productiva-en-espa%C3%B1a/tcm:30-584019>
- MAPA (2020) Anuario de estadística 2020. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. 1337pp. (disponible on-line: <https://www.mapa.gob.es/estadistica/pags/anuario/2020/ANUARIO/AE20.pdf>)
- MAPA (2022a) Índices y precios percibidos agrarios (octubre 2021). *Unidad de Estadística, Subdirección General de Análisis, Coordinación y Estadística*. Último acceso 22/02/2022: https://www.mapa.gob.es/es/estadistica/temas/estadisticas-agrarias/indicesypreciospercibidosagrariospublicacion2021octubre_tcm30-593473.pdf
- MAPA (2022b) Precios medios nacionales 2020. Subdirección General de Análisis, Coordinación y Estadística. Último acceso 21/2/22: https://www.mapa.gob.es/es/estadistica/temas/estadisticas-agrarias/precios_medios_nacionales_2020v2_tcm30-561589.xlsx
- MAPA (2022c) Superficies y producciones anuales de cultivo de acuerdo con el Reglamento (CE) 543/2009. 2020. Último acceso 21/2/2022: <https://www.mapa.gob.es/es/estadistica/temas/estadisticas-agrarias/agricultura/superficies-producciones-anuales-cultivos/>
- Mardhiah, U., Caruso, T., Gurnell, A. & Rillig, M.C. (2016) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae reduce soil erosion by surface water flow in a greenhouse experiment. *Applied Soil Ecology*, 99, 137–140.

- Mardukhi B, Rejali F, Daei G, Ardakani MR, Malakouti MJ & Miransari M (2011) Arbuscular mycorrhizas enhance nutrient uptake in different wheat genotypes at high salinity levels under field and greenhouse conditions. *C R Biol* 334:564–571.
- Margulis L, Fester R (eds) (1991) Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Marini D, Guimarães VF, Dartora J, Lana MD & Pinto Jr AS (2015) Growth and yield of corn hybrids in response to association with *Azospirillum brasilense* and nitrogen fertilization. *Rev. Ceres*, 117–123.
- Mariotti L, Scartazza A, Curadi M, Picciarelli P & Toffanin A (2021) *Azospirillum baldaniorum* sp245 induces physiological responses to alleviate the adverse effects of drought stress in purple basil. *Plants*, 10(6), 1141.
- Mark GL, Hooker JE, Hahn A & Wheeler CT (1999) *In vitro* culture of arbuscular mycorrhizal fungus and *Frankia* for inoculation of micropropagated *Casuarina equisetifolia* L. *Canadian Journal of Botany*, 77(9), 1391–1397. doi:10.1139/b99-074
- Marleau J, Dalpé Y, St-Arnaud M & Hijri M. (2011) Spore development and nuclear inheritance in arbuscular mycorrhizal fungi. *BMC Evol. Biol.* 11, 51. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-51>
- Maronek DM, Hendrix JW & Kiernan J (1981) Mycorrhizal fungi and their importance in horticultural crop production. *Hort Rev* 3:172–213.
- Marquez N, Giachero ML, Gallou A, Debat HJ, Cranenbrouck S, Di Rienzo JA, Pozo MJ, Ducasse DA, Declerck S (2018) Transcriptional changes in mycorrhizal and nonmycorrhizal soybean plants upon infection with the fungal pathogen *Macrophomina phaseolina*. *Mol Plant Microbe Interact* 31(8):842–855.
- Marra, L. M., de Oliveira, S. M., Soares, C. R. F. S. & de Moreira, F. M. S. (2011) Solubilisation of inorganic phosphates by inoculant strains from tropical legumes. *Sci. Agric.* 68, 603–609. doi: 10.1590/S0103-90162011000500015
- Marrero, J. 1962. Practicas usadas en los viveros de pinos de Puerto Rico. *Caribbean Forest*. 23:87-99.
- Marro N, Lax P, Cabello M, Doucet ME, Becerra AG (2014) Use of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as biological control agent of the nematode *Nacobbus aberrans* parasitizing tomato. *Braz Arch Biol Technol* 57:668–675.
- Marschener H (1998) Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Res* 56:203–207. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00131-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00131-7)
- Marschner H & Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159:89–102. <https://doi.org/10.1007/BF00000098>
- Marschner H & Römheld V (1994) Strategies of plants for acquisition of iron. *Plant Soil* 165:261–274. Doi 10.1007/BF00008069
- Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. Ed 2. Academic Press, London. 672 pp. ISBN 9780123849069
- Marschner H (2012) Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. *Academic press*. 672 pp. ISBN 978-0-12-384905-2
- Marschner, P. & Rengel, Z. (2012) Nutrient availability in soils. In: *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Marschner, P. ed., Third edition)*. Elsevier, 315–330.
- Martí, R., Roselló, S. & Cebolla-Cornejo, J. (2016) Tomato as a source of carotenoids and polyphenols targeted to cancer prevention. *Cancers (Basel)* 8, E58. doi: 10.3390/cancers8060058
- Martin C., Zhang Y., Tonelli C., Petroni K. (2013) Plants, diet, and health. *Annual Review of Plant Biology*, 64, 19–46.
- Martin CA & Stutz JC (2004) Interactive effects of temperature and arbuscular mycorrhizal fungi on growth, P uptake and root respiration of *Capsicum annuum* L. *Mycorrhiza* 14, 241-244.
- Martin F, Duplessis S, Ditengou F, Lagrange H, Voiblet C & Lapeyrie F (2001) Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes. *New Phytol.* 151, 145–154.
- Martin F, Kohler A, Murat C, Veneault-Fourrey C & Hibbett DS (2016) Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology* 14: 760–773.
- Martín M, Rubio A, Remesal E, Cano C & Bago A (2018) Application of the ultimate Arbuscular Mycorrhizal inoculant MYCOGEL® in Japan: Results and prospects. *J. Integrated Field Sci.* 15 31 40
- Martin, JP., Martin, W.P., Page, JB., Raney, W.A. & de Ment, JD. (1955) Soil aggregation. *Advances in Agronomy*, vol. 7. Academic Press, 1–37.
- Martinez A, Obertello M, Pardo A, Ocampo JA & Godeas A (2004) Interactions between *Trichoderma pseudokoningii* strains and the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Gigaspora rosea*. *Mycorrhiza*, 14: 79–84.
- Martínez-García LB, Richardson SJ, Tylianakis JM, Peltzer DA & Dickie IA (2015) Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist* 205: 1565–1576.
- Martínez-Hidalgo, P., Maymon, M., Pule-Meulenberg, F. & Hirsch, A. M. (2018) Engineering root microbiomes for healthier crops and soils using beneficial, environmentally safe bacteria. *Can. J. Microbiol.* 65, 91–104. doi: 10.1139/cjm-2018-0315
- Martínez-Medina A, Flors V, Heil M, Mauch-Mani B, Pieterse CMJ, Pozo MJ, Ton J, van Dam NM & Conrath U (2016) Recognizing plant defense priming. *Trends in Plant Science* 21, 818–822.
- Martínez-Medina A, Roldán A & Pascual JA (2009) Performance of a *Trichoderma harzianum* bentonite-vermiculite formulation against Fusarium wilt in seedling nursery melon plants. *Hortic Sci* 44, 2025–2027.
- Martínez-Medina A, Roldán A, Albacete A & Pascual JA (2011) The interaction with arbuscular mycorrhizal fungi or *Trichoderma harzianum* alters the shoot hormonal profile in melon plants. *Phytochemistry*, 72(2–3), 223–229.
- Martínez-Romero D, Alburquerque N, Valverde JM, Guillén F, Castillo S, Valero D & Serrano M (2006) Postharvest sweet cherry quality and safety maintenance by *Aloe vera* treatment: A new edible coating. *Postharvest Biology and Technology*, 39, 93–100.
- Martínez-Toledo MV, Salmerón V, Rodelas B, Pozo C & González-López J (1998) Effects of the fungicide Captan on some functional groups of soil microflora. *Appl. Soil Ecol.* 7, 245–255.
- Martin-Guay MO, Paquette A, Dupras J & Rivest D (2018) The new green revolution: sustainable intensification of agriculture by intercropping. *Science of the Total Environment*, 615: 767-772.
- Martino E, Morin E, Grelet GA, Kuo A, Kohler A, Daghino S, Barry KW, Cichocki N, Clum A, Dockter RB, Hainaut M & Perotto S (2018) Comparative genomics and transcriptomics depict ericoid mycorrhizal fungi as versatile saprotrophs and plant mutualists. *New Phytologist*, 217(3), 1213-1229.
- Martino, E. et al. Comparative genomics and transcriptomics depict ericoid mycorrhizal fungi as versatile saprotrophs and plant mutualists. *New Phytol.* 217, 1213–1229 (2018).
- Martins MA & Read DJ (1997) The effects of disturbance on the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 32: 1183-1189.
- Martins MA (1993) The role of the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in the carbon transfer process between plants. *Mycol. Res.* 97: 807-810.
- Martos F, Munoz F, Pailler T, Kottke I, Gonneau C & Selosse M-A (2012) The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. *Mol. Ecol.* 21, 5098–5109. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05692.x
- Marulanda A, Azcón R & Ruiz-Lozano JM (2003) Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* L. plants under drought stress. *Physiologia Plantarum* 119, 526-533.
- Marx C, Dexheimer J, Gianinazzi-Pearson V & Gianinazzi S (1982) Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhizas. IV. Ultracytoenzymological evidence (ATPase) for active transfer processes in the host-arbuscule interface. *New Phytol* 90:37–43.
- Marx D & Davey C (1967) Ectotrophic mycorrhizae as deterrents to pathogenic root infections. *Nature* 213, 1139. <https://doi.org/10.1038/2131139a0>
- Marx DH (1969) The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance in pine roots to pathogenic infections I. Antagonisms of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology*, 59:53-163.
- Marx DH (1977) Tree host range and world distribution of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. *Can J Microbiol*, 23(3):217-223.
- Marzizadeh A, Bolandnazar S & Hajilou J (2020) The effect of two commercial rootstocks pumpkin and two mycorrhizal fungi species colonization on growth and yield of greenhouse cucumber. *J of Agr Science and Sustainable Production*, 30(2), 129-143.

- Masalha J, Kosegarten H, Elmaci Ö & Mengel K (2000) The central role of microbial activity for iron acquisition in maize and sunflower. *Biol Fert Soils* 30:433–439.
- Mason PA, Last FT, Wilson J, Deacon JW, Fleming LV & Fox FM (1987) Fruiting and successing of ectomycorrhizal fungi. In: *Fungal Infection of Plants: Symposium of the British Mycological Society*. Cambridge University Press. p. 253–268
- Massee G (1909) The structure and affinities of British Tuberales. *Annals of Botany* 23: 243–263.
- Massicotte H, Melville L & Peterson R (2005) Structural features of mycorrhizal associations in two members of the Monotropoideae, *Monotropa uniflora* and *Pterospora andromeda*. *Mycorrhiza* 15:101–110.
- Massicotte HB & Guinel FC (2017) Fostering comprehension and integration in mycorrhiza biology: conceptual scaffolding as an aid in teaching and exploration. *Botany*, 95(10), 983–1003.
- Massicotte HB & Peterson RL (2003) Exploring structural definitions of mycorrhizas. In: *Proceedings, ICOM 4, Montreal, Canada*, p 405.
- Massicotte HB, Melville LH & Peterson RL (2005a) Structural characteristics of root-fungal interactions for five ericaceous species in Eastern Canada. *Can. J. Bot.* 83(8): 1057–1064. doi:10.1139/b05-046.
- Massicotte HB, Melville LH, Molina R & Peterson RL (1993) Structure and histochemistry of mycorrhizae synthesized between *Arbutus menziesii* (Ericaceae) and two basidiomycetes, *Pisolithus tinctorius* (Pisolithaceae) and *Piloderma bicolor* (Corticaceae). *Mycorrhiza*, 3: 1–11.
- Massicotte HB, Melville LH, Peterson RL, Tackaberry LE, Luoma DL (2010) Structural characteristics of root-fungus associations in two mycoheterotrophic species, *Allotropia virgata* and *Pleuroscoparia fimbriolata* (Monotropoideae), from southwest Oregon, USA. *Mycorrhiza* 20:391–397.
- Massicotte HB, Melville LH, Tackaberry LE & Peterson RL (2008) A comparative study of mycorrhizas in several genera of Pyroleae (Ericaceae) from western Canada. *Can. J. Bot.* 86(6): 610–622. doi:10.1139/B08-027.
- Massicotte HB, Molina R, Tackaberry LE, Smith JE & Amaranthus MP (1999) Diversity and host specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from three adjacent forest sites by five host species. *Can. J. Bot.* 77(8): 1053–1076. doi:10.1139/b99-115.
- Massicotte HB, Peterson RL, Melville LH & Tackaberry LE (2010). *Hudsonia ericoides* and *Hudsonia tomentosa*: anatomy of mycorrhizas of two members in the Cistaceae from Eastern Canada. *Can. J. Bot.* 88(6): 607–616. doi:10.1139/B10-035.
- Masuda T & Goldsmith PD (2009) World soybean production: area harvested, yield, and longterm projections. *Int. Food Agribus. Manag. Rev.* 12, 143–161.
- Math S, Arya S, Sonawane H, Patil V, Chaskar M (2018) Arbuscular mycorrhizal (*Glomus fasciculatum*) fungi as a plant immunity booster against fungal pathogen. *Curr. Agric. Res.* 7, 99–107. <https://doi.org/10.12944/CARJ.7.1.12>.
- Mathur N & Vyas A (1995) Influence of VAM on net photosynthesis and transpiration of *Ziziphus mauritiana*. *J Plant Physiol* 147:328–330.
- Mathur S, Sharma MP & Jajoo A (2018) Improved photosynthetic efficacy of maize (*Zea mays*) plants with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under high temperature stress. *J. Photochem. Photobiol. B* 180:149–154.
- Matsubara Y, Hirano I & Sassa D (2004) Alleviation of high temperature stress in strawberry plants infected with arbuscular mycorrhizal fungi. *Environ. Control Biol.* 42, 105–111.
- Matsubara Y, Kayukawa Y & Fukui H (2000) Temperature-stress tolerance of asparagus seedling through symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungus. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 69, 570–575.
- Matsuda Y & Hijii N (2004) Ectomycorrhizal fungal communities in an *Abies firma* forest, with special reference to ectomycorrhizal associations between seedlings and mature trees. *Can J Bot*; 82:822–9.
- Matsumura A, Taniguchi S, Yamawaki K, Hattori R, Tarui A, Yano K & Daimon H (2013) Nitrogen uptake from amino acids in maize through arbuscular mycorrhizal symbiosis. *American Journal of Plant Sciences*, 4(12): 2290–2294. doi: 10.4236/ajps.2013.412283
- Mattirolo O (1887) Illustrazione di tre nuove specie di Tuberales italiane. Torino.
- Mattirolo O (1903) I funghi ipogei italiani. Torino.
- Mattirolo O (1922) Osservazioni supra due ipogea della Cirenaica e considerazione intorno ai generi *Tirmania* e *Terfezia*. *Memoria Reale Accademia Nazionale dei Lincei Ser. 5*, 13:544–568.
- Mauch-Mani B, Baccelli I, Luna E & Flors V (2017) Defense priming: An adaptive part of induced resistance. *Annual Review of Plant Biol* 68, 485–512.
- Maurel C & Plassard C (2011) Aquaporins: for more than water at the plant – fungus interface? *New Phytologist* 190, 815–817.
- Maurel C, Boursiac Y, Luu D-T, Santoni V, Shahzad Z & Verdoucq L (2015) Aquaporins in plants. *Physiological Reviews* 95, 1321–1358.
- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.-T. & Santoni V. (2008) Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology* 59, 595–624.
- Maya MA & Matsubara Y (2013) Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and antioxidative activity in *Cyclamen* under heat stress. *Mycorrhiza* 23 (5), 381–390. doi: 10.1007/s00572-013-0477-z
- Mayanglambam, T. Vig, K. & Singh, D.K. (2005) Quinalphos Persistence and leaching under field conditions and effects of residues on dehydrogenase and alkaline phosphomonoesterases activities in soil. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 75, 1067–1076.
- Mayer Z, Duc NH, Sasvári Z & Posta K (2017) How arbuscular mycorrhizal fungi influence the defense system of sunflower during different abiotic stresses. *Acta Biologica Hungarica*, 68(4), 376–387.
- Mayo K, Davis RE & Motta J (1986) Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria. *Mycologia* 78, 426–431.
- Mayzlish-Gati, E. De-Cuyper, C. Goormachtig, S. Beeckman, T. Vuylsteke, M. Brewer, P.B. Beveridge, C.A. Yermiyahu, U. Kaplan, Y. Enzer, Y. et al. (2012) Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in arabidopsis. *Plant Physiol.* 160, 1329–1341
- Mazid M, Khan TA & Mohammad F (2011) Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. *Biol. Med.* 3, 232–249.
- Mbuthia LW, Acosta-Martínez V, DeBruyn J, Schaeffer S, Tyler D, Odoi E, Mpheshea M, Walker F & Eash N (2015) Long term tillage, cover crop, and fertilization effects on microbial community structure, activity: Implications for soil quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 89, 24–34.
- Mc Loughlin T, Quinn J, Bettermann A & Bookland R (1992) *Pseudomonas cepacia* suppression of sunflower. *Pseudomonas cepacia*. Wilt fungus and role of antifungal compounds in controlling the disease. *Appl. Environ. Microbiol.* 58 (3), 1760–1763.
- McAllister CB, García-Romera I, Godeas A & Ocampo JA (1994a) Interactions between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae* Effects on plant growth, arbuscular mycorrhizas and the saprophyte inoculants. *Soil Biol Biochem*, 26: 1363–1367.
- McAllister CB, García-Romera I, Godeas A & Ocampo JA (1994b) *In vitro* interactions between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae*. *Soil Biol Biochem* 26: 1369–1374.
- McArthur DAJ, Knowles NR (1992) Resistance responses of potato to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under varying abiotic phosphorus levels. *Plant Physiol* 100:341–351.
- McBratney AB, Morgan CL & Jarrett LE (2017) The value of soil's contributions to ecosystem services. In: *Global Soil Security* (pp. 227–235). Springer, Cham.
- McCormick, M. K. & Jacquemyn, H. (2014) What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytol.* 202, 392–400. doi: 10.1111/nph.12639
- McCormick, M. K., Whigham, D. F. & Canchani-Viruet, A. (2018) Mycorrhizal fungi affect orchid distribution and population dynamics. *New Phytol.* 219, 1207–1215. doi: 10.1111/nph.15223
- McGee PA & Baczocho N (1994) Sporocarpic Endogonales and Glomales in the scats of *Rattus* and *Perameles*. *Mycol Res* 98(2):246–249
- McGee PA & Baczocho N (1994) Sporocarpic Endogonales and Glomales in the scats of *Rattus* and *Perameles*. *Mycological Research* 98, 246–249.
- McGee PA (1989) Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a semi-arid soil. *Mycological Research* 92, 28–33.
- McGonigle TP & Fitter AH (1988a) Ecological consequences of arthropod grazing on VA mycorrhizal fungi. *Pr of the Royal S of Edinburgh* 94B, 25–32.
- McGonigle TP & Miller MH (2000) The inconsistent effect of soil disturbance on colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi: a test of the inoculum density hypothesis. *Applied Soil Ecology* 14, 147–155.

- McGonigle TP (1988) A numerical analysis of published field trials with vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *Functional Ecology* 2: 473–478.
- McGonigle TP, Miller MH, Evans DG, Fairchild GL, Swan JA (1990) A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 115:495–501.
- McIlveen W & Cole H-Jr (1976) Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps & birds. *Canadian Journal of Botany* 54: 1486–1489.
- McLaughlin, A & Mineau, P. (1995) The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 55(3), 201–212.
- McLean MA, Migge-Kleian S & Parkinson D (2006) Earthworm invasions of ecosystems devoid of earthworms: effects on soil microbes. *Biol Invasions* 8: 1257–1273.
- McLean, K.M. & Prosser, JI. (1987) Development of vegetative mycelium during colony growth of *Neurospora crassa*. *Transactions of the British Mycological Society* 88, 489–495.
- McLennan EI (1920) The endophytic fungus of *Lolium* Part 1. *Proc. Roy. Soc. Victoria. N.S.* 32:252–301.
- McLennan EI (1926) The endophytic fungus of *Lolium*. II. The mycorrhiza on the roots of *Lolium temulentum* L., with a discussion of the physiological relationships of the organisms concerned. *Ann. Bot.* 40:43–68.
- McLoughlin N (2017) Fossil eukaryotes: fungal origins? *Nature Ecology and Evolution* 1, 0147. DOI 10.1038/s41559-017-0147.
- MEA (2005) Ecosystems and human well-being: Synthesis. Washington, DC, United States.
- Mechri B, Tekaya M, Cheheb H, Attia F & Hammami M (2015) Accumulation of flavonoids and phenolic compounds in olive tree roots in response to mycorrhizal colonization: A possible mechanism for regulation of defense molecules. *J Plant Physiol* 185:40–43.
- Mechri, B., Manga, A.G., Tekaya, M., Attia, F., Cheheb, H., Meriem, F.B., et al. (2014) Changes in microbial communities and carbohydrate profiles induced by the mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) in rhizosphere of olive trees (*Olea europaea* L.). *Appl. Soil Ecol.* 75, 124–133.
- Meddad-Hamza A, Beddiar A, Gollotte A, Lemoine MC, Kuszala C & Gianinazzi S (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth of olive trees and their resistance to transplantation stress. *Afr J Biotechnol* 9:1159–1167.
- Medina MH (2003) Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant. *Plant Sci.*, 164, 993–998.
- Meding SM & Zasoski RJ (2008) Hyphal-mediated transfer of nitrate, arsenic, cesium, rubidium & strontium between arbuscular mycorrhizal forbs and grasses from a California oak woodland. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 126–134.
- Meena RS, Kumar S, Datta R, Lal R, Vijayakumar V, Brtnicky M, Sharma MP, Yadav GS, Jhariya MK, Jangir CK, Pathan SI, Dokulilova T, Pecina V, Marfo TD. Impact of Agrochemicals on Soil Microbiota and Management: A Review. *Land*. 2020; 9(2):34. <https://doi.org/10.3390/land9020034>
- Meena RS, Vijayakumar V, Yadav GS & Mitran T (2018) Response and interaction of *Bradyrhizobium japonicum* and arbuscular mycorrhizal fungi in the soybean rhizosphere. *Plant Growth Regulation*, 84(2), 207–223. doi:10.1007/s10725-017-0334-8
- Meena, R.S. Bohra, JS. Singh, S.P. Meena, V.S. Verma, JP. Verma, S.K. & Sihag, S.K. (2016) Towards the prime response of manure to enhance nutrient use efficiency and soil sustainability a current need: A book review. *J. Clean. Prod.* 112, 1258–1260.
- Meharg AA (2003) The mechanistic basis of interactions between mycorrhizal associations and toxic metal cations. *Mycol Res*, 107(11):1253–1265.
- Meier AR, Hunter MD (2019) Mycorrhizae alter constitutive and herbivore-induced volatile emissions by milkweeds. *J Chem Ecol* 45:610–625.
- Meier, S., Borie, F., Bolan, N & Cornejo, P. (2012) Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 42(7), 741–775. doi:10.1080/10643389.2010.528518
- Mekonnen MM and Hoekstra AY (2017) Global anthropogenic phosphorus loads to freshwater and associated grey water footprints and water pollution levels: a high-resolution global study. *Water Resources Research*, 54, 345–358. doi: 10.1002/2017WR020448
- Melchiorre, M., de Luca, M. J., Anta, G. G., Suarez, P., Lopez, C., Lascano, R., et al. (2011) Evaluation of *Bradyrhizobia* strains isolated from field-grown soybean plants in Argentina as improved inoculants. *Biol. Fertil. Soils* 47, 81–89. doi: 10.1007/s00374-010-0503-7
- Melin E & Das VSR (1954) Influence of root-metabolites on the growth of tree mycorrhizal fungi. *Physiol. Plant.* 7:851–858.
- Melin E (1923) Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus sylvestris* L. und *Picea abies* (L.) Karst. *Mykol Unters Ber* 2:73–221.
- Melin E (1925) Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Eine ökologische-physiologische Studie. *Gustav Fisher. Jena.* 152 p.
- Melin E (1936) Methoden der Exp. Unters. Mykotropher Pflanzen. *Handb. der biol. Arbeitsmeth., Abt. 11, Chem., phys. und phys.-chem. Method zur Unters. des Bodens und der Pflanze* 4(6) :1015–1108.
- Melin E (1953) Physiologv of mvcorrhizal relations in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 4: 325–346.
- Melin E (1954) Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees. *Svensk. Bot. Tidskr.* 48(1): 86–94.
- Mellander PE, Löfvenius MO & Laudon H (2007) Climate change impact on snow and soil temperature in boreal Scots pine stands. *Climatic Change*, 85(1), 179–193.
- Melo GA, Shimizu MM & Mazzafera P (2006) Polyphenoloxidase activity in coffee leaves and its role in resistance against coffee leaf miner and coffee leaf rust. *Phytochemistry* 67:277–285.
- Meloh KA (1963) Untersuchungen zur Biologie der endotrophen Mycorrhiza bei *Zea mays* L. und *Avena sativa* L. *Arch Microbiol* 46:369–381.
- Mena-Violante HG, Ocampo-Jiménez O, Dendooven L, Martínez-Soto G, González-Castañeda J, Davies FT & Olalde-Portugal V (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance fruit growth and quality of chile ancho *Capsicum annum* L. cv San Luis plants exposed to drought. *Mycorrhiza* 16, 261–267. doi: 10.1007/s00572-006-0043-z
- Mendoza-Arroyo, G. E., Chan-Bacab, M. J, Aguila-Ramírez, R. N., Ortega-Morales, B. O., Canché Solís, R. E., Chab-Ruiz, A. O., et al. (2020) Inorganic phosphate solubilization by a novel isolated bacterial strain *Enterobacter* sp. ITCB-09 and its application potential as biofertilizer. *Agriculture* 10:383. doi: 10.3390/agriculture10090383
- Mendoza-Cózatl DG & Moreno-Sánchez R (2006) Control of glutathione and phytochelatin synthesis under cadmium stress. Pathway modeling for plants. *J. Theor. Biol.* 238, 919–936. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.07.003>.
- Mendoza-Mendoza A, Berndt P, Djamei A, Weise C, Linne U, et al. (2009) Physical-chemical plant-derived signals induce differentiation in *Ustilago maydis*. *Mol. Microbiol.* 71:895–911.
- Meng L, Zhang A, Wang F, Han X, Wang D & Li S (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobium facilitate nitrogen uptake and transfer in soybean/maize intercropping system. *Front. Plant Sci.* 6:339. doi: 10.3389/fpls.2015.00339
- Menge JA (1982) Effect of soil fumigants and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. *Phytopathology* 72:1125–1132.
- Menge JA (1985) Developing widescale VA mycorrhizal inoculations: is it practical or necessary? In: *Molina R (ed) Proceedings of the 6th North American conference on Mycorrhizae*. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore., 80–82.
- Menge JA, Lembricht H & Johnson ELV (1977) Utilization of mycorrhizal fungi in citrus nurseries. *Proc Int Soc Citriculture* 1:129–132
- Menkina R (1963) Bacterial fertilizers and their importance for agricultural plants. *Microbiology* 32, 297–301.
- Mensah JA, Koch AM, Antunes PM, Kiers ET, Hart M & Bücking H (2015) High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi is associated with differences in phosphate and nitrogen uptake and fungal phosphate metabolism. *Mycorrhiza*, 25(7): 533–546.
- Menzel, A. et al. (2017) Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. *Ecology* 98, 92–102
- Mercader, J. (2009) *Mozambican Grass Seed Consumption During the Middle Stone Age. Science*, 326(5960), 1680–1683. doi:10.1126/science.1173966
- Merryweather J & Fitter A (1998a) The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta* I. Diversity of fungal taxa. *New Phytol* 138, 117–129.
- Merryweather JW & Fitter AH (1998c) Patterns of arbuscular mycorrhizal colonisation of the roots of *Hyacinthoides non-scripta* after disruption of soil mycelium. *Mycorrhiza* 8, 87–92.
- Merryweather, J & Fitter, A. (1996) Phosphorus nutrition of an obligately mycorrhizal plant treated with the fungicide benomyl in the field. *New Phytol.*, 132, 307–311.
- Messick, D.L., M.X. Fan & C.D. Brey. (2005) Global sulfur requirement and sulfur fertilizers. *Landbauforsch. Völknerode* 283:97–104.

- Metwally RA & Al-Amri SM (2020) Individual and interactive role of *Trichoderma viride* and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and pigment content of onion plants. *Letters in Applied Microbiology*, 70(2), 79–86.
- Meyen J (1829) Ueber das Herauswachsen parasitischer Gewächse aus den Wurzeln anderer Pflanzen. [On the outgrowth of parasitic plants from the roots of other plants]. *Flora* 12 :49–63.
- Meyer FH (1966) Mycorrhiza and other plant symbioses. In: Mark HS (ed.). *Symbiosis, vol. 1 Academic Press*. New York. 171–255
- Meyer JR & Linderman RG (1986) Response of subterranean clover to dual inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and a plant growth-promoting bacterium, *Pseudomonas putida*. *Soil Biol Biochem* 18:185–190.
- Meyer, JR. & Linderman, R.G. (1986) Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biology and Biochemistry* 18 (2), 191–196.
- Mezei, S., Popović, M., Kovačev, L., Mrkovački, N., Nagl, N. & Malenčić, D. (1997) Effect of *Azotobacter* strains on sugar beet callus proliferation and nitrogen metabolism enzymes. *Biol. Plant.* 40, 277–283. doi: 10.1023/A:1001028922433
- Micallef SA, Shiaris MP & Colon-Carmona A (2009) Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. *J Exp Bot* 60:1729–1742.
- Miceli A, Romano C, Moncada A, Piazza G, Torta L, D'Anna F & Vetrano F (2016) Yield and quality of mini-watermelon as affected by grafting and mycorrhizal inoculum. *J Agric Sci Technol* 18:505–516.
- Micheli PA (1729) *Nova Plantarum Genera*. Florence.
- Mierziak J, Kostyn K & Kulma A (2014) Flavonoids as important molecules of plant interactions with the environment. *Molecules* 19, 16240–16265.
- Mihov M & Tringovska I (2010) Energy efficiency improvement of greenhouse tomato production by applying new biofertilizers. *Bulg J Agric Sci* 16:454–458.
- Mikkelsen BL, Rosendahl S & Jakobsen I (2008) Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 180(4), 890–898. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02623.x>
- Miikola P (1965) Studies on the ectendotrophic mycorrhiza of pine. *Acta Forest. Fennica* 79.2:1–56. doi:10.14214/aff.7160
- Milanović M, Knapp S, Pyšek P & Kühn I (2020) Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices. *Ecosystem Services*, 42, 101072.
- Milde D (1851) Zur Kenntniss von Anthoceros und Blasia. *Bot. Zeit.* 9 :629–630.
- Milenkovski S, Bååth E, Lindgren PE & Berglund O (2010) Toxicity of fungicides to natural bacterial communities in wetland water and sediment measured using leucine incorporation and potential denitrification. *Ecotoxicology* 19, 285–294.
- Miller GT (2004) *Sustaining the Earth*. Brooks/Cole: Monterey County, CA, USA. ISBN 9780534400880.
- Miller MH (2000) Arbuscular mycorrhizae and the phosphorus nutrition of maize: a review of Guelph studies. *Can J Plant Sci* 80:47–52.
- Miller RM & Jastrow JD (1990) Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biology and Biochem* 22(5):579–584.
- Miller RM & Jastrow JD (1992b) The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. In: *Proceedings of a Symposium on Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. Eds GJ Bethlenfalvay & RG Linderman. ASA Special Publication No. 54, Madison, Wisconsin, USA, 29–44.
- Miller RM & Jastrow JD (2000) Mycorrhizal fungi influence soil structure. In: *Kapulnik Y, Douds DD Jr (eds) Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Springer Kluwer, Dordrecht, 3–18.
- Miller RM & Kling M (2000) The importance of integration and scale in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil*, 226: 295–309.
- Miller RM & Lodge DJ (1997) Fungal responses to disturbance: agriculture and forestry. In: *Mycota IV Environmental and Microbial Relationships*. Eds Wicklow and B Söderström pp. 65–84. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Miller RM, Miller SP, Jastrow JD & Rivetta CB (2002) Mycorrhizal mediated feedbacks influence net carbon gain and nutrient uptake in *Andropogon gerardii*. *New Phytologist* 155: 149–162.
- Miller RM, Reinhardt DR & Jastrow JD (1995) External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*, 103: 17– 23.
- Miller RO (1998) Extractable chloride, nitrate, orthophosphate & sulfate-sulfur in plant tissue: 2% acetic acid extraction. In: *Handbook of reference methods for plant analysis*. Kalra YP (ed). Soil and Plant Analysis Council, Inc. CRC Press. Taylor & Francis Group, 115–118.
- Miller, M. H., McGonigle, T. P. & Addy, H. D. (1995) Functional ecology of vesicular arbuscular mycorrhizas as influenced by phosphate fertilization and tillage in an agricultural ecosystem. *Crit. Rev. Biotechnol.* 15, 241–255. doi: 10.3109/07388559509147411
- Miller, R. M & Jastrow, J. D. (2000) Mycorrhizal fungi influence soil structure. In: *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function Y. Kapulnik & D. D. Douds (Eds.)*. Netherlands: Springer, 3–18
- Miller, R. M. & Jastrow, J. D. (1992) The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. In: *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America & Soil Science Society of America. ASA Special Publication no. 54, pp. 29–44.
- Miller, S.H., Browne, P., Prigent-Combaret, C., Combes-Meynet, E., Morrissey, JP. & O'Gara, F. (2010) Biochemical and genomic comparison of inorganic phosphate solubilization in *Pseudomonas* species. *Environment. Microbiol. Rep.* 2 (3), 403–411.
- Millner PD & Kitt DG (1992) The Beltsville method for soilless production of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 2:9–15.
- Millner PD (1991) Characterization and use of vesicular-arbuscular mycorrhizae in agricultural production systems. *The Rhizosphere and Plant Growth*, 14: 335–342.
- Minhoni, M.T.A., Cardoso, E.J.B.N. & Eira, A.F. (1993) Efeitos da adicao de fosfato de rocha, bagaco de cana-de-acucar, fosfato soluvel e fungo micorrizico no crescimento e na absorcao de nutrientes por plantas de soja. *Rev. Brasileira Ciencia Solo* 17, 173–178.
- Minton MM, Barber NA, Gordon LL. 2016. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on herbivory defense in two *Solanum* (Solanaceae) species. *Plant Ecology and Evolution* 149, 157–164.
- Miozzi L, Catoni M, Fiorilli V, Mullineaux PM, Accotto GP & Lanfranco L (2011) Arbuscular mycorrhizal symbiosis limits foliar transcriptional responses to viral infection and favors long-term virus accumulation. *Mol Plant-Microbe Interact* 24:1562–1572
- Miozzi L, Vaira AM, Brilli F, Casarin V, Berti M, Ferrandino A, Nerva L, Accotto GP, Lanfranco L (2020) Arbuscular mycorrhizal symbiosis primes tolerance to *Cucumber Mosaic Virus* in tomato. *Viruses* 12:675
- Miozzi L, Vaira AM, Catoni M, Fiorilli V, Accotto GP, Lanfranco L (2019) Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant friend or foe in the fight against viruses? *Front Microbiol* 10:1238.
- Miransari M (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi and uptake of nutrients. In: *Aroca R (ed) Symbiotic endophytes*. Vol 37. Springer, Berlin, pp 253–270.
- Miransari M (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi and heavy metal tolerance in plants. In: *Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants*. Ed. Wu, Q. S. (Singapore: Springer Nature), 174–161. doi: 10.1007/978-3-319-68867-1_4
- Miransari M (ed) (2011) *Soil microbes and environmental health*. Nova Science Publisher's, Hauppauge, N.Y. 322pp. ISBN 1612096476
- Miransari M, Rejali F, Bahrami HA & Malakouti MJ (2009a) Effects of soil compaction and arbuscular mycorrhiza on corn (*Zea mays* L.) nutrient uptake. *Soil Tillage Res* 103:282–290.
- Miransari M, Rejali F, Bahrami HA & Malakouti MJ (2009b) Effects of arbuscular mycorrhiza, soil sterilization & soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) nutrients uptake. *Soil Tillage Res* 104:48–55
- Miransari, M. (2010) Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biology* 12, 563–569.
- Miransari, M., Bahrami, H.A., Rejali, F. & Malakouti, M.J. (2008) Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. *Soil Biology and Biochemistry*, 40: 1197– 1206.
- Mishima S, Itahashi S, Kimura R, & Inoue T. (2003) Trends of phosphate fertilizer demand and phosphate balance in farmland soils in Japan. *Soil Science and Plant Nutrition* 49(1):39–45.
- Mitchell, D.T. & Gibson, B.R. (2006) Ericoid mycorrhizal association: ability to adapt to a broad range of habitats. *Mycologist* 20, 2–9.

- Mitra D, Djebaili R, Pellegrini M, Mahakur B, Sarker A, Chaudhary P, Khoshru B, Gallo MD, Kitouni M, Barik DP, Panneerselvam P & Mohapatra PKD (2021) Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant growth improvement and induction of resistance under stressful conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 44(13), 1993–2028. doi:10.1080/01904167.2021.1881552
- Mitter EK, Tosi M, Obregón D, Dunfield KE and Germida JJ (2021) Rethinking crop nutrition in times of modern microbiology: innovative biofertilizer technologies. *Front. Sustain. Food Syst.* 5:606815. doi: 10.3389/fsufs.2021.606815
- Mitter, B., Sessitsch, A. & Naveed, M. (2013) *Method for Producing Plant Seed Containing Endophytic Micro-Organisms*. U.S. Patent No US 2015/0335029 A1. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.
- Miwa H, Sun J, Oldroyd GE & Downie JA (2006) Analysis of Nod-factor-induced calcium signaling in root hairs of symbiotically defective mutants of *Lotus japonicus*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 19: 914–923.
- Miyata, K., Kozaki, T., Kouzai, Y., Ozawa, K., Ishii, K., Asamizu, E., Okabe, Y., Umehara, Y., Miyamoto, A., Kobae, Y., et al. (2014) The bifunctional plant receptor, OsCERK1, regulates both chitin-triggered immunity and arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice. *Plant Cell Physiol.* 55:1864–1872.
- Miyauchi, H.M.Y., Lima, D.S., Nogueira, M.A., Lovato, G.M., Murate, L.S., Cruz, M.F., Ferreira, J.M., Zangaro, W., Andrade, G. (2008) Interactions between diazotrophic bacteria and mycorrhizal fungus in maize genotypes. *Scientia Agricola*. 65, 525–531.
- Mo Y, Wang Y, Yang R, Zheng J, Liu C, Li H, et al. (2016) Regulation of plant growth, photosynthesis, antioxidation and osmosis by an arbuscular mycorrhizal fungus in watermelon seedlings under well-watered and drought conditions. *Front. Plant Sci.* 7:644.
- Moens S, Michiels K, Keijers V, Van Leuven F & Vanderleyden J (1995) Cloning, sequencing and phenotypic analysis of *laf1*, encoding the flagellin of the lateral flagella of *Azospirillum brasilense* Sp7. *J. Bacteriol.*, 177: 5419–5426.
- Moghadam, H. R. T. (2016) Application of super absorbent polymer and ascorbic acid to mitigate deleterious effects of cadmium in wheat. *Pesqui. Agropecu. Trop.* 6 (1), 9–18. doi: 10.1590/1983-40632016v4638946
- Mogollón J M, Beusen A H W, van Rinsen H J M, Westhoek H & Bouwman A F (2018) Future agricultural phosphorus demand according to the shared socio-economic pathways. *Global Environ. Change* 50 149–63
- Mohan Raj B, Kumar RB, Rao G & Sri Rama Murthy K (2017) An optimised *in vitro* protocol for mass production of *Rhizopogon irregularis* spores-for sustainable agriculture. *African Journal of Bacteriology Research* 9: 21–29.
- Mohandas, S., Poovarasan, S., Panneerselvam, P., Saritha, B., Upreti, K. K., Kamal, R., et al. (2013) Guava (*Psidium guajava* L.) rhizosphere *Glomus mosseae* spores harbor actinomycetes with growth promoting and antifungal attributes. *Sci. Hortic.* 150, 371–376.
- Mokma, D.L. & Sietz, M.A. (1992) Effects of soil-erosion on corn yields on Marlette soils in south-central Michigan. *Journal of Soil and Water Conservation* 47 (4), 325–327.
- Molina R, Massicotte H & Trappe JM (1992) Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. In: *Allen MF (ed) Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall, New York, pp 357–423.
- Molina, R & Horton, T. R. (2015) Mycorrhiza specificity: its role in the development and function of common mycelial networks. In *Mycorrhizal networks*. Springer, Dordrecht, 1–39. DOI 10.1007/978-94-017-7395-9_1.
- Molina, R., Massicotte, H.B. & Trappe, J.M. (1992) Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses, community-ecological consequences and practical implications. In: *Mycorrhizal Functioning, an Integrative Plant-fungal Process (ed. Allen, M.F.)*. Chapman and Hall, New York, 357–423.
- Mollberg A (1884) Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. [Studies on the fungi in roots of the Orchidaceae]. *Tenaische Zeit. f. Naturwiss.* 17 :519–536.
- Møller K, Kristensen K, Yohalem D et al (2009) Biological management of gray mold in pot roses by co-inoculation of the biocontrol agent *Ulocladium atrum* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Biol Control* 49:120–125.
- Monkiedje A & Spitter M (2005) Degradation of metalaxyl and mefenoxam and effects on the microbiological properties of tropical and temperate soils. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 2, 272–285.
- Monkiedje A (2002) Soil quality changes resulting from the application of the fungicides mefenoxam and metalaxyl to a sandy loam soil. *Soil Biol. Biochem.* 34, 1939–1948.
- Monreal CM, DeRosa M, Mallubhotla SC, Bindraban PS & Dimkpa C (2016) Nanotechnologies for increasing the crop use efficiency of fertilizer-micronutrients. *Biol Fertil Soils* 52:423–437. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-1073-5>
- Monreal MA, Grant CA, Irvine RB, Mohr RM, McLaren DL & Khakbazan M (2011) Crop management effect on arbuscular mycorrhizae and root growth of flax. *Can. J. Plant Sci.* 91: 315–324.
- Moora M, Davison J, Opik M, Metsis M, Saks E U, Jairus T, Vasar M & Zobel M (2014) Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* 90: 609–621.
- Moora M, Opik M, Davison J, Jairus T, Vasar M, Zobel M & Eckstein RL (2016) AM fungal communities inhabiting the roots of submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* are diverse and include a high proportion of novel taxa. *Mycorrhiza* 26: 735–745.
- Moradi M, Naji HR, Imani F, Behbahani SM, Ahmadi MT (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi changes by afforestation in sand dunes. *J Arid Environments* 140:14–19. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.01.006>
- Moradtalab N, Roghieh H, Nasser A, Tobias EH & Günter N (2019) Silicon and the association with an arbuscular-mycorrhizal fungus (*Rhizopogon clarus*) mitigate the adverse effects of drought stress on strawberry. *Agronomy* 9, 41. doi: 10.3390/agronomy9010041
- Morandi D & Gianinazzi-Pearson V (1985) Influence of mycorrhizal infection and phosphate nutrition on secondary metabolite contents of soybean roots. In: Gianinazzi-Pearson, Gianinazzi S (eds) *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. INRA, Paris.
- Morandi D (1996) Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, and their potential role in biological control. *Plant Soil* 185(2):241–251.
- Mora-Romero GA, Cervantes-Gómez RG, Galindo-Flores H et al (2015a) Mycorrhiza-induced protection against pathogens is both genotype-specific and graft-transmissible. *Symbiosis* 66:55–64.
- Mora-Romero GA, Cervantes-Gómez RG, Galindo-Flores H, González-Ortiz MA, Félix-Gastélum R, Maldonado-Mendoza IE, Salinas Pérez R, León-Félix J, Martínez-Valenzuela MC & López-Meyer M (2015) Mycorrhiza-induced protection against pathogens is both genotype-specific and graft-transmissible. *Symbiosis* 66:55–64.
- Mordor Intelligence (2020) Mycorrhiza-based biofertilizer market - growth, trends, and forecast (2020 - 2025). Report, 105pp. Web access: <https://www.mordorintelligence.com/industry-reports/mycorrhiza-based-biofertilizer-market> (31/08/21).
- Moreira FMS, Siqueira JO (2006) Microbiologia e Bioquímica do Solo, 2ª edição revisada e ampliada. Editora UFPA, Lavras
- Morgan JB & Connolly EL (2013) Plant-Soil Interactions: Nutrient Uptake. *Nat. Educ. Knowl.* 4, 2.
- Morin E, Miyauchi S, San Clemente H, Chen EC, Pelin A, de la Providencia I, Ndikumana S, Beaudet D, Hainaut M, Drula E & Kuo A (2019) Comparative genomics of *Rhizopogon irregularis*, *R. cerebriforme*, *R. diaphanus* and *Gigaspora rosea* highlights specific genetic features in Glomeromycotina. *N Phytol.* 222:1584–1598.
- Moris JH (1829) *Stirpium Sardoanum* Elenchus. Fasc 3. Bessone, Torino.
- Morley CD & Mosse B (1976) Abnormal vesicular-arbuscular mycorrhizal infections in white clover induced by lupin. *Trans Br Mycol Soc* 67: 510–513. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(76\)80183-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(76)80183-0)
- Moroke, T.S. Dikinya, O. Patrick, C. (2009) Comparative assessment of water infiltration of soils under different tillage systems in eastern Botswana. *Phys. Chem. Earth* 34, 316–323.
- Morris EK, Morris DJ, Vogt S, Gleber SC, Bigalke M, Wilcke W, Rillig MC (2019) Visualizing the dynamics of soil aggregation as affected by arbuscular mycorrhizal fungi. *The ISME J* 13(7):1639–1646.
- Morte A, Honrubia M, Gutierrez A (2008) Biotechnology and cultivation of desert truffles. In: Varma A (ed) *Mycorrhiza: genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*, 3rd edn. Springer, Berlin.

- Morte, A., Lovisolo, C., Schubert, A. (2000) Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavervii*. *Mycorrhiza* 10, 115–119. doi: 10.1007/s005720000066
- Mortimer PE, Pérez-Fernández MA & Valentine AJ (2008) The role of arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbioses with nodulated *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1019–1027.
- Mortimer PE, Pérez-Fernández MA & Valentine AJ (2009) Arbuscular mycorrhizae affect the N and C economy of nodulated *Phaseolus vulgaris* (L.). *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2115–2121.
- Mortin F, Fortin JA, Hamel C, Granger RL & Smith DL (1994) Apple rootstock response to VA-mycorrhizal fungi in a high P soil. *Journal of American Society of Horticultural Science* 119(3):578-583.
- Morton JB & Benny GL (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37:471–491.
- Morton JB & Benny GL (2001) Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93:181–195.
- Morton, J. B. (1990b) Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): Their role in macro- and microevolutionary processes. *Mycotaxon*, 37, 493–515.
- Morton, J. B & Redecker, D. (2001) Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93(1), 181-195.
- Morton, J.B. & Bentivenga, S.P. (1994) Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and nontaxonomic groups. *Plant Soil*, 159, 47–59.
- Morton, J.B. & Benny, G.L. (1990) Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- Moser M 1958a. Die kunstliche mykorrhizimpfung von forstpflanzen. Forstwissenschaftliches Cent. 77:1-68.
- Moser M 1958b. Die kunstliche mykorrhizimpfung von forstpflanzen. II. Die torfstreukultur von mykorrhizapilzen. Forstwissenschaftliches Cent. 77:257-320.
- Moser M 1961. Soziologische und ökologische Fragen der Mykorrhiza-Induzierung. Proc. Int. Union of For. Res. Org., 13. Congress, Vienna 1961. 2:1. section 24-2. 5p.
- Moshelion M., Hachez C., Ye Q., Cavez D., Bajji M., Jung R. & Chaumont F. (2009) Membrane water permeability and aquaporin expression increase during growth of maize suspension cultured cells. *Plant, Cell and Environment* 32, 1334–1345.
- Mosse B & Bowen GD (1968) A key to the recognition of some *Endogone* spore types. *Transaction British Mycology Society*, 51, 469–483.
- Mosse B & Hayman DS (1971) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. II. In unsterilized field soils. *New Phytol* 70:29–34.
- Mosse B & Hepper CM (1975) Vesicular-arbuscular mycorrhizal infections in root-organ cultures. *Physiol Plant Pathol* 5:215–223.
- Mosse B (1953) Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. *Nature*, 171(4361), 974.
- Mosse B (1956) Fructifications of an *Endogone* species causing endotrophic mycorrhiza in fruit plants. *Ann Bot* 20:349–362.
- Mosse B (1957) Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. *Nature* 179:922.
- Mosse B (1959a) The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Trans Br Mycol Soc* 42:274–286. doi: 10.1016/S0007-1536(56)80033-8
- Mosse B (1959b) Observations on the extra-matrical mycelium of a vesicular-arbuscular endophyte. *Trans Br Mycol Soc* 42:439–448.
- Mosse B (1961) Experimental techniques for obtaining a pure inoculum of an *Endogone* sp., and some observations on the vesicular-arbuscular infections caused by it and other fungi. *Rec Adv Bot* 2:1728–1732.
- Mosse B (1962) The establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza under aseptic conditions. *J Gen Microbiol* 27:509–520.
- Mosse B (1963) Vesicular-arbuscular mycorrhiza: an extreme form of fungal adaptation. In: Nutman PS, Mosse B (eds) *Symbiotic associations. Thirteenth symposium of the Society for General Microbiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.146-170.
- Mosse B (1972) The influence of soil type and *Endogone* strain on the growth of mycorrhizal plants in phosphate deficient soils. *Rev Ecol Biol Sol* 9:529–537.
- Mosse B (1973) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza IV. In soil given additional phosphate. *New Phytol* 72: 127–136.
- Mosse B (1985) Endotrophic mycorrhiza (1885-1950): the dawn and the middle ages. In: *6th North American Conference on Mycorrhizae, Bend, Oregon (USA), 25-29 Jun 1984*. Oregon State University. Forest Research Laboratory. 48-55.
- Mosse B (1988) Some studies relating to “independent” growth of vesicular-arbuscular endophytes. *Can J Bot* 66:2533–2540.
- Mosse B, Hepper CM (1975) Vesicular-arbuscular infections in root-organ cultures. *Physiol Plant Pathol* 5:215–233
- Mosse B, Powell CL & Hayman DS (1976) Plant growth response to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IX. Interactions between VA mycorrhiza, rock phosphate and symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol* 76:331–342.
- Mosse B, Warner A & Clarke CA (1982) Plant growth responses of vesicular-arbuscular mycorrhiza-XIII. Spread of an introduced VA endophyte in the field and residual growth effects of inoculation in the second year. *New Phytol* 90:521–528.
- Mosse, B. (1970) Honey-coloured sessile *Endogone* spores. II. Changes in fine structure during spore development. *Arch. Mikrobiol.* 74, 146–159.
- Moussa-Machraoui SB, Errouissi F, Ben-Hammouda M & Nouira S (2010) Comparative effects of conventional and no-tillage management on some soil properties under Mediterranean semi-arid conditions in northwestern Tunisia. *Soil Tillage Res.* 106, 247–253.
- Moutia, J. F. Y., Saumtally, S., Spaepen, S. & Vanderleyden, J. (2010) Plant growth promotion by *Azospirillum* sp. in sugarcane is influenced by genotype and drought stress. *Plant Soil* 337, 233–242. doi: 10.1007/s11104-010-0519-7
- Moyano FE, Kutsch WL, Schulze E-D. 2007. Response of mycorrhizal, rhizosphere and soil basal respiration to temperature and photosynthesis in a barley field. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 843–853.
- Mshigeni KE (2001) The cost of scientific and technological ignorance with special reference to Africa’s rich biodiversity. University of Namibia, Windhoek, Namibia.
- Mugnier J & Mosse B (1987) Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in transformed root-inducing T-DNA roots grown axenically. *Phytopathology* 77:1045–1050.
- Mukherjee A & Ané J-M (2010) Germinating spore exudates from arbuscular mycorrhizal fungi: molecular and developmental responses in plants and their regulation by ethylene. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 24:260–270.
- Mukhopadhyay, A., Basu, N., Ghatak, N. & Gujral, P.K. (1982) Anti-inflammatory and irritant activities of curcumin analogues in rats. *Agents Actions*, 12, 508-515. doi:10.1007/BF01965935
- Mulas, D., Seco, V., Casquero, P. A., Velázquez, E. & González-Andrés, F. (2015) Inoculation with indigenous rhizobium strains increases yields of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in northern Spain, although its efficiency is affected by the tillage system. *Symbiosis* 67, 113–124. doi: 10.1007/s13199-015-0359-6
- Munkvold L, Kjølner R, Vestberg M, Rosendahl S & Jakobsen I (2004) High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 164:357-364.
- Munns R (2005) Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167, 645–663.
- Muñoz J, Felicísimo ÁM, Cabezas F, Burgaz AR, Martínez I, Fifiel LK, Jouzel J, Burgaz AR, Martí I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144–1147.

- Murat C, Mello A, Abbà A, Vizzini A, Bonfante P. 2008 – Edible mycorrhizal fungi: identification, life cycle and morphogenesis. In: *Mycorrhiza: State of the art, genetics and molecular biology, ecofunction, biotechnology, eco-physiology, structure and systematic* 3rd edn (ed. A Varma). Springer, Berlin, 707–732.
- Murdoch CL, Jackobs JA & Gerdemann JW (1967) Utilization of phosphorus sources of different availability to mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Plant Soil* 27:239–334.
- Murray JD, Muni RRD, Torres-Jerez I, Tang Y, Allen S, et al. 2011. *Vapyrin*, a gene essential for intracellular progression of arbuscular mycorrhizal symbiosis, is also essential for infection by rhizobia in the nodule symbiosis of *Medicago truncatula*. *Plant J.* 65:244–252.
- Mus F, Crook MB, Garcia K, Garcia Costas A, Geddes B, Kouri ED, Paramasivan P, Ryu MH, Oldroyd GED, Poole PS, Udvardi MK, Voigt CA, Ané JM & Peters JW (2016) Symbiotic nitrogen fixation and challenges to extending it to non-legumes. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(13): 3698-3710.
- Mustafa G, Khong NG, Tisserant B, Randoux B, Fontaine J, Magnin-Robert M, Reignault P & Sahraoui AL-H (2017) Defence mechanisms associated with mycorrhiza-induced resistance in wheat against powdery mildew. *Functional Plant Biology* 44(4): 443-454.
- Mustafa G, Randoux B, Tisserant B et al (2016) Phosphorus supply, arbuscular mycorrhizal fungal species, and plant genotype impact on the protective efficacy of mycorrhizal inoculation against wheat powdery mildew. *Mycorrhiza* 26:685–697.
- Myers JP, Antoniou MN, Blumberg B et al (2016) Concerns over use of glyphosate-based herbicides and risks associated with exposures: a consensus statement. *Environ Heal A Glob Access Sci Source* 15:1–13. doi.org/10.1186/s12940-016-0117-0
- Myers SS, Zanobetti A, Kloog I, Huybers P, Leakey AD, Bloom AJ, Carlisle E, Dietterich LH, Fitzgerald G, Hasegawa T, Holbrook NM, Nelson RL, Ottman MJ, Raboy V, Sakai H, Sartor KA, Schwartz J, Seneweera S, Tausz M, Usui (2014) Increasing CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, 510(7503), 139-142.
- Nabti E, Sahnoune M, Ghoul M, Fischer D, Hofmann A, Rothballer M, Schmid M & Hartmann A (2010) Restoration of growth of durum wheat (*Triticum durum* var. waha) under saline conditions due to inoculation with the rhizosphere bacterium *Azospirillum brasilense* NH and extracts of the marine alga *Ulva lactuca*. *J. Plant Growth Regul.* 29 (1), 6–22.
- Nacoön, S., Jogloy, S., Riddech, N., Mongkolthanaruk, W., Kuyper, T. W. & Boonlue, S. (2020) Interaction between phosphate solubilizing bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on growth promotion and tuber inulin content of *Helianthus tuberosus* L. *Sci. Rep.* 10:4916. doi: 10.1038/s41598-020-61846-x
- Nadal M & Paszkowski U (2013) Polyphony in the rhizosphere: presymbiotic communication in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Curr Opin Plant Biol* 16:473-479.
- Nadi E, Ayneband A, Mojaddam M (2013) Effect of nano-iron chelate fertilizer on grain yield, protein percent and chlorophyll content of faba bean (*Vicia faba* L.) *Int J Biosci* 3(9):267–272.
- Nadian H, Smith SE, Alston AM et al (1998) Effects of soil compaction on phosphorus uptake and growth of *Trifolium subterraneum* colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 139:155–165. doi:10.1046/j.1469-8137.1998.00219.x
- Nagahashi G & Douds DD (2000) Partial separation of root exudate components and their effects upon the growth of germinated spores of AM fungi. *Mycol Res* 104(Part 12):1453–1464.
- Nagahashi G & Douds DD Jr (1997) Appressorium formation by AM fungi on isolated cell walls of carrot roots. *New Phytol.* 136:299–304.
- Nagahashi G & Douds DD Jr (2011) The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal Biol.* 115:351–358.
- Nägeli C (1842) Pilze im Innern von Zellen. (Fungi within cells). *Linnaea* 16:278-285.
- Nagy R, Drissner D, Amrhein N, Jakobsen I & Bucher M (2009) Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated. *New Phytol.* 181:950–959.
- Nair A, Kolet SP, Thulasiram HV et al (2015a) Role of methyl jasmonate in the expression of mycorrhizal induced resistance against *Fusarium oxysporum* in tomato plants. *Physiol Mol Plant Pathol* 92:139–145
- Nair A, Kolet SP, Thulasiram HV et al (2015b) Systemic jasmonic acid modulation in mycorrhizal tomato plants and its role in induced resistance against *Alternaria alternata*. *Plant Biol* 17:625–631.
- Nair MG, Safir GR, Siqueira JO (1991) Isolation and identification of vesicular-arbuscular mycorrhiza stimulatory compounds from clover (*Trifolium repens*) roots. *Appl Environ Microbiol* 57:434–439.
- Nair, A., Kolet, S.P., Thulasiram, H.V. & Bhargava, S. (2015) Systemic jasmonic acid modulation in mycorrhizal tomato plants and its role in induced resistance against *Alternaria alternata*. *Plant Biol.* 17, 625–631. <https://doi.org/10.1111/plb.12277>
- Nakabayashi R, Mori T, Saito K. (2014) Alternation of flavonoid accumulation under drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signal. Behav.* 9, e29518.
- Nakatani AS, Mescolotti DLC, Nogueira MA, Martinez AM, Miyauchi MYH, Stürmer SL, et al. (2011) Dosage-dependent shift in the spore community of arbuscular mycorrhizal fungi following application of tannery sludge. *Mycorrhiza* 21, 515–522.
- Nanda M, Cordell D and Kansal A 2019 Assessing national vulnerability to phosphorus scarcity to build food system resilience: the case of India *J. Environ. Manage.* 240 511–17
- Nanjudappa A, Bagyaraj DS, Saxena AK, Kumar M & Chakdar H (2019) Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus* spp. in soil enhancing growth of crop plants. *Fungal Biol Biotechnol* 6:1–10.
- Nannipieri, P, Giagnoni, L, Landi, L. & Renella, G. (2011) Role of phosphatase enzymes in soil. In *Phosphorus in Action: Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling* (eds Bunemann, E.K, Oberson, A, Frossard, E.). Springer, Heidelberg, pp. 215–244.
- Naranjo-Ortiz, M.A. & Gabaldón, T. (2019), Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the Fungi. *Biol Rev*, 94: 2101-2137. <https://doi.org/10.1111/brv.12550>
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Höglberg, M & Höglberg, P. (1998) Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, 392(6679), 914-916.
- Nasim, G.H.A.Z.A.L.A., 2011. Crop straw burning Practice—a threat to arbuscular mycorrhizal biodiversity. *Pak J Bot*, 43(6), pp.2961-2966.
- Natarajan K, Senthilarasu G, Kumaresan V, Riviere T (2005) Diversity in ectomycorrhizal fungi of a dipterocarp forest in Western Ghats. *Curr Sci*, 88(12):1893-5.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 19052– 19059.
- National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine. (2019) Science Breakthroughs to Advance Food and Agricultural Research by 2030. *Washington, DC: The National Academies Press.* 228pp. doi: <https://doi.org/10.17226/25059>.
- Naumann, M., Schüssler, A. & Bonfante, P. (2010) The obligate endobacteria of arbuscular mycorrhizal fungi are ancient heritable components related to the *Mollicutes*. *ISME J.* 4, 862–871.
- Navarro-Fernandez, C.M., Perez-Ramos, I.M., de la Riva, E.G., Vera, J.R., Roumet, C., Villar, R. & Maranon, T. (2016) Functional responses of Mediterranean plant communities to soil resource heterogeneity: a mycorrhizal trait-based approach. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1243–1253.
- Navas López, J. F. (2020) Mejora de olivo para adaptación a diferentes condiciones ambientales y sistemas de cultivo. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, IFAPA. UCOPress, v+46pp
- Navazio L & Mariani P (2008) Calcium opens the dialogue between plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Signal Behav.* 3:229–230. <https://doi.org/10.4161/psb.3.4.5093>

- Naylor, R.L. (2000) The economics of alien species invasions. In: *Invasive Species in a Changing World* (eds Mooney, H.A. & Hobbs, R.J.). Island Press, Washington, DC, pp. 241–259.
- Nedelciu CE, Ragnarsdottir KV, Schlyter P & Stjernquist I (2020) Global phosphorus supply chain dynamics: Assessing regional impact to 2050. *Global Food Security*, 26, 100426.
- Nedorost, L., Pokluda, R., 2012. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tomatoyield and nutrient uptake under different fertilization levels. *Acta Univ. Agric.Silvic. Mendel. Brun.* 60 (8), 181–186.
- Neeraja Gandhi K, Patil CP, Swamy GSK, Duragannavar MP & Patil PB (2010) The effect of AM fungi and bioformulations on softwood grafting in Jamun (*Syzygium cuminii* Skeels). *Mycorrhiza News* 22:6–11.
- Nehls U (2008) Mastering ectomycorrhizal symbiosis: the impact of carbohydrates. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1097–1108.
- Nehls U, Grunze N, Willmann M, Reich M, Küster H (2007) Sugar for my honey: Carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry*, 68, 82–91
- Neijssel, O. M., Tempest, D. W., Postma, P. W., Duine, J. A. & Jzn, J. F. (1983) Glucose metabolism by K⁺-limited *Klebsiella aerogenes*: evidence for the involvement of a quinoprotein glucose dehydrogenase. *FEMS Microbiol. Lett.* 20, 35–39. doi: 10.1111/j.1574-6968.1983.tb00085.x
- Neill, J. C. 1944. *Rhizophagus* in citrus. *N. Z. J. Sci. Tech. A.* 25:191–201.
- Nelson, S. D & Khan, S. U. (1992) Uptake of atrazine by hyphae of *Glomus vesiculararbuscular* mycorrhizae and root systems of corn (*Zea mays* L.). *Weed Science*, 40(1), 161–170. doi:10.1017/S0043174500057131
- Némec B (1899) Die Mykorrhiza einiger Lebermoose. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 17:311–317.
- Nemec S & Mvhrre D (1984) Virus-*Glomus etunicatum* interactions in *Citrus* rootstocks. *Plant Dis* 68:311–314.
- Nenova V (2006) Effect of iron supply on growth and photosystem II efficiency of pea plants. *Gen Appl Plant Physiol* 32:81–90.
- Nenova VR (2009) Growth and photosynthesis of pea plants under different iron supply. *Acta Physiol Plant* 31:385–391.
- Nesme T, Metson GS & Bennett EM (2018) Global phosphorus flows through agricultural trade. *Global Environ Change*, 50, 133–141.
- Ness, R.L.L. & Vlek, P.L.G. 2000, Mechanism of calcium and phosphate release from hydroxyapatite by mycorrhizal hyphae: Soil Science Society of America Journal, v. 64, p. 949–955, doi:10.2136/sssaj2000.643949x.
- Neumann E & George E (2004) Colonisation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) enhanced phosphorus uptake from dry soil in *Sorghum bicolor* (L.). *Plant Soil* 261:245–255.
- Newman EI (1966) A method of estimating the total length of root in a sample. *J Appl Ecol* 3:139–145.
- Newman EI (1995) Phosphorus inputs to terrestrial ecosystems. *The Journal of Ecology*, 83(4), 713. doi:10.2307/2261638
- Newman MM, Hoilett N, Lorenz N et al (2016) Glyphosate effects on soil rhizosphere-associated bacterial communities. *Sci Total Environ* 543:155–160. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.11.008>
- Nia SH, Zarea MJ, Rejali F & Varma A (2012) Yield and yield components of wheat as affected by salinity and inoculation with *Azospirillum* strains from saline or non-saline soil. *J. Saudi Soc. Agric. Sci.* 11 (2), 113–121.
- Nicolai O (1865) Das Wachstum der Wurzel. *Schriften d. k. physik.-ökonom. Ges. Z. Königsberg, Abh.* 6: 33–78.
- Nicolson T & Schenck N (1979) Endogoneous mycorrhizal endophytes in Florida. *Mycologia* 71: 178–198.
- Nicolson TH & Gerdemann JW (1968) Mycorrhizal *Endogone* species. *Mycologia* 60:313–325.
- Nicolson TH & Johnston C (1979) Mycorrhiza in the Graminae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. *Trans Br Mycol Soc* 72:261–268.
- Nicolson TH (1967) Vesicular-arbuscular mycorrhiza—a universal plant symbiosis. *Science Progress, Oxford* 55:561–581.
- Nicolson TH 1959 Mycorrhiza in the Graminae I. Vesicular-arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. *Transactions of the British Mycological Society* 42, 421–438.
- Nielsen JS, Jøner EJ, Declerck S Olsson S & Jakobsen I (2002) Phospho-imaging as a tool for visualization and non-invasive measurement of P transport dynamics in arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 154:809–819.
- Nielsen KB, Kjølner R, Bruun HH, Schnoor TK & Rosendahl S (2016) Colonization of new land by arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecol* 20:22–29.
- Nieves-Cordones M, Alemán F, Martínez V & Rubio F (2014) K⁺ uptake in plant roots. The systems involved, their regulation and parallels in other organisms. *J Plant Physiol* 171:688–695.
- Niewiadomska A (2004) Effect of Carbendazim, Imazetapir and thiram on nitrogenase activity, the number of microorganisms in soil and yield of red clover (*Trifolium pratense* L.). *Polish Journal of Environmental Studies* 11(6), 737–744
- Nitare J (ed) (2010) Signalarter: indikatorer på skyddsvärd skog: flora över kryptogamer. 4th ed. *Skogstyrelsens Förlag*. Jönköping, Sweden. 384 pp. ISBN: 9789188462534. [In Swedish.]
- Njeru EM, Muthini M, Muindi MM, Ombori O, Nchore SB, Runo S & Maingi JM (2020) Exploiting arbuscular mycorrhizal fungi-rhizobia-legume symbiosis to increase smallholder farmers crop production and resilience under a changing climate. In: *Singh BR, Safalaah A, Nyambilila A. Amuri LO, Eik BK, Sitaula, RL (eds) Climate impacts on agricultural and natural resource sustainability in Africa*. Springer, Cham, pp. 471–488.
- Nkebiwe, P. M., Weinmann, M. & Müller, T. (2016) Improving fertilizer-depot exploitation and maize growth by inoculation with plant growth-promoting bacteria: from lab to field. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 3, 1–16. doi: 10.1186/s40538-016-0065-5
- Noë, R & Kiers, E. T. (2018) *Mycorrhizal Markets, Firms, and Co-ops*. *Trends in Ecology & Evolution*. doi:10.1016/j.tree.2018.07.007
- Noedl H., Se Y., Schaecher K., Smith B.L., Socheat D., Fukuda M.M. (2008) Evidence of artemisinin-resistant malaria in western Cambodia. *New England Journal of Medicine*, 359, 2619–2620.
- Nogueira MA & Cardoso EJBN (2000) External mycelium production by arbuscular mycorrhizal fungi and growth of soybean fertilized with phosphorus. *Rev. Brasileira Ciencia Solo* 24, 329–338.
- Nogueira MA, Nehls U, Hampp R, Poralla K & Cardoso EJ (2007) Mycorrhiza and soil bacteria influence extractable iron and manganese in soil and uptake by soybean. *Plant Soil* 298:273–284.
- Norman JR & Hooker JE (2000) Sporulation of *Phytophthora fragariae* shows greater stimulation by exudates of non-mycorrhizal than by mycorrhizal strawberry roots. *Mycological Research*, 104(9), 1069–1073.
- Norman JR, Atkinson D, Hooker JE (1996) Arbuscular mycorrhizal fungal induced alteration to root architecture in strawberry and induced resistance to the root pathogen *Phytophthora fragariae*. *Plant Soil* 185:191–198.
- Norros V, Rannik Ü, Hussein T, Petäjä T, Vesala T, Ovaskainen O. 2014. Do small spores disperse further than large spores? *Ecology* 95:1612–1621.
- Norton R, Davidson E & Roberts T (2015) Position paper - nitrogen use efficiency and nutrient performance indicators. Technical Paper 01/2015. *Global Partnership on Nutrient Management (GPNM)*, Nairobi, 1–15.
- Nottingham, A.T, Turner, B.L, Winter, K, Chamberlain, P.M, Stott, A. & Tanner, E.V. (2013) Root and arbuscular mycorrhizal mycelial interactions with soil microorganisms in lowland tropical forest. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 85, 37–50.
- Nowak, J; Kaklewski, K. Klódko, D. Influence of various concentrations of selenic acid (IV) on the activity of soil enzymes. *Sci. Total Environ.* 2002, 291, 105–110.
- Nuccio EE, Hodge A, Pett-Ridge J, Herman DJ, Weber PK & Firestone MK (2013) An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacterial community and nitrogen cycling during litter decomposition. *Environ Microbiol.* 15:1870–1881.
- Nugent RA (2001) Using economic analysis to measure the sustainability of urban and peri-urban agriculture: a comparison of cost-benefit and contingent valuation analyses. Presentation at workshop on appropriate methodologies in urban agriculture. Nairobi, Kenya, 14 pp.
- Nurfadilah, S., Swarts, N.D., Dixon, K.W., Lambers, H., Merritt, D.J 2013. Variation in nutrient-acquisition patterns by mycorrhizal fungi of rare and common orchids explains diversification in a global biodiversity hotspot. *Annals of Botany* 111, 1233–1241 doi:10.1093/aob/mct064.

- Nussaume, L., Kanno, S., Javot, H., Marin, E., Pochon, N., Ayadi, A., Nakanishi, T.M. & Thibaud, M.C. (2011) Phosphate import in plants: focus on the PHT1 transporters. *Front. Plant Sci.* 2, 83.
- Nye PH & Tinker PB (1977) Solute movement in the soil-root system, vol 4. *University of California Press*, Berkeley, 342 pp.
- Nyomora AMS (2005) Distribution and abundance of the edible orchids of the Southern Highlands of Tanzania. *Tanzania Journal of Science* 31: 45-54.
- Nzanza B, Marais D & Soundy P (2012) Yield and nutrient content of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) as influenced by *Trichoderma harzianum* and *Glomus mosseae* inoculation. *Sci Hort* 144:55–59. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.005>
- O'Brien DG, McNaughton EJ (1928) Endotrophic mycorrhiza of strawberries and its significance. *Research Bull W. Scotland Agricult College* 1:1–32.
- O'Halloran IP, Miller MH, Arnold G (1986) Absorption of P by corn (*Zea mays* L.) as influenced by soil disturbance. *Can J Soil Sci* 66:287–302.
- Oades JM (1984) Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Cell Environ* 76:319–337
- Oades JM (1993) The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* 56 (1–4), 377–400.
- Oba H, Tawarayama K & Wagatsuma T (2002) Inhibition of pre-symbiotic hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* by root exudates of *Lupinus* spp. *Soil Sci Plant Nutr* 48:117–120.
- Obase, K., Matsuda, Y., Ito, S. 2013. *Enkianthus campanulatus* (Ericaceae) is commonly associated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23, 199-208.
- O'Brien DG & M'Naughton EJ (1928) Endotrophic mycorrhiza of strawberries and its significance. *Res. Bull. W. Scot. Agric. Coll.* 1:1-32.
- Ocampo JA (1986) Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of "host" and "non-host" plants: effect on the growth responses of the plants and competition between them. *Soil Biology and Biochemistry*, 18(6), 607-610.
- Ocón A, Hampp R, Requena N (2007) Trehalose turnover during abiotic stress in arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 174(4), 879-891.
- O'dea ME (2007) Influence of mycotrophy on native and introduced grass regeneration in a semiarid grassland following burning. *Restor Ecol* 15:149-155.
- Oehl F, de Souza FA, Sieverding E (2008) Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon* 106:311–360.
- Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M & Sieverding E (2010) Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 724–738.
- Oehl F, Laczko E, Oberholzer HR, Jansa J & Egli S (2017) Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Biol Fertil Soils* 53, 777–797. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1217-x>
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Boller T & Wiemken A (2003) Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Appl Environ Microbiol* 69: 2816–2824.
- Oehl F, Silva GAD, Goto BT & Sieverding E (2011b) Glomeromycota: three new genera and glomoid species reorganized. *Mycotaxon*, 116(1), 75–120.
- Oehl F, Silva GAD, Goto BT, Costa Maia L & Sieverding E (2011a) Glomeromycota: two new classes and a new order. *Mycotaxon*, 116, 365–379.
- Oehl, F & Sieverding, E. (2004) Pacispora, a new vesicular arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany and Angewandte Botanik*, 72, 72–82.
- Oehl, F., Silva, G. A. D., Sánchez-Castro, I., Goto, B. T., Maia, L. C., Vieira, H. E. E & Palenzuela, J. (2011c) Revision of Glomeromycetes with entrophosporoid and glomoid spore formation with three new genera. *Mycotaxon*, 117(1), 297–316.
- Oelmüller R (2019) Interplant communication via hyphal networks. *Plant Physiology Reports*, 24(4), 463–473.
- Oerke, E. (2006) Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43. doi:10.1017/S0021859605005708
- Ohsowski, B. M., Zaitsoff, P. D., Öpik, M. & Hart, M. M. Where the wild things are: looking for uncultured Glomeromycota. *New Phytol* 204, 171–179 (2014).
- Ohtomo R & Saito M (2005) Polyphosphate dynamics in mycorrhizal roots during colonization of an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 167(2), 571-578.
- Okada, H., Harada, H., Kadota, I., 2005. Fungal-feeding habits of six nematode isolates in the genus *Filenchus*. *Soil Biology and Biochemistry* 37 (6), 1113–1120.
- Okon Y & Itzigsohn R (1992) Poly-beta-hydroxy butyrate metabolism in *Azospirillum brasilense* and ecological role of PHB in the rhizosphere biodegradable plastic production. *FEMS Microbiol. Rev.* 103, 131–140.
- Okon Y & Labandera-Gonzalez CA (1994) Agronomic applications of *Azospirillum*: an evaluation of 20 years worldwide field inoculation. *Soil Biol. Biochem.* 26, 1591–1601. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90311-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90311-5).
- Okonmah LC (2011) Effects of different types of staking and their cost effectiveness on the growth, yield and yield components of cucumber *Cucumis sativus* L. *International Journal of Agric. Science* 1(15), 292-295.
- Oláh B, Brière C, Bécarg D, Dénarié J, Gough C. 2005. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway. *Plant J.* 44:195–207.
- Olander, L.P. & Vitousek, P.M. (2000) Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49, 175–190.
- Old, K.M., Darbyshire, J.F., 1978. Soil fungi as food for giant amoebae. *Soil Biology and Biochemistry* 10 (2), 93–100.
- Oldroyd GED (2013) Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat Rev Microbiol* 11:252-263.
- Oldroyd GED, Harrison MJ & Udvardi M (2005) Peace talks and trade deals: Keys to long-term harmony in legume-microbe symbioses. *Plant Physiol*, 137:1205-10
- Olijve, W. & Kok, J J (1979) Analysis of growth of *Gluconobacter oxydans* in glucose containing media. *Arch. Microbiol.* 121, 283–290.
- Oliveira AL, Santos OJ, Marcelino PR, Milani KM, Zuluaga MY, Zucareli C & Gonçalves LS (2017) Maize inoculation with *Azospirillum brasilense* Ab-V5 cells enriched with exopolysaccharides and polyhydroxybutyrate results in high productivity under low N fertilizer input. *Front. Microbiol.* 8, 1873
- Oliveira, R. S. Vosátka, M. Dodd, J C. & Castro, P. M. L. (2005) Studies on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and the efficacy of two native isolates in a highly alkaline anthropogenic sediment. *Mycorrhiza*. 16:23-31.
- Oliveros S (1932) Effect of soil inoculation on the growth of Benguet pine. *Makiling Echo* 11:205-214.
- Ollero-Lara, A. Agustí-Brisach, C. Lovera, M. Roca, L.F. Arquer, O. & Trapero, A. (2019) Field susceptibility of almond cultivars to the four most common aerial fungal diseases in southern Spain. *Crop. Prot.* 121, 12–27.
- Ollero-Lara, A. López-Moral, A. Lovera, M. Raya, M.C. Roca, L.F. Arquer, O. & Trapero, A. (2016) Las enfermedades del almendro en Andalucía. *Fruticultura* 49, 166–183.
- Olowe OM, Olawuyi OJ, Sobowale AA & Odebo AC (2018) Role of arbuscular mycorrhizal fungi as biocontrol agents against *Fusarium verticillioides* causing ear rot of *Zea mays* L. (maize). *Current Plant Biology* 15, 30-37
- Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS & Dean LA (1954) Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *USDA Circ.* 939. USDA, Washington, DC.
- Olsson P.A., Thingstrup I., Jakobsen I. & Baath E. (1999) Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1879–1887.
- Olsson PA, Jakobsen I & Wallander H (2002) Foraging and resource allocation strategies of mycorrhizal fungi in a patchy environment. In: *Mycorrhizal Ecology*. Eds MGA van der Heijden and IR Sanders. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 93-115.
- Olsson PA, Larsson L, Bago B, Wallander H & van Aarle I (2003) Ergosterol and fatty acids for biomass estimation of mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 159, 7-9.
- Olsson PA, Thingstrup I, Jakobsen I & Baath E (1999) Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1879–1887.

- Olsson PA, van Aarle IM, Allaway WG, Ashford AE & Rouhier H (2002) Phosphorus effects on metabolic processes in monoxenic arbuscular mycorrhiza cultures. *Plant Physiol* 130:1162–1171. <https://doi.org/10.1104/pp.009639>
- Olsson, P. A. & Johansen, A. (2000) Lipid and fatty acid composition of hyphae and spores of arbuscular mycorrhizal fungi at different growth stages. *Mycol. Res.* 104, 429–434. doi: 10.1017/s0953756299001410
- Olsson, P.A. & Johnson, N.C. (2005) Tracking carbon from the atmosphere to the rhizosphere. *Ecology Letters* 8 (12), 1264–1270.
- Olsson, P.A. (1999) Signature fatty acids provide tools for determination of distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 29, 303–310
- Olsson, P.A. Hammer, E.C. Wallander & H. Pallon, J (2008) Phosphorus availability influences elemental uptake in the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*, as revealed by particle-induced X-ray emission analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 4144–4148.
- Olsson, P.A. Rahm, J; Aliasgharzad, N. (2010) Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits. *FEMS Microbiol. Ecol.* 72, 123–131.
- Önder M, Ceyhan E & Kahraman A (2011) Effects of agricultural practices on environment. *Biol. Environ. Chem.* 24, 28–32.
- Op den Camp R, Streng A, De Mita S, Cao Q, Polone E, *et al.* (2011) LysM-type mycorrhizal receptor recruited for rhizobium symbiosis in nonlegume *Parasponia*. *Science* 331:909–912.
- Öpik M, Metsis M, Daniell TJ, Zobel M & Moora M (2009) Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytol.* 184: 424–437.
- Öpik M, Moora M, Liira J & Zobel M (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *J. Ecol.* 94: 778–790.
- Or D, Keller T & Schlesinger WH (2021) Natural and managed soil structure: On the fragile scaffolding for soil functioning. *Soil and Tillage Research*, 208, 104912.
- Orchard, S., Hilton, S., Bending, G.D., Dickie, I.A., Standish, R.J, Gleeson, D.B., Jeffery, R.P., Powell, JR., Walker, C., Bass, D., Monk, J, Simonin, A. & Ryan, M.H. (2017a) Fine root endophytes (*Glomus tenue*) are related to Mucoromycotina, not Glomeromycota. *New Phytologist* 213, 481–486.
- Orchard, S., Standish, R.J, Dickie, I.A., Renton, M., Walker, C., Moot, D. & Ryan, M.H. (2017b) Fine root endophytes under scrutiny: a review of the literature on arbuscule-producing fungi recently suggested to belong to the Mucoromycotina. *Mycorrhiza* 27, 619–638.
- Ordoñez, Y. M., Fernandez, B. R., Lara, L. S., Rodriguez, A., Uribe-Vélez, D. & Sanders, I. R. (2016) Bacteria with phosphate solubilizing capacity alter mycorrhizal fungal growth both inside and outside the root and in the presence of native microbial communities. *PLoS ONE* 11:e0154438.
- Ordoookhani, K., Moezi, A., Khavazi, K. & Rejali, F. (2013) Effect of plant growthpromoting rhizobacteria and mycorrhiza on tomato fruit quality. *Acta Hort.* 989, 91–96.
- Orfanoudakis M, Wheeler CT & Hooker JE (2010) Both the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* and *Frankia* increase root system branching and reduce root hair frequency in *Alnus glutinosa*. *Mycorrhiza* 20, 117–126. doi: 10.1007/s00572-009-0271-0
- Orlovich D & Ashford AE (1993) Polyphosphate granules are an artefact of specimen preparation in the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. *Protoplasma* 173:91–105.
- Orlovich, D.A. & Cairney, J.W.G. (2004) Ectomycorrhizal fungi in New Zealand, current perspectives and future directions. *N. Z. J. Bot.*, 42, 721–738.
- Orłowska, E. *et al.* (2002) Influence of restoration on arbuscular mycorrhiza of *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae) and *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) from calamine spoil mounds. *Mycorrhiza* 12, 153–159.
- Orozco-Cardenas M, McGurl B, Ryan CA. 1993. Expression of an antisense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90, 8273–8276.
- Ortas I (2003) Effect of selected mycorrhizal inoculation on phosphorus sustainability in sterile and non-sterile soils in the harran plain in South Anatolia. *J. Plant Nutr.* 26, 1–17. doi: 10.1081/PLN-120016494
- Ortas I (2010) Effect of mycorrhiza application on plant growth and nutrient uptake in cucumber production under field conditions. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 8, 116–122.
- Ortas I (2012a) Do maize and pepper plants depend on mycorrhizae in terms of phosphorus and zinc uptake? *J. Plant Nutr.* 35, 1639–1656.
- Ortas I (2012b) Mycorrhiza in citrus: growth and nutrition. In: *Srivastava, A.K. (Ed.), Advances in Citrus Nutrition*. Springer-Verlag, The Netherlands, 333–351.
- Ortaş I (2020) Mycorrhizas in fruit nutrition: important breakthroughs. In: *Hu C & Srivastava AK (eds) Fruit Crops*. Elsevier, pp 339–351.
- Ortas I, Demirbas A & Akpinar C (2018) Time period and nutrient contents alter the mycorrhizal responsiveness of citrus seedlings. *Eur. J. Hortic. Sci.* 83, 72–80.
- Ortiz N, Armada E, Duque E, Roldan A & Azcon R (2015) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi and/or bacteria to enhancing plant drought tolerance under natural soil conditions: effectiveness of autochthonous or allochthonous strains. *Functional Biotechnology*, 174, 87–96.
- Orwin KH, Kirschbaum MU, St John MG and Dickie IA. (2011) Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment. *Ecology Letters* 14, 493–502.
- Osenio TO, Shongwe NS & Masarirambi MT (2010) Effect of arbuscular mycorrhiza (AM) inoculation on the performance of tomato nursery seedlings in vermiculite. *International Journal of Agriculture & Biology* 12 (5): 789–792.
- Osorio NW, Osorno L, Leon JD & Álvarez C (2017) Plant-microbe interactions for phosphate management in tropical soils. In: *Essential plant nutrients* (pp. 491–512). Springer, Cham.
- Osorio, N. W. (2014) Manejo de nutrientes en suelos del trópico. Colombia: *Editorial L. Vieco S.A.S.* 412 pp
- Ouledali, S., Ennajeh, M., Zrig, A., Gianinazzi, S., Khemira, H., 2018. Estimating the contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to drought tolerance of potted olive trees (*Olea europaea*). *Acta Physiol. Plant.* 40, 81. DOI 10.1007/s11738-018-2656-1.
- Outlaw JL, Bryant HL, Raulston JM, Knapek GM, Herbst BK & Fischer BL (2022) Economic impact of higher fertilizer prices on AFPC’s representative crop farms. Briefing Paper 22-01, January 2022. Agricultural and Food Policy Center, Texas A&M University, 40pp.
- Ouziad, F., Hildebrandt, U., Schmelzer, E., Bothe, H. (2005) Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *J. Plant Physiol.* 162, 634–649. doi: 10.1016/j.jplph.2004.09.014
- Owen, S.M., Sieg, C.H., Gehring, C.A., Bowker, M.A., 2009. Above- and belowground responses to tree thinning depend on the treatment of tree debris. *Forest Ecology and Management* 259 (1), 71–80.
- Owusu-Bennoah E & Mosse B (1979) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XI. Field inoculation responses in barley, lucerne and onion. *New Phytol* 83:671–679.
- Ozgonen H, Erkilic A (2007) Growth enhancement and *Phytophthora* blight (*Phytophthora capsica* L.) control by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation in pepper. *Crop Prot* 26:1682–1688.
- Oztekin GB, Tuzela Y & Tuzel IH (2013) Does mycorrhiza improve salinity tolerance in grafted plants? *Sci Hort* 149:55–60.
- Ozturk, A., Caglar, O. & Sahin, F. (2003) Yield response of wheat and barley to inoculation of plant growth promoting rhizobacteria at various levels of nitrogen fertilization. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 166, 262–266. doi: 10.1002/jpln.200390038
- Pacak A, Barciszewska-Pacak M, Swida-Barteczka A, Kruska K, Sega P, Milanowska K, Jakobsen I, Jamorowski A & Szwejkowska-Kulinska J (2016) Heat stress affects Pi-related genes expression and inorganic phosphate deposition/accumulation in barley. *Frontiers Plant Sci.* 7, 1–19.
- Pagano MC & Miransari M (2016) The importance of soybean production worldwide. In: *Abiotic and biotic stresses in soybean production*. Academic Press, 1–26.
- Pagano MC, Dantas BL, Weber OB, Correa EA, Tancredi FD, Duarte NF, Bago A & Cabello MN (2016) Mycorrhizas in agroecosystems. In: *M.C. Pagano (ed.) Recent advances on mycorrhizal fungi (Fungal Biology)*. Springer International, Switzerland, 91–100.
- Pagnon J (1973) La truffe. *L’Imprimerie Aubanel*, Avignon, France.

- Pal R, Chakrabarti K, Chakraborty A & Chowdhury A (2005) Pencycuron application to soils: Degradation and effect on microbiological parameters. *Chemosphere* 60, 1513–1522.
- Pal S, Singh HB, Farooqui A, Rakshit A (2016) Commercialization of Arbuscular Mycorrhizal Technology in Agriculture and Forestry. In: Singh H, Sarma B, Keswani . (eds) *Agriculturally important microorganisms*. Springer, Singapore pp 97–105.
- Paliwal RL, Granados G, Lafitte HR, Violic AD & Marathrée JP (2000) Tropical maize: improvement and production. *FAO, Rome*, 1-363.
- Pallottino F, Costa C, Antonucci F & Menesatti P (2013) Sweet cherry freshness evaluation through colorimetric and morphometric stem analysis: Two refrigeration systems compared. *Acta Alimentaria*, 42, 428–436.
- Palmer C & Guerinot ML (2009) A question of balance: Facing the challenges of Cu, Fe & Zn homeostasis. *Nat. Chem. Biol.* 5, 333–340.
- Palmer JG (1969) Techniques and procedures for culturing ectomycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizae. Proceedings Of The First North American Conference On Mycorrhizae. April 1969. Misc. Publication 1189*. (Hacskaylo E, ed.) U.S. Department Of Agriculture - Forest Service, Washington. 132-144.
- Palmgren MG, Clemens S, Williams LE, Krämer U, Borg S, Schjørring JK & Sanders D (2008) Zinc biofortification of cereals: problems and solutions. *Trends Plant Sci*, 1:464–73.
- Palmieri MC, Perazzolli M, Matafora V, Moretto M, Bachi A & Pertot I (2012) Proteomic analysis of grapevine resistance induced by *Trichoderma harzianum* T39 reveals specific defence pathways activated against downy mildew. *J Exp Bot* 63: 6237–6251.
- Pan B, Lam SK, Mosier A, Luo Y & Chen D (2016) Ammonia volatilization from synthetic fertilizers and its mitigation strategies: a global synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 283-289.
- Pandey A, Sharma E & Palni LMS (1998) Influence of bacterial inoculation on maize in upland farming systems of the Sikkim Himalaya. *Soil Biol. Biochem.* 30, 379–384.
- Pandey DK, Kaur P & Dey A (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi: effects on secondary metabolite production in medicinal plants. In: *Fungi and Their Role in Sustainable Development: Current Perspectives*, 507–538. doi:10.1007/978-981-13-0393-7_28
- Pandey R & Garg N (2017) Arbuscular mycorrhizal symbiosis: genetic and functional diversity. In: *Mycorrhiza-Eco-Physiology, Secondary Metabolites, Nanomaterials*. Springer, Cham, pp. 149-181.
- Pandey R (2005) Field application of bio-organics in the management of *Meloidogyne incognita* in *Mentha arvensis*. *Nematol Mediterr* 33:51–54.
- Pandey S & Singh DK (2004) Total bacterial and fungal population after chlorpyrifos and quinalphos treatments in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) soil. *Chemosphere* 55, 197–205.
- Pandit R, Parrotta JA, Chaudhary AK, Karlen DL, Vieira DL, Anker Y, Chen R, Morris J, Harris J & Ntshosho P (2020) A framework to evaluate land degradation and restoration responses for improved planning and decision-making. *Ecosystems People* 16(1):1–18.
- Pansu M & Gautheyrou J (2006a) Analysis of extractable and total elements. In: *Handbook of Soil Analysis*, Springer, Berlin, Heidelberg. 895-974. doi: 10.1007/978-3-540-31211-6_31
- Pansu M & Gautheyrou J (2006b) Lime requirement. In: *Handbook of Soil Analysis*, Springer, Berlin, Heidelberg. 687–696. doi: 10.1007/978-3-540-31211-6_24
- Pansu M & Gautheyrou J (2006c) Organic and total C, N (H, O, S) analysis. In: *Handbook of Soil Analysis*, Springer, Berlin, Heidelberg. 327–370. doi: 10.1007/978-3-540-31211-6_10
- Pansu M & Gautheyrou J (2006d) Soluble salts. In: *Handbook of Soil Analysis*, Springer, Berlin, Heidelberg. 605-628.
- Pansu M, Gautheyrou J & Loyer JY (2001) Soil analysis - sampling, instrumentation and quality control. Balkema, Lisse, Abington, Exton, Tokyo, 489.
- Panwar J & Singh O (2000) Response of *Azospirillum* and *Bacillus* on growth and yield of wheat under field conditions. *Indian J. Plant Physiol.* 5 (1), 108–110.
- Panwar J, Tarafdar JC, Yadav RS, Saini VK, Aseri GK & Vyas A (2007) Technique for visual demonstration of germinating AM spore and their multiplication in pots. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 170: 659–663.
- Panwar J, Yadav RS, Yadav BK & Tarafdar JC (2008) Arbuscular mycorrhizae: a dynamic microsymbiont for sustainable agriculture. In: *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry* (pp. 159-176). Springer, Dordrecht.
- Parça F & Unay A (2021) A preliminary study on the response of confectionery sunflower (*Helianthus annuus* L.) to arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *ANADOLU Ege Tarımsal Araştırma Enstitüsü Dergisi*, 31(1), 1-8.
- Parent S (1990) Problems associated with the formulation of a premixed medium containing VAM. In: Allen MF, Williams SE (eds) *Abstracts, 8th North American Conference on Mycorrhizae*, University of Wyoming Agricultural Experiment Station, Laramie, Wyo., p 234.
- Parfrey, L.W., Lahr, D.J.G., Knoll, A.H., Katz, L.A. 2011. Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 13624-13629.
- Parfitt DE, Kafkas S, Batle I, Vargas FJ, Kallsen CE (2012) Pistachio. In: *Badenes ML, Byrne DH (eds) Fruit breeding*. Springer, New York, p 875
- Parihar M & Rakshit A (2016) Arbuscular mycorrhiza: a versatile component for alleviation of salt stress. *Nat Environ Pollut Technol* 15(2):417-428.
- Parihar M, Meena VS, Mishra PK, Rakshit A, Choudhary M, Yadav RP, Rana K & Bisht JK (2019) Arbuscular mycorrhiza: a viable strategy for soil nutrient loss reduction. *Archives of microbiology*, 201(6), 723-735.
- Paris, F, Bonnaud, P, Ranger, J, Robert, M and Lapeyrie, F. 1995. Weathering of ammonium or calcium-saturated 2:1 phyllosilicates by ectomycorrhizal fungi in vitro. *Soil Biol. Biochem.* 27: 1237–1244.
- Pariske M (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Rev. Microbiol.* 6: 763-775.
- Parker IM & Gilbert GS (2004) The evolutionary ecology of novel plant-pathogen interactions. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 675-700.
- Parnell, J. J., Berka, R., Young, H. A., Sturino, J. M., Kang, Y., Barnhart, D. M., et al. (2016) From the lab to the farm: an industrial perspective of plant beneficial microorganisms. *Front. Plant Sci.* 7:1110. doi: 10.3389/fpls.2016.01110
- Parniske M (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6: 763-775.
- Paskovic I, Soldo B, Ban SG, Radic T, Lukic M, Urlic B, Mimica M, Bubola KB, Colla G, Rouphael Y, Major N, Simprage M, Ban D, Palcic I, Franic M, Grozic K & Lukic I (2021) Fruit quality and volatile compound composition of processing tomato as affected by fertilisation practices and arbuscular mycorrhizal fungi application. *Food Chemistry*, 359:129961.
- Paszukowski U & Boller T (2002) The growth defect of Irt1, a maize mutant lacking lateral roots, can be complemented by symbiotic fungi or high phosphate nutrition. *Planta* 214 (4), 584–590.
- Paszukowski U (2006) A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 172 (1), 35–46.
- Patouillard N (1894a) Les Terféz de la Tunisie. *J Bot (Morot)* 8(8):153–156.
- Patouillard N (1894b) Les Terféz de la Tunisie (2^{ème} note). *J Bot (Morot)* 8(10):181–182.
- Patouillard N (1899) Champignons du Nord de l’Afrique. *Bull Soc Mycol France* 15:54–59.
- Pattinson GS, Smith SE, Doube BM 1997 Earthworm *Apporectodea trapezoides* had no effect on dispersal of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1079-1088.
- Paugy M, Baillon F, Chevalier D, Duponnois R (2004) Elephants as dispersal agents of mycorrhizal spores in Burkina Faso. *Afr J Ecol* 21:123–128.
- Paul C, Hanley N, Meyer ST, Fürst C, Weisser WW, Knoke T (2020) On the functional relationship between biodiversity and economic value. *Science Adv* 6(5): eaax7712. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax7712>
- Paul EA (2015) Soil microbiology, ecology, and biochemistry: an exciting present and great future built on basic knowledge and unifying concepts. In: *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry (Fourth Edition)*. London: Elsevier. 1–14.
- Paul MJ, Foyer CH. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 52: 1383–1400.
- Paula MA, dePinto JEB, Siqueira JO & Pasqual M (1994) Benefits of plant cell suspension to vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in vitro. 3. Effects of different culture medium. *Pesqui Agropecu Bras* 25:1117–1124

- Pawlowska TE & Taylor JW (2004) Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 427:733–737.
- Paymaneh, Z., Sarcheshmehpour, M., Bukovská, P & Jansa, J. (2019) Could indigenous arbuscular mycorrhizal communities be used to improve tolerance of pistachio to salinity and/or drought? *Symbiosis*. doi:10.1007/s13199-019-00645-z
- Paz A, Bellanger JM, Lavoise C, Molia A, Ławrynowicz M, Larsson E, Ibarra IO, Jeppson M, Læssøe T, Sauve M, Richard F, Moreau PA (2017) The genus *Elaphomyces* (Ascomycota, Eurotiales): a ribosomal DNA-based phylogeny and revised systematics of European 'deer truffles'. *Persoonia*. 38:197-239. doi: 10.3767/003158517X697309.
- Pearson JN & Jakobsen I (1993a) Symbiotic exchange of carbon and phosphorus between cucumber and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 124: 481–488.
- Pearson JN & Jakobsen I (1993b) The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ³²P and ³³P. *New Phytol* 124:489–494. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03840.x>
- Pearson V & Tinker PB (1975) Measurement of phosphorus fluxes in the external hyphae of endomycorrhizas. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, pp 277–287.
- Peay KG & Bruns TD. 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant–fungal interactions. *New Phytologist* 204: 180–191.
- Peay KG, Belisle M, Fukami T. 2012. Phylogenetic relatedness predicts priority effects in nectar yeast communities. *Proceedings. Biological Sciences/The Royal Society* 279: 749–758.
- Pedone-Bonfim M.V, A Lins M, Coelho I.R, Santana A.S, Da Silva F.S.B & Maia L.C. (2012) Mycorrhizal technology and phosphorus in the production of primary and secondary metabolites in cebil (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan) seedlings. *J. Sci. Food Agric.*, 93, 1479–1484.
- Pedraza RO (2015) Siderophores production by *Azospirillum*: biological importance, assessing methods and biocontrol activity. In: *Cassán F, Okon Y & Creus C (Eds). Handbook for Azospirillum*. Springer, Cham, 251–262. DOI 10.1007/978-3-319-06542-7_14
- Pedraza RO, Bellone CH, Bellone SC, Boa Sorte PMF & Teixeira KRS (2009) *Azospirillum* inoculation and nitrogen fertilization effect on grain yield and on the diversity of endophytic bacteria in the phyllosphere of rice rainfed crop. *Eur. J. Soil Biol* 45, 36–43.
- Pegler DN (2002) Useful fungi of the world: The 'poor man's truffles of Arabia' and 'Manna of the Israelites'. *Mycologist* 16:89.
- Pei YC, Siemann E, Tian BL, Ding JQ (2020) Root flavonoids are related to enhanced AMF colonization of an invasive tree. *AoB Plants*. 12:plaa002.
- Peipp H, Maier W, Schmidt J, Wray V, Strack D (1997) Arbuscular mycorrhizal fungus-induced changes in the accumulation of secondary compounds in barley roots. *Phytochemistry*, 44, 581–587.
- Peipp, H. Maier, W. Schmidt, J. Wray, V. Strack, D. Arbuscular mycorrhizal fungus-induced changes in the accumulation of secondary compounds in barley roots. *Phytochemistry* 1997, 44, 581–587.
- Peix A, Ramírez-Bahena MH, Velázquez E & Bedmar EJ (2015) Bacterial associations with legumes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34(1-3): 17–42.
- Pellegrino E, Bedini S (2014) Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochemist* 68:429–439.
- Pellegrino E, Bedini S, Avio L, Bonari E, Giovannetti M (2011) Field inoculation effectiveness of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi in a Mediterranean agricultural soil. *Soil Biology & Biochemistry* 43:367–376.
- Pellegrino E, Öpik M, Bonari E & Ercoli L (2015) Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: a meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. *Soil Biology and Biochemistry*, 84, 210–217.
- Pellegrino E, Piazza G, Arduini I & Ercoli L (2020) Field inoculation of bread wheat with *Rhizophagus irregularis* under organic farming: variability in growth response and nutritional uptake of eleven old genotypes and a modern variety. *Agronomy* 10(3):333.
- Pellegrino E, Turrini A, Gamper HA, Cafà G, Bonari E, Young JP & Giovannetti M (2012) Establishment, persistence and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants in the field revealed using molecular genetic tracing and measurement of yield components. *New Phytologist*, 194(3), 810–822.
- Pem D & Jeewon R (2015) Fruit and vegetable intake: benefits and progress of nutrition education interventions- narrative review article. *Iran J. Public Health* 44, 1309–1321.
- Pemberton LMS, Tsai SL, Lovell PH, Harris PJ 2001. Epidermal patterning in seedling roots of eudicotyledons. *Annals of Botany* 87: 649 – 645.
- Pepe A, Giovannetti M & Sbrana C (2018) Lifespan and functionality of mycorrhizal fungal mycelium are uncoupled from host plant lifespan. *Scientific Reports* 8, 10235. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28354-5>
- Pepe A, Giovannetti M & Sbrana C (2020) Appressoria and phosphorus fluxes in mycorrhizal plants: connections between soil- and plant-based hyphae. *Mycorrhiza*. doi: 10.1007/s00572-020-00972-w
- Pepe A, Sbrana C, Ferrol N & Giovannetti M. (2017) An *in vivo* whole-plant experimental system for the analysis of gene expression in extraradical mycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza*, 27(7), 659–668.
- Pepe, A, Giovannetti, M & Sbrana, C. (2016) Different levels of hyphal self-incompatibility modulate interconnectedness of mycorrhizal networks in three arbuscular mycorrhizal fungi within the Glomeraceae. *Mycorrhiza*, 26(4), 325–332.
- Pereg Gerk L, Gilchrist K & Kennedy IR (2000) Mutants with enhanced nitrogenase activity in hydroponic *Azospirillum brasilense*-wheat associations. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 2175–2185.
- Pereira JA, Vieira IJ, Freitas MS, Prins CL, Martins MA & Rodrigues R (2016) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on *Capsicum* spp. *The Journal of Agricultural Science*, 154(5), 828–849.
- Pereyra MA, Ballesteros FM, Creus CM, Sueldo RJ & Barassi CA (2009) Seedlings growth promotion by *Azospirillum brasilense* under normal and drought conditions remains unaltered in Tebuconazole treated wheat seeds. *Eur. J. Soil Biol.* 5 (1), 20–27.
- Pereyra MA, Garcia P, Colabelli MN, Barassi CA & Creus CM (2012) A better water status in wheat seedlings induced by *Azospirillum* under osmotic stress is related to morphological changes in xylem vessels of the coleoptile. *Appl. Soil Ecol.* 53, 94–97.
- Pérez-Velasco EA, Mendoza-Villarreal R, Sandoval-Rangel A, Cabrera-de la Fuente M, Robledo-Torres V & Valdez-Aguilar LA (2019) Evaluation of endomycorrhizae and *Azospirillum* sp. in agronomic characteristics and nutraceutical quality of chilli pepper (*Capsicum annuum*) in greenhouse. *ITEA*, 115(1), 18–30.
- Perotto, S., Daghino, S & Martino, E. (2018) Ericoid mycorrhizal fungi and their genomes: another side to the mycorrhizal symbiosis? *New Phytologist*, 220(4), 1141–1147.
- Perotto, S., Perotto, R., Faccio, A., Schubert, A., Sharma, A. & Bonfante, P. 1995. Ericoid mycorrhizal fungi: Cellular and molecular bases of their interactions with the host plant. *Can. J. Bot.* 73(S1): S557–S568. doi:10.1139/b95-296.
- Perrings C, Williamson M, Barbier EB, Delfino D, Dalmazzone S, Shogren J, Simmons P & Watkinson A (2002) Biological invasion risks and the public good, an economic perspective. *Conserv. Ecol.*, 6(1):1. <https://www.jstor.org/stable/pdf/26271860.pdf>
- Perry DA (1998) A moveable feast: the evolution of resource sharing in plant–fungus communities. *Trends Ecol. Evol.* 13: 432– 434.
- Peřkan-Berghöfer T, Shahollari B, Giong PH, Hehl S, Markert C, Blanke V, Kost G, Varma A & Oelmüller R (2004) Association of *Piriformospora indica* with *Arabidopsis thaliana* roots represents a novel system to study beneficial plant–microbe interactions and involves early plant protein modifications in the endoplasmic reticulum and at the plasma membrane. *Physiologia plantarum*, 122(4), 465–477.
- Petersen H & Luxton M. (1982) A comparative analysis of soil faunal populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39, 288–388.
- Petersen, R.H. & Hughes, K.W. (1999) Species and speciation in mushrooms. *BioScience*, 49, 440–451.
- Peterson RL, Massicotte HB & Melville LH (2004) *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, Ottawa; CABI Publishing. 172 pp. ISBN 0-660-19087-7.
- Peterson, R. *et al.* (1985) Vesicular–arbuscular mycorrhizal associations of vascular plants on Heron Island, a Great Barrier Reef coral cay. *Aust. J. Bot.* 33, 669–676.

- Petit, R.J. (2004) Biological invasions at the gene level. *Div. Distrib.*, 10, 159–165.
- Petri L (1903) Ricerche sul signifiacto morfologica del prosperoidi (sporangio di Janse) nelle micorrize endotrofiche. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 10:541.
- Petri L. 1919. Sopra una presunta malattia del pioppo. Firenze: M. Ricci. 10 p. [extract from *Annali del R. Istituto Superiore Forestale Nazionale*, vol. 4].
- Peuss H (1958) Untersuchungen zur Ökologie und Bedeutung der Tabakmycorrhiza. *Arch Microbiol* 29:112–142.
- Peyronel B (1923) Fructification de l'endophyte a arbuscules et a vesicules des mycorrhizes endotrophes. *Bull de la Societe Mycologique* 39:119-126.
- Peyronel B (1923-1924) Prime ricerche sulla micorize endotrofiche e sulla microflora radicola normale delle fanerogame. *Rivista di Biologia* 1923: 5, 463-485; 1924: 6, 17-53.
- Peyronel B (1924a) Prime ricerche sulle micorize endotrofiche e sulla microflora radicola normal delle fanerogame. *Rivista di Biologia* 6, 17-53.
- Peyronel B (1924b) Specie di "Endogone" produttrici di micorize endotrofiche. *Bollettino della Stazione di Patologia Vegetale di Roma*, 5: 73–75.
- Peyronel B (1937) Le "Endogone" quasi produttrici di micorize endotrofiche nelle Fanerogame alpestri. *Nuovo G Bot Ital* N S 44:584–586.
- Peyronel B (1937) Le "Endogone" quali produttrici di micorize endotrofiche nella fanerogame alpestri. *Nuovo. G. Bot. Ital.* 44:584-586.
- Peyronel B (1940) Prime osservazioni sui rapporti tra luce e simbiosi micorrizica. *Annuaire. Lab. Chanousia Giardino Botanico dell'Ordine Mauziana al Piccolo San Bernardo* 4:3–19.
- Peyronel B (1940a) Prime osservazione sui rapporti tra luce e simbiosi micorrizica. *Ann. Lab. Chanousia Giard. Bot. Alp. Ord. Mauriziano al Pic. S. Bernardo* 4:1-19.
- Peyronel B (1940b) Luce, humus e micorizia. *Atti. R. Accad. Sci. Torino.* 75:391-401.
- Peyronel B (1942) Ricerche sulla simbiosi micorrizica nelle epatiche. *Nuovo G. Bot. Ital. n.s.* 49:362-382.
- Peyronel B (1950) L'étude des mycorrhizes par l'observation directe. In: *Proceedings of the Seventh International Botanical Congress, Stockholm 1950.* pp 436–438.
- Peyronel B Fassi B, Fontana A, Trappe JM (1969) Terminology of mycorrhizae. *Mycologia* 61:410–411
- Pfeffer PE, Douds DD, Bécard G & Shachar-Hill Y (1999) Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol*, 120:587-598.
- Pfeffer W (1877) Ueber fleischfressende Pflanzen und uber die Ern'ahrung durch Aufnahme organischer Stoffe iiberhaupt. (On flesh-feeding plants and on nutrition through uptake of organic substances generally). *Landwirtschaftl. Jahrbucher* 6:969-998.
- Pfeffer, P. E., Douds, J. D., Becard, G. & Shachar-Hill, Y. (1999) Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol*. 120, 587–598. doi: 10.1104/pp.120.2.587
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C.A., Banks-Leite, C., Wearn, O.R., Marsh, C.J., Butchart, S.H.M., Arroyo Rodriguez, V., et al. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551, 187–191.
- Pfeiffer WH & McClafferty B (2007) HarvestPlus: breeding crops for better nutrition. *Crop Sci*, 47:S-88.
- Pham TT, Giang BL, Nguyen NH, Yen P, Hoang V, Ha B & Le N (2020) Combination of mycorrhizal symbiosis and root grafting effectively controls nematode in replanted coffee soil. *Plants* 9:555.
- Phillips JM & Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infections. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55, 158-161.
- Phipps CJ & Taylor TN (1996) Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *Mycologia* 88, 707-714.
- Piccini D & Azcon R (1987) Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the utilization of Bayovar rock phosphate by alfalfa plants using a sandvermiculite medium. *Plant Soil* 101:45-50.
- Piccinin GG, Braccini AL, Dan LG, Scapim CA, Ricci TT & Bazo GL (2013) Efficiency of seed inoculation with *Azospirillum brasilense* on agronomic characteristics and yield of wheat. *Industrial Crops and Products* 43, 393–397.
- Piccinin GG, Dan LG, de LE Braccini A, Mariano DD, Okumura RS, Bazo GL & Ricci TT (2011) Agronomic efficiency of *Azospirillum brasilense* in physiological parameters and yield components in wheat crop. *Journal of Agronomy* 10 (4), 132–135.
- Piccolo, A. & Mbagwu, J.S.C., 1999. Role of hydrophobic components of soil organic matter in soil aggregate stability. *Soil Science Society of America Journal* 63 (6), 1801–1810.
- Pickles BJ, Wilhelm R, Asay AK, Hahn AS, Simard SW & Mohn WW (2017) Transfer of ¹³C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytol.* 214, 400–411. doi: 10.1111/nph.14325
- Pieterse CM, Zamioudis C, Berendsen RL, Weller DM, Van Wees SC, Bakker PA. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual Review of Phytopathology* 52, 347–375.
- Pietikainen, A., Mikola, J, Vestberg, M., Setälä, H., 2009. Defoliation effects on *Plantago lanceolata* resource allocation and soil decomposers in relation to AM symbiosis and fertilization. *Soil Biology and Biochemistry* 41 (11), 2328–2335.
- Pii, Y., Aldrighetti, A., Valentinuzzi, F., Mimmo, T. & Cesco, S. (2019) *Azospirillum brasilense* inoculation counteracts the induction of nitrate uptake in maize plants. *J. Exp. Bot.* 70, 1313–1324. doi: 10.1093/jxb/ery433
- Pimentel D, Allen J, Beers A, Guinand L, Hawkins A, Linder R, McLaughlin P, Meer B, Musonda D, Perdue D, Poisson S, Salazar R, Siebert S & Stoner K (1993) Soil erosion and agricultural production. In: *Pimentel, D. (Ed.), World soil erosion and conservation* (pp. 277-292). Cambridge: Cambridge University Press.
- Pimentel D, Wilson C, McCallum C, Huang R, Dwen P, Flack J, Tran Q, Saltman T & Cliff B (1997) Economic and environmental benefits of biodiversity. *Bioscience* 47:747–757.
- Pimentel, D., Harvey, C., Resosudarmo, P., Sinclair, K., Kurz, D., McNair, M., Crist, S., Shpritz, L., Fitton, L., Saffouri, R., et al. (1995) Environment and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science* 267 (5201), 1117–1123.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50, 53–65.
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Pieterse CMJ & Dicke M (2010) Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends Plant Sci* 15:507–514.
- Pingali PL (2012) Green revolution: impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12302-12308.
- Pinochet J, Calvet C, Camprubi A & Fernández C (1995b) Interaction between the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal association of *Glomus intraradices* and Santa Lucia 64 cherry rootstock. *Plant Soil* 170:323–329.
- Pinochet J, Camprubi A & Calvet C (1993) Effects of the rootlesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of EMLA-26 apple rootstock. *Mycorrhiza* 4, 79–83. doi: 10.1007/BF00204062
- Pinochet, J., Calvet, C., Camprubi, A. & Fernandez, C. (1995a) Growth and nutritional response of Nemared peach rootstock infected with *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Fundam. Appl. Nematol.* 18, 205–210.
- Pinochet, J., Camprubi, A., Calvet, C., Fernandez, C. & Kabana, R. R. (1998) Inducing tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* by early mycorrhizal inoculation of micropropagated Myrobalan 29 C plum rootstock. *J. Am. Soc. Horti. Sci.* 123:342. doi: 10.21273/JASHS.123. 3.342
- Piotrowski, J.S., Denich, T., Klironomos, J.N., Graham, J.M., Rillig, M.C., 2004. The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. *New Phytologist* 164 (2), 365–373.
- Pirozynski KA & Malloch DW (1975) The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems* 6, 153–164.
- Pivato B, Offre P, Marchelli S, Barbonaglia B, Mougél C, Lemanceau P & Berta G (2009) Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi & host plant. *Mycorrhiza*. 19, 81-90.

- Pizzeghello D, Berti A, Nardi S & Morari F (2011) Phosphorus forms and P-sorption properties in three alkaline soils after long-term mineral and manure applications in north-eastern Italy. *Agriculture, ecosystems & environment*, 141(1-2), 58-66.
- Plassard C, Becquer A & Garcia K (2019) Phosphorus transport in mycorrhiza: How far are we? *Trends Plant Sci*, 24, 794–801.
- Plenchette C & Morel C (1996) External phosphorus requirement of mycorrhizal and non-mycorrhizal barley and soybean plants. *Biol Fertil Soils* 21:303–308.
- Plenchette C (2000) Receptiveness of some tropical soils from banana fields in Martinique to the arbuscular fungus *Glomus intraradices*. *Appl. Soil Ecol.* 15: 253-260.
- Plenchette C, Furlan V, Fortin JA (1981) Growth stimulation of apple trees in unsterilized soil under field conditions with VA mycorrhiza inoculation. *Can J Bot* 59:2003–2008.
- Plenchette C, Furlan V, Fortin JA (1983b) Responses of endomycorrhizal plants grown in calcined montmorillonite clay to different levels of phosphorus. I. Effect on growth and mycorrhizal development. *Can J Bot* 61:1377–1383
- Plenchette, C, Fortin, JA Furlan, V 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *Plant Soil* 70, 199–209.
- Plenchette, C., Clermont-Dauphin, C., Meynard, JM., Fortin, JA., 2005. Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Can. J. Plant Sci.* 85, 31–40.
- Plenchette, C., Fortin, JA., Furlan, V. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *Plant Soil* 70, 199–209.
- Plouznikoff K, Declerck S & Calonne-Salmon M (2016) Mitigating abiotic stresses in crop plants by arbuscular mycorrhizal fungi. In: *C Vos & K Kazan (Eds). Belowground defence strategies in plants*. Springer, 341–400.
- Ponder F (1980) Rabbits and grasshoppers: vectors of endomycorrhizal fungi of new coal mine spoil. Research Note NC- 250, USDA, North Central Forest Experiment Station, Newtown Square, Pennsylvania, USA.
- Pons F, Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S & Navatel JC (1983) Studies of VA mycorrhizae in vitro: mycorrhizal synthesis of axenically propagated wild cherry (*Prunus avium* L) plants. *Plant Soil* 71, 217- 221.
- Ponton F, Piché Y, Parent S, Caron M (1990a) The use of vesicular-arbuscular mycorrhizae in Boston fern production. I. Effects of peat-based mixes. *HortScience* 25:183–189.
- Ponton F, Piché Y, Parent S, Caron M (1990b) The use of vesicular-arbuscular mycorrhizae in Boston fern production. II. Evaluation of four inocula. *HortScience* 25:416–419.
- Poole EJ, Bending GD, Whipps JM & Read DJ (2001) Bacteria associated with *Pinus sylvestris*–*Lactarius rufus* ectomycorrhizas and their effects on mycorrhiza formation in vitro. *New Phytol* 151:743–751
- Porcel R & Ruiz-Lozano JM (2004) Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of experimental botany*, 55(403), 1743-1750.
- 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
- Porcel, R., Barea, J.M. & Ruiz-Lozano, J.M. (2003) Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytol.* 157, 135–143.
- Porras-Piedra A, Soriano-Martín ML, Porras-Soriano A & Izquierdo GF (2005) Influence of arbuscular mycorrhizas on the growth rate of mist-propagated olive plantlets. *Span J Agric Res* 3:98–105.
- Porras-Soriano A, Marcilla-Goldaracena I, Soriano-Martín ML & Porras Piedra A (2006) Development and resistance to *Verticillium dahliae* of olive plantlets inoculated with mycorrhizal fungi during the nursery period. *J. Agric. Sci.* 144: 151-157.
- Porras-Soriano A, Soriano-Martín ML, Porras-Piedra A & Azcón R (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi increase growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *J Plant Physiol* 166:1350–1359.
- Porter J & Semenov M (2005) Crop response to climatic variation. *Phil. Trans. Royal Soc. B. Biological Sciences* 360, 2021-2035.
- Poss JA, Pond E, Menge JA & Jarrell WM (1985) Effect of salinity on mycorrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate. *Plant and Soil* 88:307–319.
- Posta K, Marschner H & Römheld V (1994) Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza* 5:119–124.
- Postma, J, Nijhuis, E. H. & Someus, E. (2010) Selection of phosphorus solubilizing bacteria with biocontrol potential for growth in phosphorus rich animal bone charcoal. *Appl. Soil Ecol.* 46, 464–469. doi: 10.1016/j.apsoil.2010. 08.016
- Poulin MJ, Bel-Rhild R, Piche Y, Chenevert R (1993) Flavonoids released by carrot (*Daucus carota*) seedlings stimulate hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of optimal CO₂ enrichment. *J Chem Ecol.* 19:2317–27.
- Poveda J & Baptista P (2021) Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: mycorrhizal and endophytic fungi. *Crop Protection*, 146, 105672:1-9.
- Poveda J, Abril-Urias P & Escobar C (2020a) Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi. *Front. Microbiol.* 11, 992.
- Poveda J, Hermosa R, Monte E & Nicolás C (2019) *Trichoderma harzianum* favours the access of arbuscular mycorrhizal fungi to non-host Brassicaceae roots and increases plant productivity. *Scientific Reports*, 9(1): 1-11.
- Poveda J, Roeschlin RA, Marano MR & Favaro MA (2021) Microorganisms as biocontrol agents against bacterial citrus diseases. *Biol. Control* 158, 104602. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104602>
- Powell CL (1975) Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VIII. Uptake of P by onion and clover infected with different *Endogone* spore types in ³²P labelled soil. *New Phytologist* 75, 563-566.
- Powell CL (1976) Mycorrhizal fungi stimulate clover growth in New Zealand hill country soils. *Nature* 264:436–438.
- Powell CL (1979) Spread of mycorrhizal fungi through soil. *N Z J Agric Res* 22:335–339.
- Powell JR & Rillig MC (2018) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytol* 220(4):1059–1075.
- Powell JR, Parrent JL, Hart MM, Klironomos JN, Rillig M & Maherali H (2009) Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1676):4237-4245.
- Pozo MJ & Azcón-Aguilar C (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Curr Opin Plant Biol* 10:393–398.
- Pozo MJ, Albrechtsen BR, Bejarano ER, de la Peña E, Herrero S, Martínez-Medina A, Pastor V, Ravnskov S, Williams M & Biere A (2020) Three-way interactions between plants, microbes, and arthropods (PMA): Impacts, mechanisms, and prospects for sustainable plant protection. Teaching tools in plant biology: Lecture Notes. *The Plant Cell* 32, 1–11.
- Pozo MJ, Cordier C, Dumas-Gaudot E, Gianinazzi S, Barea JM & Azcon-Aguilar C (2002) Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *J Exp Bot* 53:525–534.
- Pozo MJ, Jung SC, López-Ráez JA et al. (2010) Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress: the role of plant defence mechanisms. In: *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*. Springer, Dordrecht, 193–207.
- Pozo MJ, Jung SC, Martínez-Medina A, López-Ráez JA, Azcón-Aguilar C & Barea JM (2013) Root allies: Arbuscular mycorrhizal fungi help plants to cope with biotic stresses. In: *R. Aroca (ed.). Symbiotic endophytes. Soil biology*, vol. 37. Springer, 289-307.
- Pozo MJ, López-Ráez JA, Azcón-Aguilar C & García-Garrido JM (2015) Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205(4), 1431-1436.
- Pozo MJ, Verhage A, García-Andrade J, García JM & Azcón-Aguilar C (2009) Priming plant defence against pathogens by arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact*. Springer, Berlin, Heidelberg, 123-135.

- Prasad R (2010) Zinc biofortification of food grains in relation to food security and alleviation of zinc. *Current science*, 98(10): 1300-1304.
- Preininger, C., Sauer, U., Bejarano, A. & Berninger, T. (2018) Concepts and applications of foliar spray for microbial inoculants. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 102, 7265–7282. doi: 10.1007/s00253-018-9173-4
- Preiss, K. & Gebauer, G. (2008) A methodological approach to improve estimates of nutrient gains by partially mycoheterotrophic plants. *Isot. Environ. Health Stud.* 44: 393–401. doi:10.1080/10256010802507458.
- Prillieux E & Riviere A (1856) Observations sur la germination et le developpement d'une orchidee (*Angraecum maculatum*). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 5: 119-136, plates 5-7.
- Prillieux E (1856) De la structure anatomique et du mode de vegetation du *Neottia nidus avis*. *Annales de Sciences Naturelles Botanique* Ser 4, Vol. 5: 267-282.
- Pringle A & Bever JD (2002) Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany* 89: 1439– 1446.
- Pringle A & Velling EC (2006) Last chance to know? Using literature to explore the biogeography and invasion biology of the death cap mushroom *Amanita phalloides* (Vaill. Ex Fr.: Fr.) Link. *Biol. Invasions*, 8(5):1131-1144. DOI: 10.1007/s10530-005-3804-2.
- Pringle, A., Baker, D.M., Platt, J.L., Wares, J.P., Latge, J.P. & Taylor, J.W. (2005) Cryptic speciation in the cosmopolitan and clonal human pathogenic fungus *Aspergillus fumigatus*. *Evolution*, 59, 1886–1899.
- Prinsen E, Costacurta A, Michiels K, Vanderleyden J & Van Onckelen H (1993) *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid biosynthesis: evidence for a non tryptophan dependent pathway. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 6, 609–615.
- Priyadharsini P & Thangavelu M (2016) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and potassium-solubilizing microorganisms on agricultural productivity. In: *Meena VS et al (eds) Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture*. Springer, New York, 111–125.
- Priyadharsini P, Rojamaala K, Ravi RK, Muthuraja R, Nagaraj K, Muthukumar T (2016) Mycorrhizosphere: the extended rhizosphere and its significance. In: Choudhury D, Varma A, Tuteja N (ed) *Plant-microbe interaction: an approach to sustainable agriculture*. Springer, Singapore, pp 97–124.
- Prober SM, Leff JW, Bates ST, Borer ET, Firn J, Harpole WS, Lind EM, Seabloom EW, Adler PB et al. (2015) Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters* 18, 85–95.
- Pryor, L. D. 1956. Ectotrophic mycorrhiza in renantherous species of Eucalyptus. *Nature* 177:587-588.
- Pumplin N & Harrison MJ (2009) Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiol.* 151:809–819.
- Pumplin N, Mondo SJ, Topp S, Starker CG, Gantt JS & Harrison MJ (2010) *Medicago truncatula* Vapyrin is a novel protein required for arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant J.* 61:482–494.
- Pumplin N, Zhang X, Noar RD & Harrison MJ (2012) Polar localization of a symbiosis-specific phosphate transporter is mediated by a transient reorientation of secretion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:E665–672.
- Punamiya, P., Datta, R., Sarkar, D., Barber, S., Patel, M. & Da, P. (2010) Symbiotic role of *Glomus mosseae* in phytoextraction of lead in vetiver grass *Chrysopogon zizanioides* L. *J. Hazard. Mater.* 177, 465–474. doi: 10.1016/j.jhazmat.2009.12.056
- Puri A & Adholeya A (2013) A new system using *Solanum tuberosum* for the co-cultivation of *Glomus intraradices* and its potential for mass producing spores of arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 59(2): 87–97. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0213-z>
- Purin S & Morton JB (2011) In situ analysis of anastomosis in representative genera of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 21: 505–514.
- Püschel D, Bitterlich M, Rydlová J & Jansa J (2020) Facilitation of plant water uptake by an arbuscular mycorrhizal fungus: a Gordian knot of roots and hyphae. *Mycorrhiza*, 30(2), 299-313.
- Püschel, D., Bitterlich, M., Rydlová, J and Jansa J 2020 Facilitation of plant water uptake by an arbuscular mycorrhizal fungus: a Gordian knot of roots and hyphae. *Mycorrhiza* 30, 299–313 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00949-9>
- Pyšek P, Pergl J, Essl F, Lenzner B, Dawson W, Kreft H, Weigelt P, Winter M, Kartesz J, Nishino M, Antonova L A, Barcelona J F, Cabezas F J, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Dullinger S, Ebel A L, Figueiredo E, Fuentes N, Genovesi P, Groom Q J, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Maurel N, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent D, Nowak PM, Pagad S, Patzelt A, Pelsler P B, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velayos M, Weber E, Wieringa J J, Baptiste M P & van Kleunen M (2017) Naturalized and invasive flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia* 89:203–274.
- Qadir M, Quillérou E, Nangia V, Murtaza G, Singh M, Thomas RJ, Drechsel P & Noble AD (2014) Economics of salt-induced land degradation and restoration. In: *Natural resources forum*. Blackwell Publishing, 38(4):282-295. DOI 10.1111/1477-8947.12054
- Qian, H. Hu, B. Wang, Z. Xu, X. Hong, T. Effects of validamycin on some enzymatic activities in soil. *Environ. Monit. Assess.* 2007, 125, 1–8.
- Qiao, X., Bei, S.K., Li, H.G., Christie, P., Zhang, F.S. & Zhang, J.L. (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to overyielding by enhancing crop biomass while suppressing weed biomass in intercropping systems. *Plant and Soil*, 406, 173–185.
- Qin F & Yu S (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi protect native woody species from novel weapons. *Plant Soil* 440:39–52.
- Qin H, Brookes PC & Xu J (2016) Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae alter soil bacterial community and enhance polychlorinated biphenyls dissipation. *Frontiers in Microbiology*, 7, 939. doi:10.3389/fmicb.2016.00939
- Qin H, Brookes PC, Xu J & Feng Y (2014) Bacterial degradation of Aroclor 1242 in the mycorrhizosphere soils of zucchini (*Cucurbita pepo* L.) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, 12790–12799. doi: 10.1007/s11356-014-3231-y
- Qin H, Lin XG, Yin R, Zhang HY & Wang JH (2006) Influence of an arbuscular mycorrhizal fungi and two bacterial strains on DEHP degradation and growth of mung bean in soil. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 26, 1651–1657.
- Qin H, Lin XG, Yin R, Zhang HY & Wang JH (2008) Effect of combined incubation of two bacteria strains and an arbuscular mycorrhizal fungi on DEHP degradation and growth of mung bean in red soil. *Acta Pedologica Sinica*, 45, 143–149. doi:10.3321/j. issn:0564-3929.2008.01.019
- Qin J, Li R, Raes J, Arumugam M, Burgdorf KS, Manichanh C, Nielsen T, Pons N, Levenez F, Yamada T & Mende DR (2010) A human gut microbial gene catalogue established by metagenomic sequencing. *Nature* 464:59–65.
- Qiu Z, Egidí E, Liu H, Kaur S & Singh BK (2019) New frontiers in agriculture productivity: optimised microbial inoculants and *in situ* microbiome engineering. *Biotechnol. Adv.* 37:107371. doi: 10.1016/j.biotechadv.2019.03.010
- Querejeta JI (2017) Soil water retention and availability as influenced by mycorrhizal symbiosis: consequences for individual plants, communities, and ecosystems. In: *Collins-Johnson N, Gehring C, Jansa J (eds) Mycorrhizal mediation of soil fertility, structure, and carbon storage*. Elsevier, Amsterdam, pp 299–317. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804312-7.00017-6>
- Querejeta JI, Allen MF, Caravaca F & Roldán A (2006) Differential modulation of host plant $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytol.* 169:379-387.
- Querejeta JI, Egerton-Warburton LM & Allen MF (2003) Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* 134 (1), 55–64.
- Quero-García J, Iezzoni A, Pulawska J & Lang GA (Eds) (2017) *Cherries: botany, production and uses*. CABI, 549pp. ISBN 1780648375
- Quinet M, Angosto T, Yuste-Lisbona FJ, Blanchard-Gros R, Bigot S, Martinez JP & Lutts S (2019) Tomato fruit development and metabolism. *Frontiers in plant science*, 1554. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01554>
- Quinn R (2021) Global fertilizer outlook – 2. Geopolitical, trade disputes darken phosphorus outlook in 2022. *DTN Progressive Farmer*, 12/15/2021. <https://www.dtnpf.com/agriculture/web/ag/crops/article/2021/12/15/geopolitical-trade-disputes-darken>
- Quinn R (2022) DTN retail fertilizer trends. Retail fertilizer prices continue to rise at start of 2022, but at slower pace. *DTN Progressive Farmer* (1/12/2022). <<https://www.dtnpf.com/agriculture/web/ag/crops/article/2022/01/12/retail-fertilizer-prices-continue>> (último acceso 01/02/2022).

- Quiroga G, Erice G, Ding L, Chaumont F, Aroca R & Ruiz-Lozano JM (2019) The arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates aquaporins activity and improves root cell water permeability in maize plants subjected to water stress. *Plant, cell & environment*, 42(7), 2274-2290.
- Quiroga G., Erice G., Aroca R., Chaumont F. & Ruiz-Lozano J.M. (2017) Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive maize cultivar is related to a broader and differential regulation of host plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. *Frontiers in Plant Science* 8, 1056.
- Rabatin SC & Stinner BR (1985) Arthropods as consumers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* 77(2):320–322.
- Rabatin SC & Stinner BR (1988) Indirect effects of interactions between VAM fungi and soil-inhabiting invertebrates on plant processes. *Agric Ecosyst Environ* 24(1–3):135–146.
- Rabie GG & Almadini AM (2005) Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *Afr. J. Biotechnol.* 4, 210–222.
- Rabie GH, Aboul-Nasr MB & Al-Humiany A (2005) Increased salinity tolerance of cowpea plants by dual inoculation of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* and a nitrogen-fixer *Azospirillum brasilense*. *Mycobiology*, 33(1), 51–60.
- Rabie, G. H. (2005). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of soil rhizosphere spiked with poly aromatic hydrocarbons. *Mycobiology*, 33(1), 41–50. doi:10.4489/MYCO.2005.33.1.041
- Radhakrishnan GV, Keller J, Rich MK, Vernié T, Mbadinda DL, Vigneron N, Cottret L, San Clemente H, Libourel C, Cheema J, Linde AM, Eklund DM, Cheng S, Wong GKS, Lagercrantz U, Li F-W, Oldroyd GED & Delaux P-M (2020) An ancestral signalling pathway is conserved in intracellular symbioses-forming plant lineages. *Nat. Plants* 6: 280–289.
- Radhika, K. P & Rodrigues, B. F. (2007) Arbuscular mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa, India. *Aquatic Botany*, 86(3), 291–294.
- Radutoiu S, Madsen LH, Madsen EB, Felle HH, Umehara Y, Grønlund M, Sato S, Nakamura Y, Tabata S, Sandal N, Stougaard J (2003) Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases. *Nature* 425:585–592
- Raffi MM & Charyulu PBBN (2016) Synergistic effect of *Azospirillum* and PSB inoculation on growth and yield of foxtail millet. *Int. J. Plant Anim. Environ. Sci.* 6 (1), 138–147.
- Raffi MM & Charyulu PBBN (2021) *Azospirillum*-biofertilizer for sustainable cereal crop production: Current status. *Recent Developments in Applied Microbiology and Biochemistry*, 193–209. doi:10.1016/b978-0-12-821406-0.00018-7
- Raghavendra, M.P., Nayaka, N.C., Nuthan, B.R., 2016. Role of rhizosphere microflora in potassium solubilization. In: Meena, V.S., Maurya, B.R., Verma, J.P., Meena, R.S. (Eds.), *Potassium Solubilizing Microorganisms for Sustainable Agriculture*. Springer, New Delhi, pp. 43–59.
- Raghothama KG (1999) Phosphate acquisition. *Annu Rev Plant Biol* 50: 665–693. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.665>
- Raghothama KG, Karthikeyan AS (2005) Phosphate acquisition. *Plant and Soil* 274: 37–49.
- Ragnarsdóttir KV, Sverdrup HU & Koca D (2011) Challenging the planetary boundaries I: Basic principles of an integrated model for phosphorous supply dynamics and global population size. *Applied Geochemistry*, 26, S303–S306.
- Rahimi S, Baninasab B, Talebi M, Gholami M & Zarei M (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves iron deficiency in quince via alterations in host root phenolic compounds and expression of genes. *Scientia Horticulturae*, 285, 110165.
- Rai, P. K., Lee, S. R., Zhang, M., Tsang, Y. F & Kim, K. H. (2019) Heavy metals in food crops: Health risks, fate, mechanisms, and management. *Environment International*, 125, 365–385. doi:10.1016/j.envint.2019.01.067
- Raii J (1724) *Synopsis methodica stirpium britannicarum [...] Editio tertia*. Londini: Impensis Gulielmi & Joannis Innys. Regiae Societatis Typographorum, in Area Occidentali D. Pauli. 482 pp. <https://bibdigital.rjb.csic.es/viewer/13665>
- Raiola, A., Rigano, M. M., Calafiore, R., Frusciantè, L. & Barone, A. (2014) Enhancing the health-promoting effects of tomato fruit for biofortified food. *Mediators Inflammation* 2014. doi: 10.1155/2014/139873
- Raj H & Sharma SD (2009) Integration of soil solarization and chemical sterilization with beneficial microorganisms for the control of white root rot and growth of nursery apple. *Scientia Horticulturae* 119:126–131.
- Raj, B. M., Kumar, R. B., Rao, G. V & Murthy, K. S. R. (2017) An optimised *in vitro* protocol for mass production of *Rhizoglyphus irregularis* spores - for sustainable agriculture. *African Journal of Bacteriology Research*, 9(4), 21–29. Doi:10.5897/JBR2016.0214
- Rajtor, M & Piotrowska-Seget, Z. (2016) Prospects for arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) to assist in phytoremediation of soil hydrocarbon contaminants. *Chemosphere*, 162, 105–116. doi:10.1016/j.chemosphere.2016.07.071
- Rallo L, Barranco D, Caballero JM, Del Río C, Martín A, Tous J & Trujillo I (Eds) (2005) *Las variedades de olivo cultivadas en España. Consejería de Agricultura y Pesca, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.*
- Ramadan ME (2019) Mycorrhizal inoculation and phosphorus fertilizers to improve onion productivity in saline soil. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*, 18(1), 57–66.
- Ramel F., Mialoundama A.S., Havaux M. (2013) Nonenzymic carotenoid oxidation and photooxidative stress signalling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 64, 799–805.
- Ramirez KS, Leff JW, Barberan A, Bates ST, Betley J, Crowther TW, Kelly EF, Oldfield EE, Shaw EA et al. (2014) Biogeographic patterns in below-ground diversity in New York City's Central Park are similar to those observed globally. *Proceedings of the Royal Society of London – B Biological Sciences* 281, 1795.
- Ramirez, S. R., Gravendeel, B., Singer, R. B., Marshall, C. R. & Pierce, N. E. (2007) Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448, 1042–1045.
- Ramos AC, Façanha AR & Feijó JA (2008a) Ion dynamics during the polarized growth of arbuscular mycorrhizal fungi: from presymbiosis to symbiosis. In: *Varma A, Hock B (eds) Mycorrhiza: biology, genetics, novel endophytes and biotechnology*. Springer, Germany, pp 241–261
- Ramos AC, Façanha AR & Feijó JA (2008b) Proton (H⁺) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 178:177–188.
- Ramos AC, Façanha AR, Lima PT & Feijó JA (2008c) pH signature for the responses of arbuscular mycorrhizal fungi to external stimuli. *Plant Signal Behav* 3:1–3.
- Ramos AC, Lima PT, Dias PN, Kasuya MCM & Feijó JA (2009a) A pH signaling mechanism involved in the spatial distribution of calcium and anion fluxes in ectomycorrhizal roots. *New Phytol* 181:448–462.
- Ramos AC, Martins MA, Okorokova-Façanha AL, Olivares FL, Okorokov LA, Sepúlveda N, Feijó JA & Façanha AR (2009b) Arbuscular mycorrhizal fungi induce differential activation of the plasma membrane and vacuolar H⁺ pumps in maize roots. *Mycorrhiza* 19:69–80
- Ramsbottom J (1953) *Mushrooms and toadstools*. Collins New Naturalist Library, vol.7. Collins, London, 306pp. ISBN: 9780002194808.
- Rani B (2016) Effect of arbuscular mycorrhiza fungi on biochemical parameters in wheat *Triticum aestivum* L. under drought conditions. *Doctoral dissertation*, CCSHAU, Hisar.
- Rao A & Rao L (2007) Carotenoids and human health. *Pharmacol Res* 55(3):207–216. <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2007.01.012>
- Rao CS, Sharma GD & Shukla AK (1997) Distribution of ectomycorrhizal fungi in pure stands of different age groups of *Pinus kesiyia*. *Can J Microbiol*, 43(1):85–91.
- Rashad Y, Aseel D, Hammad S & Elkelish A (2020) *Rhizoglyphus irregularis* and *Rhizoctonia solani* differentially elicit systemic transcriptional expression of polyphenol biosynthetic pathways genes in sunflower. *Biomolecules*, 10(3), 379.
- Rask, K. A., Johansen, J L., Kjølner, R. & Ekelund, F. (2019) Differences in arbuscular mycorrhizal colonisation influence cadmium uptake in plants. *Environ. Exp. Bot.* 162, 223–229. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.02.022
- Rasmussen HN & Rasmussen FN (2009) Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. *Oikos* 118, 334–345.
- Rasmussen HN (1995) *Terrestrial Orchids: From Seed to Mycotrophic Plant*. New York, NY: Cambridge University Press.

- Rasmussen HN (2002) Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant Soil* 244:149–163
- Rasouli-Sadaghiani, M., Hassani, A., Barin, M., Rezaee Danesh, Y. & Sefidkon, F. (2010) Effects of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on growth, essential oil production and nutrients uptake in basil. *Journal of Medicinal Plants Research*, 4(21), 2222–2228.
- Raun WR & Johnson GV (1999) Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agronomy Journal*, 91(3), 357–363.
- Ravallion M & Datt G (1996) How important to India's poor is the sectoral composition of economic growth? *World Bank Econ Rev* 10:1–25.
- Raven JA & Edwards D (2001) Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *J Exp Bot* 52:381–401.
- Raviv, M. (2010) The use of mycorrhiza in organically-grown crops under semi arid conditions: a review of benefits, constraints and future challenges. *Symbiosis*, 52, 65–74.
- Ravnskov S & Jakobsen I (1995) Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant. *New Phytol* 129:611–618. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03029.x>
- Ravnskov S & Jakobsen I (1999) Effects of *Pseudomonas fluorescens* DF57 on growth and P uptake of two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with cucumber. *Mycorrhiza* 8:329–334.
- Ravolanirina F, Blal B, Gianinazzi S & Gianinazzi-Pearson V (1989a) Mise au point d'une méthode rapide d'endomycorhization des fruits micropropagés. *Fruits* 44, 165–170.
- Rawat J, Sanwal P & Saxena J (2016) Potassium and its role in sustainable agriculture. In: Meena, V.S., Maurya, B.R., Verma, J.P., Meena, R.S. (Eds.), *Potassium Solubilizing Microorganisms for Sustainable Agriculture*. Springer, New Delhi, 235–253.
- Rawat N, Sharma M, Suyal DC, Singh DK, Joshi D, Singh P, et al. (2019) Psychrotolerant bio-inoculants and their co-inoculation to improve *Cicer arietinum* growth and soil nutrient status for sustainable mountain agriculture. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 19, 639–647.
- Rawlings GB (1958) Some practical aspects of forest mycotrophy. *New Zealand Soc. Soil Sci. Proc.* 3:41–44.
- Rayner MC (1915) Obligate symbiosis in *Calluna vulgaris*. *Ann. Bot.* 29:97–133.
- Rayner MC (1926–1927) Mycorrhiza. *New Phytol* 25:1–50, 65–108, 171–190, 248–263 338–372, 26:22–45, 85–114.
- Rayner MC (1927a) Mycorrhiza. *New Phytol. Wheldon and Wesley, Ltd.* London, Reprint No. 15.
- Rayner MC (1927b) Mycorrhiza. An account of non-pathogenic infection by fungi in vascular plants and Bryophyta. *New Phytologist, Reprint No. 15. Wheldon and Wesley, Ltd., London.* 246 pp., 7 pis., 64 text-figs.
- Rayner MC (1939) The mycorrhizal habit in crop plants with a reference to cotton. *Emp. Cotton Grow. Rev.* 16:171–179.
- Rayner MC, Jones WN & Tayleur JW (1911) Preliminary observations on the ecology of *Calluna vulgaris* on the Wiltshire and Berkshire Downs. *New Phytologist*, 10(7), 227–240.
- Rays T (1959) Champignons hypogés dans la regions désertiques d'Israel. In: *Omagiui Lui Traian Savulescu*. Academia Republicii Populare Romine, Bucharest, Romania, 655–659.
- Read DJ & Boyd R (1986) Water relations of mycorrhizal fungi and their host plants. In: Ayres, P.G. & Boddy, L. (eds) *Water, Fungi and Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, 287–303.
- Read DJ & Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157(3), 475–492.
- Read DJ (1983) The biology of mycorrhiza in the Ericales. *Can. J. Bot.* 61, 985–1004.
- Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47, 376–391. doi: 10.1007/BF01972080
- Read DJ (1992) The mycorrhizal mycelium. In *Mycorrhizal Functioning*. Ed. MF Allen. Chapman and Hall, London, 102–133.
- Read DJ (1999) The ecophysiology of mycorrhizal symbioses with special reference to impacts upon plant fitness. In: *Physiological plant ecology*. Edited by M.C. Press, J.D. Scholes & M.G. Barker. *The 39th Symposium of The British Ecological Society*. Blackwell Science, Oxford, 133–152.
- Read DJ, Duckett JG, Francis R, Ligrone R & Russell A (2000) Symbiotic fungal associations in 'lower' land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 355, 815–830.
- Read DJ, Francis R & Finlay RD (1985) Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In *Ecological Interactions in Soil*. Eds AH Fitter, D Atkinson, DJ Read, MB Usher. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 193–217.
- Read DJ, Koucheki HK & Hodgson J (1976) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. 1. The occurrence of infection. *New Phytologist*, 77, 641–653.
- Read DJ, Leake JR & Perez-Moreno J (2004) Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Can. J. Bot.* 82, 1243–1263.
- Real-Santillan RO, Del-Val E, Cruz-Ortega R, Contreras-Cornejo HA, Gonzalez-Esquivel CE & Larsen J (2019) Increased maize growth and P uptake promoted by arbuscular mycorrhizal fungi coincide with higher foliar herbivory and larval biomass of the Fall Armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Mycorrhiza* 29:615–622.
- Reche Marmol J (2010) Cultivo del pimiento dulce en invernadero. *Consejería de Agricultura y Pesca, Servicio de Publicaciones y Divulgación*, Sevilla. 293 pp. ISBN 978-84-8474-288-3
- Reddell P & Malajczuk N (1984) Formation of mycorrhizae by jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Smith) in litter and soil. *Australian Journal of Botany* 32, 511–520.
- Reddell P & Spain AV (1991) Earthworms as vectors of viable propagules of mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 23(8), 767–774.
- Reddell P, Spain AV & Hopkins M (1997a) Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of northeastern Australia. *Biotropica* 29(2):184–192.
- Reddy S, Schorderet M, Feller U & Reinhardt D (2007) A petunia mutant affected in intracellular accommodation and morphogenesis of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant J.* 51:739–750.
- Redecker D & Schüßler A (2014) 9 Glomeromycota. In: *McLaughlin D., Spatafora J (eds) Systematics and Evolution. The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research)*, vol 7A. Springer, Berlin, Heidelberg, 251–269
- Redecker D (2000) Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhiza fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10:73–80.
- Redecker D, Kidney R & Graham LE (2000a) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921.
- Redecker D, Morton JB & Bruns TD (2000b) Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92, 282–285.
- Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB & Walker C (2013) An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23:515–531. doi: 10.1007/200572-013-0486-y
- Redecker D, Thierfelder H & Werner D (1995) A new cultivation system for arbuscular mycorrhizal fungi on glass beads. *J Appl Bot Ang Bot* 69:183–188.
- Redhead JF (1977) Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: Species of the Endogonaceae and their distribution. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 69: 275–280.
- Reed HS & Fremont T (1935) Etude physiologique de la cellule a micorhizes dans les racines de *Citrus*. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Veg.* 1:327–348.
- Reed KD, Meece JK, Henkel JS & Shukla SK (2003) Birds, migration and emerging zoonoses: west Nile virus, Lyme disease, influenza a and enteropathogens. *Clinical Medicine and Research* 1: 5–12.
- Reess M (1880a) Ueber den Parasitismus von *Elaphomyces granulatus*. *Bot Ztg* 38:729–733.
- Reess M (1880b) Ueber den Parasitismus von *Elaphomyces granulatus*. *Sitz. phys. med. Soc. z. Erlangen* 12:103–107.
- Reeves FB, Wagner D, Moorman T & Kiel J (1979) The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *Am. J. Bot.* 66, 6–13.
- Regvar M, Vogel K, Irgel N, Wraber T, Hildebrandt U, Wilde P & Bothe H (2003) Colonization of pennycresses (*Thlaspi* spp.) of the Brassicaceae by arbuscular mycorrhizal fungi. *J. Plant Physiol.* 160, 615–626
- Reichard SH & Hamilton CW (1997) Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conserv. Biol.*, 11:193–203.

- Reinke J (1871) Einige Bemerkungen über das Spitzenwachstum der Gymnospermen Wurzel. *Gottingen Gesell. d. Wiss. Nachr.* 1871: 530-533.
- Reinke J (1873) Zur Kenntniss des Rhizoms von *Corallorhiza* und *Epipogon*. *Flora*, 56(10-12, 14) :145-152, 161-167, 177-184, 209-224.
- Reis VM, Paula MA & Döbereiner J (1999) Ocorrência de micorrizas arbusculares e da bactéria diazotrófica *Acetobacter diazotrophicus* em cana-de-açúcar. *Pesqui Agropecu Bras* 34:1933-1941.
- Rejmanek M & Richardson DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661.
- Remans, R., Ramaekers, L., Schelkens, S., Hernandez, G., Garcia, A., Reyes, J. L., et al. (2008) Effect of *Rhizobium–Azospirillum* coinoculation on nitrogen fixation and yield of two contrasting *Phaseolus vulgaris* L. genotypes cultivated across different environments in Cuba. *Plant Soil* 312, 25–37.
- Remy W, Taylor TN, Hass H & Kerp H (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 11841-11843.
- Ren L, Zhang N, Wu P, Huo H, Xu G & Wu G (2015) Arbuscular mycorrhizal colonization alleviates Fusarium wilt in watermelon and modulates the composition of root exudates. *Plant Growth Regulation*, 77(1), 77-85.
- Renaud R, Salesses G, Roy M & Bonnet A (1990) Development and selection of new rootstocks of *Prunus domestica*. *Acta Hort* 283:253–260.
- Rendoš M, Mock A & Miklišová D (2016) Terrestrial isopods and myriapods in a forested scree slope: subterranean biodiversity, depth gradient and annual dynamics. *J Nat Hist* 50(33–34):2129–2142.
- Requena N, Perez-Solis E, Azcón-Aguilar C, Jeffries P & Barea JM (2001) Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Appl Environ Microbiol* 67:495–498.
- Requena N, Serrano E, Ocon A & Breuninger M (2007) Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochemistry* 68:33–40
- Resa F (1878) Untersuchungen über die Periode der Wurzelbildung insbesondere bei den Holzgewachsen. *Forst. Blätter* 15: 321-331.
- Research and Markets (2020) Global Agricultural Microbials - Market and technology forecast to 2028.
- Rhodes CJ (2017) The whispering world of plants: 'The Wood Wide Web'. *Science Progress*, 100(3), 331–337.
- Rhodes LH & Gerdemann JW (1978) Translocation of calcium and phosphate by external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Soil Science*, 126(2), 125.
- Riaz U, Mehdi SM, Iqbal S, Khalid HI, Qadir AA, Anum W, et al. (2020) Bio-fertilizers: eco-friendly approach for plant and soil environment. In: *Bioremediation and Biotechnology: Sustainable Approaches to Pollution Degradation*. Rds KR Hakeem, RA Bhat & H Qadri. Springer, 188–214.
- Ricciardi A & Ryan R (2018) The exponential growth of invasive species denialism. *Biological Invasions*, 20(3), 549-553.
- Rice AV & Currah RS (2006) *Oidiodendron maius*: saprobe in sphagnum peat, mutualist in ericaceous roots? In: *Shulz BJE, BoyleCJC, Sieber TN, eds. Microbial roots endophytes*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 227–246.
- Rich MK, Nouri E, Courty PE & Reinhardt D (2017) Diet of arbuscular mycorrhizal fungi: bread and butter? *Trends Plant Sci*, 22:652-660.
- Richardson AE & Simpson RJ (2011) Soil microorganisms mediating phosphorus availability. *Plant Physiol* 156:989–996.
- Richardson AE (2001) Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Aust J Plant Physiol* 28:897–906.
- Richter J, Baltruschat H, Kabrodt K & Schellenberg I (2011) Impact of arbuscular mycorrhiza on the St. John's wort (*Hypericum perforatum*) wilt disease induced by *Colletotrichum cf. gloeosporioides*. *J Plant Dis Prot* 118:109–118.
- Riehl S, Zeidi M & Conard NJ (2013) Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran. *Science*, 341(6141), 65-67.
- Riely BK, Mun JH & Ané JM (2006) Unraveling the molecular basis for symbiotic signal transduction in legumes. *Mol Plant Pathol*, 7:197-207.
- Riffle JW (1975) Two Aphelenchoides species suppress formation of *Suillus granulatus* ectomycorrhizae with *Pinus ponderosa* seedlings. *Plant Dis Rep* 59:951–955.
- Rillig MC & Mummey DL (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol* 171:41–53.
- Rillig MC (2004a) Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecol Lett* 7:740–754.
- Rillig MC (2004b) Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 84, 355–363. DOI 10.4141/S04-003.
- Rillig MC, Aguilar-Trigueros CA, Bergmann J, Verbruggen E, Veresoglou SD & Lehmann A (2014) Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist* 205 (4), 1385–1388.
- Rillig MC, Aguilar-Trigueros CA, Camenzind T, Cavagnaro TR, Degruene F, Hohmann P, Lammel DR, Roy J, van der Heijden MG & Yang G (2019) Why farmers should manage the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 222(3), 1171–1175.
- Rillig MC, Caldwell BA, Wosten HAB, Sollins P (2007) Role of proteins in soil carbon and nitrogen storage: controls on persistence. *Biogeochemistry* 85 (1), 25–44.
- Rillig MC, Lehmann A, Lehmann J, Camenzind T & Rauh C (2018) Soil biodiversity effects from field to fork. *Trends Plant Sci* 23(1):17-24.
- Rillig MC, Lutgen ER, Ramsey PW, Klironomos JN & Gannon JE (2005) Microbiota accompanying different arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence soil aggregation. *Pedobiologia* 49 (3), 251–259.
- Rillig MC, Mardatin NF, Leifheit EF & Antunes PM (2010) Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi increases soil water repellency and is sufficient to maintain water-stable soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry* 42 (7), 1189–1191.
- Rillig MC, Sosa-Hernández MA, Roy J, Aguilar-Trigueros CA, Vályi K & Lehmann A (2016) Towards an integrated mycorrhizal technology: harnessing mycorrhiza for sustainable intensification in agriculture. *Front Plant Sci* 7:1625.
- Rillig MC, Wright SF, Nichols KA, Schmidt WF & Torn MS (2001) Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233(2), 167–177. doi:10.1023/A:1010364221169
- Rimington, W.R., Pressel, S., Field, K.J, Strullu-Derrien, C., Duckett, J.G. & Bidartondo, M.I. (2017) Reappraising the origin of mycorrhizas. In: *Molecular Mycorrhizal Symbioses*. Wiley Blackwell, Hoboken, NJ, 21-32.
- Rinaldelli E & Mancuso S (1996) Response of young mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of olive tree (*Olea europaea* L.) to saline conditions, I Short-term electrophysiological and long-term vegetative salt effects, *Adv Hort Sci*, 3, 126-134
- Rinaldi AC, Comandini O & Kuyper TW (2008) Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal diversity*, 33, 1-45.
- Rinaudo V, Bàrberi P, Giovannetti M & Van Der Heijden MG (2010) Mycorrhizal fungi suppress aggressive agricultural weeds. *Plant and soil*, 333(1), 7-20.
- Ritz K & Newman EI (1985) Evidence for rapid cycling of phosphorus from dying roots to living plants. *Oikos* 45:174–180.
- Rivas, R., Trujillo, M. E., Sánchez, M., Mateos, P. F., Martínez-Molina, E. & Velázquez, E. (2004) *Microbacterium ulmi* sp. nov., a xylanolytic, phosphate-solubilizing bacterium isolated from sawdust of *Ulmus nigra*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54, 513–517. doi: 10.1099/ijs.0.02724-0
- Rivero J, Álvarez D, Flors V, Azcón-Aguilar C & Pozo MJ (2018) Root metabolic plasticity underlies functional diversity in mycorrhiza-enhanced stress tolerance in tomato. *New Phytol.* 220, 1322–1336.
- Rivero J, Gamir J, Aroca R, Pozo MJ & Flors V (2015) Metabolic transition in mycorrhizal tomato roots. *Frontiers in Microbiol.*, 6, 598.
- Rivero J, Lidoy J, Llopis-Giménez Á., Herrero S., Flors V. & Pozo M.J (2021) Mycorrhizal symbiosis primes the accumulation of antiherbivore compounds and enhances herbivore mortality in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 72(13):5038–5050.
- Rivero, J., Álvarez, D., Flors, V., Azcón-Aguilar, C & Pozo, M. J. (2018) Root metabolic plasticity underlies functional diversity in mycorrhiza-enhanced stress tolerance in tomato. *New phytologist*, 220(4), 1322-1336.
- Rivett MF (1924) The root-tubercles in *Arbutus unedo*. *Ann. Bot.* (London), 38: 66 1-677.
- Rizvi R, Iqbal J, Mahmood I & Ansari RA (2015) Comparative efficacy of different arbuscular-mycorrhizal fungal spp. (AMF) on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *e-Journal of Science & Technology (e-JST)*, 1 (10): 13-26.
- Robbins C, Corella JC, Aleotti C, Seiler R, Mateus ID, Lee SJ, Masclaux FG & Sanders IR (2021) Generation of unequal nuclear genotype proportions in *Rhizophagus irregularis* progeny causes allelic imbalance in gene transcription. *The New Phytologist*, 231(5), 1984-2001.

- Robert JW (1986) The soybean solution: meeting world food needs. *NIT-College of Agriculture, University of Illinois at Urbana*, Champaign, USA, 1 Bulletin, pp. 4-27.
- Roberts KJ & Anderson RC (2001) Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara and Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Am Midl Nat* 146: 146–152.
- Robinson D & Fitter A (1999) The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. *Journal of Experimental Botany*, 50(330), 9-13.
- Rockström J, Gaffney O, Rogelj J, Meinshausen M, Nakicenovic N & Schellnhuber HJ (2017) A roadmap for rapid decarbonization. *Science* 355:1269-1271.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., et al. (2009) A safe operating space for humanity. *Nature* 461, 472–475.
- Rodelas B, Salmeron V, Martínez-Toledo MV & Gonzalez-Lopez J (1993) Production of vitamins by *Azospirillum brasilense* in chemically-defined media. *Plant Soil* 153, 91–101.
- Rodhe L, Pell M & Yamulki S (2006) Nitrous oxide, methane and ammonia emissions following slurry spreading on grassland. *Soil Use and Management*, 22(3), 229-237.
- Rodino, A.P., Metrae, R., Guglielmi, S., Drevon, J.J., 2009. Variation among common-bean accessions (*Phaseolus vulgaris* L.) from the Iberian Peninsula for N₂-dependent growth and phosphorus requirement. *Symbiosis* 47, 161–174.
- Rodrigues EP, Rodrigues LS, de Oliveira AL, Baldani VL, Teixeira KR, Urquiaga S & Reis VM (2008) *Azospirillum amazonense* inoculation: effects on growth, yield and N₂-fixation of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil* 302, 249–361.
- Rodrigues, K. M. & B. F. Rodrigues (2013) *In vitro* cultivation of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Journal of Mycology and Plant Pathology*, 43(2): 155-168.
- Rodríguez H & Fraga R (1999) Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol Adv* 17:319–339.
- Rodríguez H, Fraga R, Gonzalez T & Bashan Y (2006) Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth promoting bacteria. *Plant Soil* 287, 15-21.
- Rodríguez H, Gonzalez T, Goire I & Bashan Y (2004) Gluconic acid production and phosphate solubilization by the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* spp. *Naturwissenschaften* 91, 552–555. doi: 10.1007/s00114-004-0566-0
- Rodríguez RJ, White JF Jr, Arnold AE & Redman RS (2009) Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182: 314–330.
- Rodríguez-Cohard JC, Sánchez-Martínez JD & Gallego-Simón VJ (2019) Olive crops and rural development: capital, knowledge and tradition. *RSP* 11, 935–949. <https://doi.org/10.1111/rsp3.12115>.
- Rodríguez-del-Bosque LA (2003) Memoria del 1^{er} simposio regional de Chile piquín: Avances de investigación en tecnología de producción y uso racional del recurso silvestre. *INIFAP-CIRNE*, 26:1-45.
- Rodríguez-Echeverría, S., de La Peña, E., Moens, M., Freitas, H. & Van Der Putten, W. H. (2009) Can root-feeders alter the composition of AMF communities? Experimental evidence from the dune grass *Ammophila arenaria*. *Basic Appl. Ecol.* 10, 131–140. doi: 10.1016/j.baee.2008.01.004
- Rodríguez-Navarro DN, Oliver IM, Contreras MA & Ruiz-Sainz JE (2011) Soybean interactions with soil microbes, agronomical and molecular aspects. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 173–190.
- Roesti D (2005) Bacterial community associated with the rhizosphere of wheat: interaction with arbuscular mycorrhizal fungi and selection of plant growth promoting rhizobacteria for the increase of wheat growth and soil health in indian marginal rain fed fields. (Doctoral Thesis) *University of Neuchâtel, Institute of Botany*, Switzerland, p. 26.
- Roesti D, Ineichen B, Braissant O, Redecker D, Wiemken A & Aragno M (2005) Bacteria associated with spores of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus geosporum* and *Glomus constrictum*. *Appl Environ Microbiol* 71:6673–6679.
- Rog I, Rosenstock NP, Körner C & Klein T (2020) Share the wealth: Trees with greater ectomycorrhizal species overlap share more carbon. *Molecular Ecology*, 29(13), 2321–2333. <https://doi.org/10.1111/mec.15351>
- Roger A, Gétaz M, Rasmann S & Sanders IR (2013) Identity and combinations of arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence plant resistance and insect preference. *Ecological Entomology* 38, 330–338.
- Rohani N, Daneshmand F, Vaziri A, Mahmoudi M & Saber-Mahani F (2019) Growth and some physiological characteristics of *Pistacia vera* L. cv Ahmad Aghaei in response to cadmium stress and *Glomus mosseae* symbiosis. *S Afr J Bot* 124:499–507.
- Rojas-Andrade R, Cerda-García-Rojas C.M, Frías-Hernández J, Dendooven L, Olalde-Portugal V & Ramos-Valdivia A (2003) Changes in the concentration of trigonelline in a semi-arid leguminous plant (*Prosopis laevigata*) induced by an arbuscular mycorrhizal fungus during the presymbiotic phase. *Mycorrhiza*, 13, 49–52.
- Roldán-Fajardo BE & Barea JM (1986) Mycorrhizal dependency in the olive tree (*Olea europaea* L.). In: *Gianninazzi-Pearson V, Gianninazzi S (eds) Les mycorrhizes: physiologie et génétique. Proc. of the 1st Europ. Symp. on Mycorrhizae. Dijon 1-5 July 1985*. INRA, Paris, 323–326.
- Roldán-Fajardo BE, Barea JM, Ocampo JA & Azcon-Aguilar C (1982) The effect of season on VA mycorrhiza of the almond tree and of phosphate fertilization and species of endophyte on its mycorrhizal dependency. *Plant Soil*. 68 (3):361–367.
- Ronco M. G., Ruscitti M. F., Arango M. C. & Beltrano J. (2008) Glyphosate and mycorrhization induce changes in plant growth and in root morphology and architecture in pepper plants (*Capsicum annum* L.) *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 83:4, 497-505.
- Ropars J, Toro KS, Noel J, Pelin A, Charron P, Farinelli L, Marton T, Krüger M, Fuchs J, Brachmann A & Corradi N (2016) Evidence for the sexual origin of heterokaryosis in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature Microbiology*. 1(6): 16033, 1-9.
- Roper M, Pepper RE, Brenner MP & Pringle A (2008) Explosively launched spores of ascomycete fungi have drag-minimizing shapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 20583–20588.
- Rosendahl S & Stukenbrock EH (2004) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. *Molecular Ecology* 13,3179-3186.
- Rosendahl S, McGee P & Morton JB (2009) Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Molecular Ecology* 18: 4316–4329.
- Rosewarne GM, Barker SJ & Smith SE (1997) Production of near-synchronous fungal colonization in tomato for developmental and molecular analyses of mycorrhiza. *Mycological Research* 101, 966-970.
- Rosier CL, Hoyer AT & Rillig MC (2006) Glomalin-related soil protein: assessment of current detection and quantification tools. *Soil Biology and Biochemistry* 38 (8), 2205–2211.
- Rosikiewicz P, Bonvin J & Sanders IR (2017) Cost-efficient production of *in vitro* *Rhizophagus irregularis*. *Mycorrhiza*. 27(5):477-486.
- Rosner, K., Bodner, G., Hage-Ahmed, K. & Steinkellner, S. (2018) Long-term soil tillage and cover cropping affected arbuscular mycorrhizal fungi, nutrient concentrations, and yield in sunflower. *Agron. J.* 110, 2664–2672, DOI 10.2134/agronj2018.03.0177.
- Ross JP & Harper JA (1970) Effect of *Endogone* mycorrhizae on soybean yield. *Phytopathology* 60, 1552-1556.
- Ross JP & Harper JA (1973) Hosts of a vesicular–arbuscular *Endogone* species. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 89, 1–3.
- Roth R & Paszkowski U (2017) Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi. *Current opinion in plant biology*, 39, 50-56.
- Rothwell FM & Holt C (1978) Vesicular-arbuscular mycorrhizae established with *Glomus fasciculatum* spores isolated from the faeces of cricetine mice. *Research Note NC- 259, USDA Forest Service*, North Central Forest Experiment Station, Newtown Square, Pennsylvania, USA, 1-4.
- Rouphael Y, Cardarelli M, Di Mattia E, Tullio M, Rea E & Colla G (2010) Enhancement of alkalinity tolerance in two cucumber genotypes inoculated with an arbuscular mycorrhizal biofertilizer containing *Glomus intraradices*. *Biology and Fertility of Soils*, 46(5), 499-509.
- Rouphael Y, Franken P, Schneider C, et al. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Sci Hortic* 196:91–108.

- Rouphael Y, Franken P, Schneider C, Schwarz D, Giovannetti M, Agnolucci M, De Pascale S, Bonini P & Colla G (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Scientia Horticulturae* 196:91-108. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015>
- Rousseau A, Benhamou N, Chet I & Piché Y (1996) Mycoparasitism of the extramatrical phase of *Glomus intraradices* by *Trichoderma harzianum*. *Phytopathology*, 86: 434–443.
- Rowe HI, Brown CS & Claassen VP (2007) Comparisons of mycorrhizal responsiveness with field soil and commercial inoculum for six native montane species and *Bromus tectorum*. *Restor. Ecol.* 15:44-52.
- Rozpadek P, Wezowicz K, Stojakowska A, Malarz J, Surówka E, Sobczyk Ł, Anielska T, Wazny R, Miszalski Z & Turnau K (2014) Mycorrhizal fungi modulate phytochemical production and antioxidant activity of *Cichorium intybus* L. (Asteraceae) under metal toxicity. *Chemosphere*, 112, 217–224.
- Rúa, M., Umbanhowar, J., Hu, S., Burkey, K. & Mitchell, C. (2013) Elevated CO₂ spurs reciprocal positive effects between a plant virus and an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 199, 541–549. doi: 10.1111/nph.12273
- Ruby AJ, Kuttan G, Babu KD, Rajasekharan KN & Kuttan R (1995) Anti-tumour and antioxidant activity of natural curcuminoids. *Cancer Letters*, 94, 79-83. doi:10.1016/0304-3835(95)03827-J
- Rudy J, Rendoš M, Luptáčík P & Mock A (2018) Terrestrial isopods associated with shallow underground of forested scree slopes in the Western Carpathians (Slovakia). In: *Hornung E, Taiti S, Szlavecz K (eds) Isopods in a changing world*. ZooKeys 801:323–335.
- Ruiz-Lozano JM & Aroca R (2017) Plant aquaporins and mycorrhizae: Their regulation and involvement in plant physiology and performance. In: *Plant Aquaporins. From Transport to Signaling. Signaling and Communication in Plants Series.* (eds F. Chaumont & S.D. Tyerman). Springer, 333-353.
- Ruiz-Lozano JM (2003) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. *Mycorrhiza* 13, 309–317. doi: 10.1007/s00572-003-0237-6
- Ruiz-Lozano JM, Aroca R, Zamarréño ÁM, Molina S, Andreo-Jiménez B, Porcel R, et al. (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell Environ.* 39 (2), 441–452.
- Ruiz-Lozano JM, Azcon R & Gomez M (1995) Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance - physiological and nutritional plant-responses. *Appl Environ Microb* 61:456–460.
- Ruiz-Lozano JM, Azcon R & Gomez M (1996) Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiol Plant* 98:767–772.
- Ruiz-Lozano JM, Collados C, Barea JM & Azcón R (2001) Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought-induced nodule senescence in soybean plants. *New Phytologist*, 151(2), 493-502.
- Ruiz-Sánchez M, Armada E, Muñoz Y, de Salamone IE, Aroca R, Ruíz-Lozano JM & Azcón R (2011) *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. *Journal of plant physiology*, 168(10), 1031-1037.
- Ruiz-Sánchez M, Aroca R, Muñoz Y, Polón R & Ruiz-Lozano JM (2010) The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress. *J. Plant Physiol.* 167, 862–869. doi: 10.1016/j.jplph.2010.01.018
- Ruotsalainen AL & Kytöviita MM (2004) Mycorrhiza does not alter low temperature impact on *Gnaphalium norvegicum*. *Oecologia* 140: 226-233.
- Russell RS (1977) *Plant root systems: their function and interaction with the soil*. London, UK: McGraw-Hill Book Co, Ltd.
- Russo A, Felici C, Toffanin A, Götz M, Collados C, Barea JM, Moëne-Locoz Y, Smalla K, Vanderleyden J & Nuti M (2005) Effect of *Azospirillum* inoculants on arbuscular mycorrhiza establishment in wheat and maize plants. *Biol and Fertil of Soils*, 41(5):301-309.
- Ruta C, Perrini R, Tagarelli A & Morone Fortunato I (2009) Use of arbuscular mycorrhiza for acclimatization of micropropagated plantlets of melon, oregano, artichoke and spanish broom. *Acta Horticulturae*, (812), 473–478. doi: 10.17660/actahortic.2009.812.68
- Ruth B., Khalvati M. & Schmidhalter U. (2011) Quantification of mycorrhizal water uptake via high-resolution on-line water content sensors. *Plant and Soil* 342, 459-468.
- Ryan F (2002) Darwin's blind spot: evolution beyond natural selection. *Houghton Mifflin*, Boston. 320 pp. ISBN 978-0618118120
- Ryan M H, Chilvers G A & Dumaresq DC (1994) Colonisation of wheat by VA-mycorrhizal fungi was found to be higher on a farm managed in an organic manner than on a conventional neighbour. *Pl Soil* 160:33-40.
- Ryan MH & Graham JH (2002) Is there a role for arbuscular mycorrhizal fungi in production agriculture? *Plant and Soil* 244: 263–271.
- Ryan MH & Graham JH (2018) Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytol* 220:1092–1107
- Ryan MH, Graham JH, Morton JB & Kirkegaard JA (2019) Research must use a systems agronomy approach if management of the arbuscular mycorrhizal symbiosis is to contribute to sustainable intensification. *New Phytol* 222(3):1176–1178.
- Rylands TG (1942) On the nature of the byssoid substance found investing the roots of *Monotropa hypopitys*. *The Phytologist*, 1: 341-348.
- Saad, M. M., Eida, A. A. & Hirt, H. (2020) Tailoring plant-associated microbial inoculants in agriculture: a roadmap for successful application. *J. Exp. Bot.* 71, 3878–3901. doi: 10.1093/jxb/eraa111
- Saboor A, Ali MA, Hussain S, El Enshasy HA, Hussain S, Ahmed N, Gafur A, Sayyed RZ, Fahad S, Danish S & Datta R (2021) Zinc nutrition and arbuscular mycorrhizal symbiosis effects on maize (*Zea mays* L.) growth and productivity. *Saudi journal of biological sciences*, 28(11), 6339-6351.
- Sack L. & Holbrook N.M. (2006) Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57, 361- 381.
- Saeed, M., Khan, I., Hameed, A., Ullah, I., Shafiq, M., Chaudhry, A. N. U. H & Kaleem, S. (2022) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and soil chemical heterogeneity significantly alter nutritional value of tomato fruit. *Pak. J. Bot.* 54(1), 187-193.
- Saeid, A., Prochownik, E. & Dobrowolska-Iwanek, J (2018) Phosphorus solubilization by *Bacillus* species. *Molecules* 23:2897.
- Sáez, F. Pozo, C. Gómez, M.A. Martínez-Toledo, M.V. Rodelas, B. González-López, J Growth and denitrifying activity of *Xanthobacter autotrophicus* CECT 7064 in the presence of selected pesticides. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2005, 71, 563–567.
- Saglam, R. Seven, L. Kup, F. (2020) Comparative analysis of energy input-outputs of different tillage methods in second crop corn production. *Not. Sci. Biol.* 12, 356–365.
- Sahih Muslim (2007) Compiler: Imam Abul Hussain Muslim Ibn Al-Hajjaj. Arabic-English format. 4000pp. ISBN: 9960-9919-0-3. Book 23, Chapter 26—Excellence of truffles and their use as a medicine for the eyes. Hadiths 5084-5089.
- Sahoo RK, Ansari MW, Pradhan M, Dangar TK, Mohanty S & Tuteja N (2014) Phenotypic and molecular characterization of native *Azospirillum* strains from rice fields to improve crop productivity. *Protoplasma* 251, 943–953. DOI 10.1007/s00709-013-0607-7
- Sahu PK, Gupta A, Sharma L & Bakade R (2017) Mechanisms of *Azospirillum* in plant growth promotion. *Sch. J. Agric. Vet. Sci.* 4 (9), 338–343.
- Saia S, Aissa E, Luziatelli F, Ruzzi M, Colla G, Ficca AG, Cardarelli M & Rouphael Y (2020) Growth-promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi differentially benefit tomato and corn depending upon the supplied form of phosphorus. *Mycorrhiza* 30(1):133–147.
- Saia S, Ruisi P, Filecchia V, Di Miceli G, Amato G & Martinelli F (2015) Metabolomics suggests that soil inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi decreased free amino acid content in roots of durum wheat grown under n-limited, p-rich field conditions. *PLoS ONE*, 10, e0129591.
- Saif SR (1987) Growth responses of tropical forage plant species to vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil* 97:25-35.
- Saikia SP, Bora D, Goswami A, Mudoi KD & Gogoi A (2012) A review on the role of *Azospirillum* in the yield improvement of non leguminous crops. *African Journal of Microbiology Research*, 6(6), 1085-1102.
- Sailo GL & Bagyaraj DJ (2005) Influence of different AM-fungi on the growth, nutrition and forskolin content of *Coleus forskohlii*. *Mycological Research*, 109, 795–798.
- Sainz, M., González-Penalta, B & Vilarino, A. (2006) Effects of hexachlorocyclohexane on rhizosphere fungal propagules and root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in *Plantago lanceolata*. *European Journal of Soil Science*, 57(1), 83–90. doi:10.1111/j.1365- 2389.2005.00775.x
- Saito K & Ezawa T (2016) Phosphorus metabolism and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. In: *Martin F (ed) Molecular mycorrhizal symbiosis*. Wiley, New York, pp 197–216.
- Sajedi NA, Ardakani MR, Rejali F, Mohabbati F, Miransari M (2010) Yield and yield components of hybrid corn (*Zea mays* L.) as affected by mycorrhizal symbiosis and zinc sulfate under drought stress. *Physiol Mol Biol Plants* 16:343–351.

- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A. et al. (2001) The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 305–332.
- Sakariyawo, O. S., N. O. Adeyemi, M. O. Atayese & S. G. Aderibigbe. (2017) Growth, assimilate partitioning and grain yield response of soybean (*Glycine max* L. Merrill) varieties to carbon dioxide enrichment and arbuscular mycorrhizal fungi in the humid rainforest. *Agro-Science* 15 (2):29–40. doi: 10.4314/as.v15i2.5.
- Salantur A, Ozturk R & Akten S (2006) Growth and yield response of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to inoculation with rhizobacteria. *Plant Soil Environ.* 52, 111–118.
- Saldajeno MGB & Hyakumachi M (2011) The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* stimulate plant growth and reduce severity of anthracnose and damping-off diseases in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings. *Ann Appl Biol* 159:28–40
- Säle V, Aguilera P, Laczko E, Mäder P, Berner A, Zihlmann U, van der Heijden MG & Oehl F (2015) Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 84: 38–52.
- Säle V, Palenzuela J, Azcon-Aguilar C, Sánchez-Castro I, Silva G, Seitz B, Sieverding E, Van der Heijden M & Oehl F (2021) Ancient lineages of arbuscular mycorrhizal fungi provide little plant benefit. *Mycorrhiza*. 10.1007/s00572-021-01042-5.
- Saleem R, Farooq MU & Ahmad R (2003) Bio-economic assessment of different sunflower based intercropping system at different geometric configurations. *J Bio. Sci.* 6:1187–1190. 15.
- Saleem, M., Law, A. D., Sahib, M. R., Pervaiz, Z. H. & Zhang, Q. (2018) Impact of root system architecture on rhizosphere and root microbiome. *Rhizosphere* 6, 47–51. doi: 10.1016/j.rhisph.2018.02.003
- Salsac, L, Chaillou, S, Morot-Gaudry, J-F, Lesaint, C & Jolivet, E. (1987) Nitrate and ammonium nutrition in plants. *Plant Physiol. Biochem.* 25: 805–812.
- Salvi S., Porfiri, O & Ceccarelli, S. (2013) Nazareno Strampelli, the ‘Prophet’ of the green revolution. *The Journal of Agricultural Science*, 151(1), 1–5.
- Salvioli A, Ghignone S, Novero M, Navazio L, Venice F, Bagnaresi P & Bonfante P (2016) Symbiosis with an endobacterium increases the fitness of a mycorrhizal fungus, raising its bioenergetic potential. *ISME J*, 10:130–144.
- Salvioli, A., Zouari, I., Chalot, M & Bonfante, P. (2012) The arbuscular mycorrhizal status has an impact on the transcriptome profile and amino acid composition of tomato fruit. *BMC Plant Biology*, 12(1), 1–12.
- Salzer, P. & Hager, A. (1991) Sucrose utilization of the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Hebeloma crustuliniforme* depends on the cell wall-bound invertase activity of their host *Picea abies*. *Bot. Acta* 104:439–445.
- Samavat, S., Mafakheri, S. & Shakouri, M. J (2012) Promoting common bean growth and nitrogen fixation by the co-inoculation of *Rhizobium* and *Pseudomonas fluorescens* isolates. *Bulg. J. Agric. Sci.* 18, 387–395.
- Sánchez-Bel P, Troncho P, Gamir J, Pozo MJ, Camañes G, Cerezo M & Flors V (2016) The nitrogen availability interferes with mycorrhiza-induced resistance against *Botrytis cinerea* in tomato. *Frontiers in Microbiology* 7, 1598.
- Sánchez-Romera B., Ruiz-Lozano J.M., Zamarreño Á.M., García-Mina J.M. & Aroca R. (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought. *Mycorrhiza* 26, 111–122.
- Sánchez-Roque Y, Pérez-Luna Y, Becerra-Lucio A, Alvarez-Gutiérrez P, Pérez-Luna E, González-Mendoza D, Canseco-Pérez M, Saldaña-Trinidad S & Berrones-Hernández R (2016) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi in the development of cultivars of chili. *Int J Adv Agric Res*, 4, 10–15.
- Sanderman, J, Hengl, T. & Fiske, G. J (2017) Soil carbon debt of 12,000 years of human land use. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 36, 9575–9580.
- Sanders FE & Tinker PB (1971) Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. *Nature* 233: 278–279.
- Sanders FE & Tinker PB (1973) Phosphate flow into mycorrhizal roots. *J Pestic Sci* 4:385–395. <https://doi.org/10.1002/ps.2780040316>
- Sanders IR (2002) Specificity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhizal ecology. Ecol. Stud.* 157: 415–437.
- Sanders IR (2003) Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends Plant Sci.* 8: 143–145.
- Sanders IR, Alt M, Groppe K, Boller T & Wiemken A (1995) Identification of ribosomal DNA polymorphisms among and within spores of the Glomales: application to studies on the genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytol* 130:419–427.
- Sangwan S & Prasanna R (2021) Mycorrhizae Helper Bacteria: Unlocking Their Potential as Bioenhancers of Plant–Arbuscular Mycorrhizal Fungal Associations. *Microbial Ecology*. doi:10.1007/s00248-021-01831-7.
- Sankaranarayanan C & Sundarababu R (2010) Influence of application methods of arbuscular mycorrhiza *Glomus mosseae* in the biomanagement of root knot nematode, *Meloidogyne incognita* on black gram (*Vigna mungo* L.) Hepper. *J Biol Control* 24:51–57.
- Sanmartín C, Garmendia I, Romano B, Díaz M, Palop JA & Goicoechea N (2014) Mycorrhizal inoculation affected growth, mineral composition, proteins and sugars in lettuces biofortified with organic or inorganic selenocompounds. *Scientia Horti*, 180, 40–51.
- Sanmartin N, Sanchez-Bel P, Pastor V, Pastor-Fernandez J, Mateu D, Pozo MJ, Cerezo M, Flors V (2020) Root-to-shoot signalling in mycorrhizal tomato plants upon *Botrytis cinerea* infection. *Plant Sci* 298:110595.
- Sannino F & Gianfreda L (2001) Pesticide influence on soil enzymatic activities. *Chemosphere* 45, 417–425.
- Santa O, Santa H, Fernández R, Michela G, Ronzelli P & Socol CR (2008) Influence of *Azospirillum* sp. inoculation in wheat, barley and oats. *Rev. Setor. Cienc. Agrarias Ambientais* 4 (2), 197–207.
- Santa ORD, Hernández RF, Alvarez GL, Ronzelli Junior P & Socol CR (2004) *Azospirillum* sp. inoculation in wheat, barley and oats seeds greenhouse experiments. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 47, 843–850.
- Santana Medeiros A, Goto BT & Ganade G (2021) Ecological restoration methods influence the structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities in degraded drylands. *Pedobiologia*, 84, 150690.
- Santander C, Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Olave J, Cartes P, Borie F & Cornejo P (2017) Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. *Mycorrhiza* 27:639–657.
- Santander C, Sanhueza M, Olave J, Borie F, Valentine C & Cornejo P (2019) Arbuscular mycorrhizal colonization promotes the tolerance to salt stress in lettuce plants through an efficient modification of ionic balance. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 19 (2), 321–331. doi: 10.1007/s42729-019-00032-z
- Santhosh GP, Siddaram MD & Shubha S (2018) Interaction effect of consortium of *Azospirillum*, PSB and AM fungus with reduced levels of N & P fertilizers on growth of. *Journal of Eco-friendly Agriculture*, 13(1), 22–26.
- Santos A & Flores M (1995) Effects of glyphosate on nitrogen fixation of free-living heterotrophic bacteria. *Lett. Appl. Microbiol.* 20, 349–352.
- Sapbamrer, R & Hongsibsong, S. (2014) Organophosphorus pesticide residues in vegetables from farms, markets, and a supermarket around Kwan Phayao Lake of Northern Thailand. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 67(1), 60–67. doi:10.1007/s00244-014-0014-x
- Sapp J (1994) Evolution by association: a history of symbiosis. Oxford University Press, Oxford.
- Sarig S, Kapulnik Y & Okon Y (1986) Effect of *Azospirillum* inoculation on nitrogen fixation and growth of several winter legumes. *Plant Soil* 90 (1), 335–342.
- Sasaki, K., Ikeda, S., Eda, S., Mitsui, H., Hanzawa, E., Kisara, C., et al. (2010) Impact of plant genotype and nitrogen level on rice growth response to inoculation with *Azospirillum* sp. strain B510 under paddy field conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* 56, 636–644.
- Sasse J, Martinoia E & Northen T (2018) Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? *Trends Plant Sci.* 23:25–41.
- Sasso M.D., Culici M., Braga P.C., Guffanti E.E. & Mucci M. (2006) Thymol: inhibitory activity on *Escherichia coli* and *Staphylococcus aureus* adhesion to human vaginal cells. *Journal of Essential Oil Research*, 18, 455–461.
- Sasson JM (2004) The King’s table: food and fealty in old Babylonian Mari. In: *Grottanelli C, Milano L (eds) Food and identity in the ancient world. History of the ancient Near East / Studies – Vol. IX. SARGON. Editrice e Libreria, Padua*, 179–216.
- Sasvár Z, Hornok L & Posta K (2011) The community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of maize grown in a 50-year monoculture. *Biol. Fertil. Soils* 47: 167–176.

- Sathiyadash K, Rajendran K, Karthikeyan V & Muthukumar T (2017) Modulation of plant micronutrient uptake by arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Probiotics and plant health*. Springer, Singapore, 337–352.
- Sato K, Kadota Y & Shirasu K (2019) Plant immune responses to parasitic nematodes. *Front. Plant Sci.* 10:1165. doi: 10.3389/fpls.2019.01165
- Sato T, Ezawa T, Cheng WG & Tawarayama K (2015) Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *Soil Science and Plant Nutrition*, 61, 269–274.
- Satyanarayana T, Gupta V & Garg S (1996) Problems and prospects in inoculum production technology of ectomycorrhizal fungi. In: *Fungi in Biotechnology*. New Delhi: CBS Publishers and Distributors, 45–50.
- Savary R, Masclaux FG, Wyss T, Droh G, Cruz Corella J, Machado AP, Morton JB & Sanders IR (2018) A population genomics approach shows widespread geographical distribution of cryptic genomic forms of the symbiotic fungus *Rhizophagus irregularis*. *ISME Journal* 12: 17–30.
- Savin, M. C., Purcell, L. C., Daigh, A. & Manfredini, A. (2009) Response of mycorrhizal infection to glyphosate applications and P fertilization in glyphosate-tolerant soybean, maize, and cotton. *J Plant Nutrition* 32, 1702–1717 10.1080/01904160903150941
- Sawers RJH, Svane SF, Quan C, Grønlund M, Wozniak B, Gebreselassie MN, González-Muñoz E, Chávez Montes RA, Baxter I, Goudet J, Jakobsen I & Paszkowski U (2017) Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. *New Phytol* 214:632–643. <https://doi.org/10.1111/nph.14403>
- Sbrana C, Turrini A & Giovannetti M (2017) The crosstalk between plants and their arbuscular mycorrhizal symbionts: a mycocentric view. In: *Gordon R, Seckbach J (eds) Biocommunication: sign-mediated interactions between cells and organisms*. World Scientific, pp 285–308.
- Sbrana, C., Nuti, M.P., Giovannetti, M., 2007. Self-anastomosing ability and vegetative incompatibility of *Tuber borchii* isolates. *Mycorrhiza* 17 (8), 667–675.
- Scagel CF (2004a) Changes in cutting composition during early stages of adventitious rooting of miniature Rose altered by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. *J Am Soc Hortic Sci* 129:623–634.
- Scagel CF (2004b) Enhanced rooting of Kinnikinnick cuttings using mycorrhizal fungi in rooting substrate. *HortTechnology* 14:355–363.
- Scagel CF, Reddy K & Armstrong JM (2003) Mycorrhizal fungi in rooting substrate influences the quantity and quality of roots on stem cuttings of Hick's yew. *HortTechnology* 13:62–66.
- Scales PF & Peterson RL (1991) Structure of ectomycorrhizae formed by *Wilcoxina mikolae* var. *mikolae* with *Picea mariana* and *Betula alleghaniensis*. *Can. J. Bot.* 69(10): 2149–2157. doi:10.1139/b91-269.
- Scannerini S & Bellando M (1968) Sull'ultrastruttura delle micorrizhe endotrofiche di *Ornithogalum umbellatum* L. in attività vegetativa. *Atti Accademia della Scienze di Torino*, 102:795–809.
- Scervino J.M, Ponce M.A, Erra-Bassells R, Bompadre J, Vierheilig H, Ocampo J.A, Godeas A. (2007) The effect of flavones and flavonols on colonization of tomato plants by arbuscular mycorrhizal fungi of the genera *Gigaspora* and *Glomus*. *Can. J. microbiol.* 53, 702–709.
- Scervino JM, Ponce MA, Erra-Bassells R, Bompadre MJ, Vierheilig H, Ocampo JA & Godeas A (2006) Glycosidation of apigenin results in a loss of its activity on different growth parameters of arbuscular mycorrhizal fungi from the genus *Glomus* and *Gigaspora*. *Soil Biol Biochem* 38:2919–2922.
- Scervino JM, Ponce MA, Erra-Bassells R, Vierheilig H, Ocampo JA & Godeas A (2005a) Flavonoids exclusively present in mycorrhizal roots of white clover exhibit a different effect on arbuscular mycorrhizal fungi than flavonoids exclusively present in non-mycorrhizal roots of white clover. *J Plant Interact* 1:15–22.
- Scervino JM, Ponce MA, Erra-Bassells R, Vierheilig H, Ocampo JA & Godeas A (2005b) Flavonoids exhibit fungal species and genus specific effects on the presymbiotic growth of *Gigaspora* and *Glomus*. *Mycol Res* 109:789–794.
- Schaarschmidt, S., Gonzalez, M.C., Roitsch, T., Strack, D., Sonniewald, U. & Hause, B. (2007) Regulation of arbuscular mycorrhization by carbon. The symbiotic interaction cannot be improved by increased carbon availability accomplished by rootspecifically enhanced invertase activity. *Plant Physiol.* 143:1827–1840.
- Schaarschmidt, S., Roitsch, T. & Hause, B. (2006) Arbuscular mycorrhiza induces gene expression of the apoplastic invertase LIN6 in tomato (*Lycopersicon esculentum*) roots. *J. Exp. Bot.* 57:4015–4023.
- Schacht H (1854a) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. *Verlag von GWF Müller*, Berlin. 328 pp. + IX Taf.
- Schacht H (1854b) Über Pilzfäden im Innern der Zellen und der Stärkekörner vor. (Hyphae within cells and the preceding starch granules) *Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich Preussische Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. *Flora* 1854:618–624.
- Schachtman DP, Reid RJ & Ayling SM (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.* 116:447–453.
- Schafferstein G (1941) Die Avitaminose der Orchideen Keimlinge. *Jb. Wiss. Bot.* 90:141–198.
- Schantz EC & Piemeisel FJ (1917) Fungus fairy rings in Eastern Colorado and their effect on vegetation. *Journal of Agricultural Research* 11, 191–245.
- Scheffknecht S, Mammerler R, Steinkellner S & Vierheilig H (2006) Root exudates of mycorrhizal tomato plants exhibit a different effect on microconidia germination of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* than root exudates from non-mycorrhizal tomato plants. *Mycorrhiza* 16:365–370.
- Schellenbaum L, Berta G, Ravolanirina F, Tisserant B, Gianinazzi S & Fitter AH (1991) Influence of endomycorrhizal infection on root morphology in a micropropagated woody plant species (*Vitis vinifera* L.). *Annals of Botany*, 68(2), 135–141.
- Schellenberg DL, Alsina MM, Muhammad S, Stockert CM, Wolff MW, Sanden BL, Brown PH & Smart DR (2012) Yield-scaled global warming potential from N₂O emissions and CH₄ oxidation for almond (*Prunus dulcis*) irrigated with nitrogen fertilizers on arid land. *Agric Ecosyst Environ.* 155:7–15.
- Scheltema MA, Abbott LK, Robson AD & De'ath G (1987b) The spread of mycorrhizal infection by *Gigaspora calospora* from a localized inoculum. *New Phytologist* 106, 727–734.
- Schenck NC & Pérez Y (1990) Manual for identification of VA mycorrhizal fungi. *Gainesville, Synergistic Publications*.
- Scheublin TR, Sanders IR, Keel C & van der Meer JR (2010) Characterisation of microbial communities colonising the hyphal surfaces of arbuscular mycorrhizal fungi. *ISME J* 4:752–763.
- Scheublin, T.R., Sanders, I.R., Keel, C. & van der Meer, JR. (2010) Characterisation of microbial communities colonising the hyphal surfaces of arbuscular mycorrhizal fungi. *ISME Journal* 4 (6), 752–763.
- Schindler, D. W., Carpenter, S. R., Chapra, S. C., Hecky, R. E. & Orihel, D. M. (2016) Reducing Phosphorus to Curb Lake Eutrophication is a Success. *Environmental Science & Technology*, 50(17), 8923–8929. doi:10.1021/acs.est.6b02204
- Schlegel M, Münsterkötter M, Guldener U, Bruggmann R, Duò A, Hainaut M, Henrissat B, Sieber CMK, Hoffmeister D & Grünig CR (2016) Globally distributed root endophyte *Phialocephala subalpina* links pathogenic and saprophytic lifestyles. *BMC Genomics* 17: 1015.
- Schleiden MJ (1842) Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik: nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze. *Wilhelm Engelmann*, Leipzig. 289 p.
- Schleiden MJ (1849) Principles of scientific botany: or, botany as an inductive science. Translated by Lankester E. *Longman, Brown, Green, and Longmans*, London. 616 pp.
- Schleiden MJ (1854) Grundzüge der Botanik, 3rd ed.
- Schlesinger WH (2009) On the fate of anthropogenic nitrogen. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:203–208. Doi 10.1073/pnas.08101 93105
- Schlicht A (1888) Ueber neue Fälle von Symbiose der Pflanzenwurzeln mit Pilzen. *Ber Dtsch Bot Ges* 6:269–279.
- Schlicht A (1889a) Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und Bedeutung der Mycorrhizen. *Landwirtschaftliche Jahrbücher* 18:478–506.
- Schlicht A (1889b) Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorrhizen. Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde vorgelegt der Hohen Philosophischen Facultaet der Universitaet Erlangen. *Druck v. Gebr. Unger*, Berlin. 36pp.
- Schliemann W, Ammer C & Strack D (2008) Metabolite profiling of mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Phytochemistry* 69, 112–146.

- Schliemann W, Kolbe B, Schmidt J, Nimtz M & Wray V (2008) Accumulation of apocarotenoids in mycorrhizal roots of leek (*Allium porrum*). *Phytochemistry*, 69, 1680–1688.
- Schliemann W, Schmidt J, Nimtz M, Wray V, Fester T & Strack D (2006) Accumulation of apocarotenoids in mycorrhizal roots of *Ornithogalum umbellatum*. *Phytochemistry*, 67, 1196–1205.
- Schmidt EL (1947) Mycorrhizae and their relation to forest soils. *Soil Sci.* 64: 459-468.
- Schmitz AM & Harrison MJ (2014) Signaling events during initiation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Integr. Plant Biol.* 56: 250–261.
- Schmitz AM, Pawłowska TE & Harrison MJ (2019) A short LysM protein with high molecular diversity from an arbuscular mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*. *Mycoscience* 60: 63–70.
- Schnoor TK, Lekberg Y, Rosendahl S & Olsson PA (2011) Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza* 21: 211–220.
- Schoenherr AP, Rizzo E, Jackson N, Manosalva P & Gomez SK (2019) Mycorrhiza-induced resistance in potato involves priming of defense responses against cabbage looper (Noctuidae: Lepidoptera). *Environ Entomol* 48:370–381.
- Scholz R W & Wellmer F-W (2019) Although there is no physical short-term scarcity of phosphorus, its resource efficiency should be improved. *J. Ind. Ecol.* 23 313–18
- Schouteden N, De Waele D, Panis B & Vos CM (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: a review of the mechanisms involved. *Front. Microbiol.* 6:1280. doi: 10.3389/fmicb.2015.01280
- Schreiner RP & Bethlenfalvay GJ (1995) Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology*, 15(3–4), 271–285.
- Schreiner RP & Bethlenfalvay GJ (1997) Plant and soil response to single and mixed species of arbuscular mycorrhizal fungi under fungicide stress. *Applied Soil Ecology* 7 (1), 93–102.
- Schreiner RP & Koide RT (1993) Stimulation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by mycotrophic and nonmycotrophic plant root systems. *Appl. Environ. Microbiol.* 59:2750–2752.
- Schreiner RP (2003) Mycorrhizal colonization of grapevine rootstocks under field conditions. *Am J Enol Vitic* 54:143–149.
- Schreiner RP (2007) Effects of native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of ‘Pinot noir’ (*Vitis vinifera* L.) in two soils with contrasting levels of phosphorus. *Appl Soil Ecol* 36:205–215.
- Schröder JJ, Cordell D, Smith AI & Rosemarin A (2010) Sustainable use of phosphorus. EU Tender ENV.B.1/ETU/2009/0025. Report 357. *Plant Research, Wageningen UR*, 124+10pp.
- Schubert A & Lubraco G (2000) Mycorrhizal inoculation enhances growth and nutrient uptake of micropropagated apple rootstocks during weaning in commercial substrates of high nutrient availability. *Appl Soil Ecol* 15:113–118.
- Schubert A, Allara P & Morte A (2004) Cleavage of sucrose in roots of soybean (*Glycine max*) colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 495-501.
- Schubert A, Marzachi C, Mazzitelli M, Cravero MC & Bonfante-Fasolo P (1987) Development of total and viable extraradical mycelium in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus clarum* Nicol. and Schenck. *New Phytologist* 107, 183-190.
- Schubert A, Wyss P & Wiemken A (1992) Occurrence of trehalose in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and in mycorrhizal roots. *Journal of Plant Physiology*, 140(1), 41-45.
- Schubert R, Werner S, Cirka H, Rödel P, Tandron Moya Y, Mock HP, Hutter I, Kunze G & Hause B (2020) Effects of arbuscular mycorrhization on fruit quality in industrialized tomato production. *International journal of molecular sciences*, 21(19), 7029.
- Schubert, A., Allara, P. & Morte, A. (2004) Cleavage of sucrose in roots of soybean (*Glycine max*) colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 161:495–501.
- Schüepf H, Miller DD, Bodmer M (1987) A new technique for monitoring hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi through soil. *Trans Br Mycol Soc* 89:429–435.
- Schulte EE & BG Hopkins (1996) Estimation of organic matter by weight loss-on-ignition. In: *FR Magdoff et al.(ed) Soli organic matter: Analysis and interpretation*. SSSA Spec. Publ. 46. SSSA, Madison, WI, 21-31.
- Schulz B & Boyle C. 2005. The endophytic continuum. *Mycological Research* 109: 661–686.
- Schüßler A & Walker C (2010) The Glomeromycota: a species list with new families. Arthur Schüßler & Christopher Walker, Gloucester. Published in December 2010 in libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, *The Royal Botanic Garden Kew*, *Botanische Staatssammlung Munich*, and *Oregon State University*. Printed copy available under ISBN: 978-1466388048. <http://www.amf-phylogeny.com>
- Schüßler A (2000) *Glomus claroideum* forms and arbuscular mycorrhiza-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus*. *Mycorr* 10:15-21.
- Schüßler A (2002) Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of arbuscular mycorrhiza fungi and *Geosiphon pyriformis*. *Plant Soil* 244: 75-83
- Schüßler A, Krüger C & Urgiles N (2016) Phylogenetically diverse AM fungi from Ecuador strongly improve seedling growth of native potential crop trees. *Mycorrhiza* 26(3):199–207.
- Schüßler A, Martin H, Cohen D, Fitz M. & Wipf D (2007) Arbuscular mycorrhiza: studies on the *Geosiphon* symbiosis lead to the characterization of the first glomeromycotan sugar transporter. *Plant Signaling & Behavior* 2, 431–434.
- Schussler A, Mollenhauer D, Schnepf E & Kluge M (1994) *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria: the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant Biol.* 107, 36–45. doi: 10.1111/j.1438-8677.1994.tb00406.x
- Schüssler A, Schwarzott D & Walker C (2001) A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycol Research* 105, 1413-1421.
- Schütz, L., Gättinger, A., Meier, M., Müller, A., Boller, T., Mäder, P., et al. (2018) Improving crop yield and nutrient use efficiency via biofertilization—A global meta-analysis. *Front. Plant Sci.* 8:2204. doi: 10.3389/fpls.2017.02204
- Schütz, L., Saharan, K., Mäder, P., Boller, T & Mathimaran, N (2022) Rate of hyphal spread of arbuscular mycorrhizal fungi from pigeon pea to finger millet and their contribution to plant growth and nutrient uptake in experimental microcosms. *Applied Soil Ecology*, 169, 104156.
- Schwab SM (1982) Influence of simazine on formation of vesicular- arbuscular mycorrhizae in *Chenopodium quinona* Willd. *Plant and Soil* 64:283-287.
- Schwab SM, Menge JA & Leonard RT (1983a) Comparison of stages of vesicular arbuscular mycorrhizal formation in sudangrass grown at two levels of phosphorus nutrition. *Am J Bot* 70: 1225–1232.
- Schwab SM, Menge JA & Leonard RT (1983b) Quantitative and qualitative effects of phosphorus on extracts of sudangrass roots in relation to vesicular-arbuscular mycorrhizae formation. *Plant Physiol* 73:761-765.
- Schwartz MW, Hoeksema JD, Gehring CA, Johnson NC, Klironomos JN, Abbott LK & Pringle A (2006) The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecology Letters*, 9(5), 501-515.
- Schwarz F. (1883) Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. *Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen.* 1, 135 – 190.
- Schweiger JMI, Bidartondo MI & Gebauer G (2018) Stable isotope signatures of underground seedlings reveal the organic matter gained by adult orchids from mycorrhizal fungi. *Funct. Ecol.* 32, 870–881. doi: 10.1111/1365-2435.13042
- Schweiger PF, Robson AD & Barrow NJ (1995) Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist* 131: 247 – 254.
- Schweiger PF, Robson AD, Barrow NJ & Abbott LK (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi from three general induce two-phase plant growth responses on a high P-fixing soil. *Plant Soil* 292:181–192.
- Schweiger R & Müller C (2015) Leaf metabolome in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current opinion in plant biology*, 26, 120–126.
- Schweiger R, Baier MC & Müller C (2014) Arbuscular mycorrhiza-induced shifts in foliar metabolism and photosynthesis mirror the developmental stage of the symbionts and are only partly driven by improved phosphorus uptake. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 27: 1403–1412.
- Schweiger R, Baier MC, Persicke M & Müller C (2014) High specificity in plant leaf metabolic responses to arbuscular mycorrhiza. *Nat Commun* 5,3886.

- Schwendener S (1868) Untersuchungen tiber den Flechtenthallus. II. Laub- und Gallertflechten (Schluss). (Naigeli's) *Beitriige zur wissenschaftlichen Botanik* 4: 161–202.
- Schwendener S (1869) Die Flechten als Parasiten der Algen. *Verh Schweiz Naturforsch Ges Basel* 5:527–550.
- Schwery, O., Onstein, R.E., Bouchenak-Khelladi, Y., Xing, Y., Carter, R.J & Linder, H.P. (2015) As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae. *New Phytol.* 207, 355–367.
- Scullion J, Eason WR & Scott EP (1998) The effectivity of arbuscular mycorrhizal fungi from high input conventional and organic grassland and grass-arable rotations. *Plant and Soil* 204: 243–254.
- Secilia J & Bagyaraj DJ (1987) Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of vesicular arbuscular mycorrhizas. *Canadian Journal of Microbiology* 33 (12), 1069–1073.
- Seğmeler Ö & Galanakis CM (2019) Olive fruit and olive oil. In: *Galanakis, C.M. (Ed.) Innovations in Traditional Foods*. Woodhead Publishing, Cambridge, 193–220.
- Seguela, A., Cummingb, J, Cornejoa, P. & Borie, F. (2016) Aluminum tolerance of wheat cultivars and relation to arbuscular mycorrhizal colonization in a non-limed and limed andisol. *Appl. Soil Ecol.* 108, 228–237. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.08.014
- Seifi E., Teymoor Y.S., Alizadeh M. & Fereydooni H. (2014) Olive mycorrhization: influences of genotype, mycorrhiza and growing periods. *Sci Hort*, 180, 214–219.
- Seiler GJ (2007) Wild annual *Helianthus anomalous* and *H. deserticola* for improving oil content and quality in sunflower. *Indian Crop Prod.* 25:95–100.
- Seiwa K, Negishi Y, Eto Y, Hishita M, Masaka K, Fukasawa Y, Matsukura K & Suzuki M (2020) Successful seedling establishment of arbuscular mycorrhizal-compared to ectomycorrhizal-associated hardwoods in arbuscular cedar plantations. *For. Ecol. Manage.* 468:118155.
- Selosse MA & Martos F (2014) Do chlorophyllous orchids heterotrophically use mycorrhizal fungal carbon? *Trends Plant Sci.* 19, 683–685.
- Selosse MA & Roy M (2009) Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trend Plant Sci*; 14:64–70.
- Selosse MA (2014) The latest news from biological interactions in orchids: in love, head to toe. *New Phytol.* 202, 337–340. doi: 10.1111/nph.12769
- Selosse MA, Bauer R & Moyersoen B (2002a) Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees. *New Phytol* 155:183–195.
- Selosse MA, Boullard B & Richardson D (2011) Noël Bernard (1874–1911): orchids to symbiosis in a dozen years, one century ago. *Symbiosis*, 54(2), 61–68.
- Selosse MA, Jacquot D, Bouchard D, Martin F & Le Tacon F (1998a) Temporal persistence and spatial distribution of an American inoculant strain of the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor* in a French forest plantation. *Mol. Ecol.*, 7, 561–573.
- Selosse MA, Martin F & Le Tacon F (1998b) Survival of an introduced ectomycorrhizal *Laccaria bicolor* strain in a European forest plantation monitored by mitochondrial ribosomal DNA analysis. *New Phytol.*, 140, 753–761.
- Selosse MA, Martin F, Bouchard D & Le Tacon F (1999) Structure and dynamics of experimentally introduced and naturally occurring *Laccaria* sp. discrete genotypes in an Douglas fir plantation. *Appl. Environ. Microbiol.*, 65, 2006–2014.
- Selosse MA, Richard F, He X & Simard SW (2006) Mycorrhizal networks: Des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11), 621–628.
- Selosse MA, Setaro S, Glatard F, Richard F, Urcelay C & Weiss M (2007) Sebacinoid fungi are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytol.* 174: 864–878. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02064.x.
- Selosse MA, Strullu-Derrien C, Martin FM, Kamoun S, Kenrick P. (2015) Plants, fungi and oomycetes: a 400-million year affair that shapes the biosphere. *New Phytologist* 206: 501–506.
- Selosse MA, Weiss M, Jany JL & Tillier A (2002b) Communities and populations of sebacinoid basidiomycetes associated with the achlorophylos orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich and neighboring tree ectomycorrhizae. *Mol Ecol* 11:1831–1844.
- Selosse MA, Dubois M & Alvarez N (2009) Do Sebaciales commonly associate with plant roots as endophytes? *Mycological Research* 113: 1062–1069.
- Selvakumar, G., Shagol, C. C., Kang, Y., Chung, B. N., Han, S. G. & Sa, T. M. (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi spore propagation using single spore as starter inoculum and a plant host. *J. Appl. Microbiol.* 124, 1556–1565. doi: 10.1111/jam.13714
- Selvakumar, G., Shagol, C. C., Kim, K., Han, S. & Sa, T. (2018) Spore associated bacteria regulates maize root K⁺/Na⁺ ion homeostasis to promote salinity tolerance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *BMC Plant Biol.* 18:109. doi: 10.1186/s12870-018-1317-2
- Selvaraj A, Thangavel K, Uthandi S (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*) and diazotrophic bacterium (*Rhizobium* BMBS) primed defense in blackgram against herbivorous insect (*Spodoptera litura*) infestation. *Microbiol Res* 231:126355.
- Selvaraj, K & Fofana, B. (2012) An overview of plant photosynthesis modulation by pathogen attacks. *Advances in Photosynthesis–Fundamental Aspects*, 22, 466–484.
- Selvi KB, Paul JJ, Vijaya V & Saraswathi K (2017) Analyzing the efficacy of phosphate solubilizing microorganisms by enrichment culture techniques. *Biochemistry and Molecular Biology Journal*, 3(1), 1–7.
- Semane F, Chliyah M, Kachkouch W, Touati J, Selmaoui K, Touhami AO, Filali-Maltouf A, El Modafar C, Moukli A, Benkirane R & Douira A (2018) Follow-up of a Composite Endomycorrhizal Inoculum in the Rhizosphere of Olive Plants, Analysis after 42 Months of Culture. *Annual Research & Review in Biology*, 22(2): 1–18.
- Sena JOA, Labate CA, Cardoso EJBN (2004) Physiological characterization of growth depression in arbuscular mycorrhizal citrus seedlings under high P levels. *Rev Bras Ciênc Solo* 28:827–832
- Serna-Saldivar SO (2010⁹) Physical properties, grading and specialty grains. In: *Cereal grains: properties, processing and nutritional attributes*. CRC Press, Boca Raton, pp. 43–81.
- Serrano, M., Guillén, F., Martínez-Romero, D., Castillo, S & Valero, D. (2005) Chemical constituents and antioxidant activity of sweet cherry at different ripening stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53, 2741–2745.
- Seshachala U & Tallapragada P (2012) Phosphate solubilizers from the rhizosphere of *Piper nigrum* L. in Karnataka, India. *Chil. J. Agric. Res.* 72, 397–403. doi: 10.4067/S0718-58392012000300014
- Sessitsch A, Pfaffenbichler N & Mitter B (2019) Microbiome applications from lab to field: facing complexity. *Trends Plant Sci.* 24, 194–198.
- Setaro S, Weiß M, Oberwinkler F & Kottke I (2006) Sebaciales form ectendomycorrhizas with *Cavendishia nobilis*, a member of the Andean clade of Ericaceae, in the mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytol.* 169: 355–365. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01583.x.
- Seymour NP, Edwards DG & Thompson JP (2019) A dual rescaled Mitscherlich model of the simultaneous savings in phosphorus and zinc fertiliser from arbuscular mycorrhizal fungal colonisation of linseed (*Linum usitatissimum* L.). *Plant and soil*, 440(1), 97–118.
- Shabala S & Pottosin I (2014) Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiologia plantarum*, 151(3), 257–279.
- Shachak M (1980) Energy allocation and life history strategy of the desert isopod *H. reaumuri*. *Oecologia* 45(3):404–413.
- Shachar-Hill Y, Pfeffer PE, Douds D, Osman SF, Doner LW & Ratcliffe RG (1995) Partitioning of intermediary carbon metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizal leek. *Plant Physiology*, 108(1), 7–15.
- Shah A & Smith DL (2020) Flavonoids in agriculture: Chemistry and roles in, biotic and abiotic stress responses, and microbial associations. *Agronomy*, 10(8), 1209: 1–26. DOI 10.3390/agronomy10081209
- Shah MA (2014a) Mycorrhizas: an overview. In *Mycorrhizas: Novel Dimensions in the Changing World* (pp. 5–12) Springer, New Delhi.
- Shah MA (2014b) Mycorrhizas in aquatic plants. In: *Mycorrhizas: Novel Dimensions in the Changing World* (pp. 63–68). Springer, New Delhi.
- Shahollari B, Vadassery J, Varma A & Oelmüller R (2007) A leucine-rich repeat protein is required for growth promotion and enhanced seed production mediated by the endophytic fungus *Piriformospora indica* in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 50(1), 1–13.
- Shamshiri MH & Fattahi M (2014) Evaluation of two biochemical markers for salt stress in three pistachio rootstocks inoculated with arbuscular mycorrhiza (*Glomus mosseae*). *J. Stress Physiol. Biochem.* 10 (1), 335–346.

- Shamshiri MH & Fattahi M (2016) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosystem II activity of three pistachio rootstocks under salt stress as probed by the OJIP_test. *Russ. J. Plant Physiol.* 63 (1), 101–110.
- Shankarappa TH, Reddy RN, Subramanyam B, Sreenatha A & Reddy NA (2018) Biofertilizers for growth and establishment of Alphonso mango grafts under nursery condition. *Int. J. Curr. Microbiol. App.* 7, 5205-5211.
- Shao YD, Zhang DJ, Hu XC, Wu QS, Jiang CJ, Gao XB & Kuča K (2019) Arbuscular mycorrhiza improves leaf food quality of tea plants. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 47(3). DOI:10.15835/nbha47311434
- Sharifi M, Ghorbanli M & Ebrahimzadeh H (2007) Improved growth of salinity-stressed soy bean after inoculation with pre-treated mycorrhizal fungi. *J. Plant Physiol* 164:1144–1151.
- Sharma AK, Srivastava PC & Johri BN (1994) Contribution of VA mycorrhiza to zinc uptake in plants. In: *Manthey JA, Crowley DE, Luster DG (eds) Biochemistry of metal micronutrients in the rhizosphere*. Lewis Publishers, Boca Raton, 111–123.
- Sharma AR, Kharol SK, Badarinath KVS & Singh D (2010) Impact of agriculture crop residue burning on atmospheric aerosol loading—a study over Punjab State, 661 India. *Ann. Geophys.*, 28 (2) (09927689). <https://doi.org/10.5194/angeo-28-367-2010>
- Sharma E, Anand G & Kapoor R (2017) Terpenoids in plant and arbuscular mycorrhiza-reinforced defense against herbivorous insects. *Ann Bot* 119(5):791–801. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw263>
- Sharma G & Mathur V (2020) Modulation of insect-induced oxidative stress responses by microbial fertilizers in *Brassica juncea*. *FEMS Microbiol Ecol* 96:fiia040.
- Sharma M, Delta AK & Kaushik P (2021) *Glomus mosseae* and *Pseudomonas fluorescens* application sustains yield and promote tolerance to water stress in *Helianthus annuus* L. *Stresses*, 1(4), 305-316.
- Sharma MP & Adholeya A (2004) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization on the post vitro growth and yield of micropropagated strawberry grown in a sandy loam soil. *Can J Bot* 82:322–328.
- Sharma MP, Bhatia NP & Adholeya A (2001) Mycorrhizal dependency and growth responses of *Acacia nilotica* and *Albizia lebbek* to inoculation by indigenous AM fungi as influenced by available soil P levels in a semi-arid Alfisol wasteland. *New For.* 21, 89–104.
- Sharma MP, Gaur A, Bhatia NP & Adholeya A (1996) Growth responses and dependence of *Acacia nilotica* var. *cupriciformis* on the indigenous arbuscular mycorrhizal consortium of a marginal wasteland soil. *Mycorrhiza* 6:441–446.
- Sharma R C, Sarkar S, Das D & Banik P (2013) Impact assessment of arbuscular mycorrhiza *Azospirillum* and chemical fertilizer application on soil health and ecology. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 44(6), 1116–1126.
- Sharma R, Kirti S, Dipta B, Kaushal R & Bharat NK (2016) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in sweet cherry (*Prunus avium* L.) of Kullu district of Himachal Pradesh. *The Bioscan*, 11(3):1555-1558.
- Sharma SD & Bhutani VP (1998) Response of apple seedling to VAM, *Azotobacter* and inorganic fertilizers. *Horticulture Journal* 11(1):1-8.
- Sharma SD, Bhutani VP & Awasthi RP (2002) Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and P on leaf and soil mineral nutrient status of apple seedlings. *Indian Journal of Horticulture* 59(2):140-144.
- Sharma V, Sharma L & Sandhu KS (2020) Cucumber (*Cucumis sativus* L.). In: *Antioxidants in Vegetables and Nuts-Properties and Health Benefits*. Springer, Singapore, 333-340.
- Sharma, S. B., Sayyed, R. Z., Trivedi, M. H. & Gobi, T. A. (2013) Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. SpringerPlus 2, 587-600. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>
- Sharma-Poudyal, D. Schlatter, D. Yin, C. Hulbert & S. Paulitz, T. (2017) Long-term no-till: A major driver of fungal communities in dryland wheat cropping systems. *PLoS ONE*, 12, e0184611.
- Sharpe SC, Eme L, Brown MW & Roger AJ (2015) Timing the origins of multicellular eukaryotes through phylogenetic and relaxed molecular clock analysis. In: Ruiz-Trillo IR, Nedelegu AM (Eds.), *Evolutionary Transitions to Multicellular Life*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 3-29.
- Sharpley A, Jarvie H P, Buda A, May L, Spears B, et al. (2013) Phosphorus legacy: overcoming the effects of past management practices to mitigate future water quality impairment. *J. Environ. Qual.* 42 1308–26
- Shaul O, Galili S, Volpin H, Ginzberg I, Elad Y, Chet I & Kapulnik Y (1999) Mycorrhiza-induced changes in disease severity and PR protein expression in tobacco leaves. *Mol Plant-Microbe Interact* 12:1000–1007.
- Shaul O, Galili S, Volpin H, et al. (1999) Mycorrhiza-induced changes in disease severity and PR protein expression in tobacco leaves. *Mol Plant-Microbe Interact* 12:1000–1007.
- Shavit E & Volk TJ (2007) *Terfezia* and *Tirmania*, desert truffles (*terfez, kama, p/faqqa*): delicacies in the sand or manna from heaven? Fungus of the month for January 2007, http://botit.botany.wisc.edu/toms_fungi/jan2007.html. Accessed 10/10/2021.
- Shavit E (2008) Truffles roasting in the evening fires: pages from the history of desert truffles. *Fungi Magazine* 1(3):18–23.
- Shavit E (2014) The History of desert truffle use. In: *Kagan-Zur V., Roth-Bejerano N., Sitrit Y., Morte A. (eds) Desert Truffles. Soil Biology, vol 38.* (pp. 217-241) Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-40096-4_15
- Sheehy, J. Regina, K. Alakukku, L. & Six, J. (2015) Impact of no-till and reduced tillage on aggregation and aggregate-associated carbon in Northern European agroecosystems. *Soil Tillage Res.* 150, 107–113.
- Sheetal G & Jamuna P (2009) Studies on Indian green leafy vegetables for their antioxidant activity. *Plant Foods Hum Nutr* 64:39–45.
- Sheibani, A., 1996. Distribution, use and conservation of pistachio in Iran. In: *Padulosi, S., Caruso, T., Barone, E.(Eds.), Workshop Taxonomy, Distribution, Conservation and Uses of Pistacia Genetic Resources*. Palermo, IPGRI, Rome (Italy), pp. 51–56.
- Shemakhanova, N. M. 1967. [Mycotrophy of woody plants.] Israel Program for Sci. Transl. Jerusalem. 329 p.
- Shemesh AO (2010) Names of New Agricultural crops in rabbinic literature of the 16th–20th centuries. *Mo'ed*, 20: 198–216 (in Hebrew) http://www.academia.edu/478319/A.O.Shemesh_Names_of_New_Agricultural_crops_in_Rabbinic_Literature_of_16-20th_Centuries_Moed_20_2010_pp_198-216_in_Hebrew. Accessed on 10/10/2021.
- Shen C, Liang W, Shi Y, Lin X, Zhang H, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P et al. (2014) Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology* 95, 3190–3202.
- Shen H, Christie P & Li X (2006) Uptake of zinc, cadmium and phosphorus by arbuscular mycorrhizal maize (*Zea mays*, L.) from a low available phosphorus calcareous soil spiked with zinc and cadmium. *Environ. Geochem. Health* 28, 111. doi: 10.1007/s10653-005-9020-2
- Sheng M, Tang M, Chen H, Yang B, Zhang F & Huang Y (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza* 18:287–296.
- Sheng, M., Tang, M., Zhang, F., Huang, Y. (2011) Influence of arbuscular mycorrhiza on organic solutes in maize leaves under salt stress. *Mycorrhiza* 21, 423–430. doi: 10.1007/s00572-010-0353-z
- Sheng, X.F. 2005. Growth promotion and increased potassium uptake of cotton and rape by a potassium releasing strain of *Bacillus edaphicus*. *Soil Biol. Biochem.* 37, 1918-1922
- Sheng, X.F., Xia, JJ & Chen, J (2003) Mutagenesis of the *Bacillus edaphicus* strain NBT and its effect on growth of chili and cotton. *Agric. Sci. China* 2, 40-51.
- Sheteiwy MS, Ali DF, Xiong YC, Brestic M, Skalicky M, Hamoud YA, Ulhassan Z, Shaghaleh H, AbdElgawad H, Farooq M, Sharma A & EL-Sawah AM (2021) Physiological and biochemical responses of soybean plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and *Bradyrhizobium* under drought stress. *BMC plant biology*, 21(1), 1-21.
- Shi Z, Zhang J, Lu S, Li Y, Wang F (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi improve the performance of sweet sorghum grown in a Mo-contaminated soil. *Journal of Fungi*, 6(2), 44.
- Shi Z, Zhang J, Wang F, Li K, Yuan W, Liu J (2018) Arbuscular mycorrhizal inoculation increases molybdenum accumulation but decreases molybdenum toxicity in maize plants grown in polluted soil. *RSC Adv.* 8, 37069–37076.

- Shigesada, N. & Kawasaki, K. (1997) *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford. 206 pp.
- Shin R & Adams E (2014) Transport, signaling and homeostasis of potassium and sodium in plants. *J Integr Plant Biol* 56:231–249.
- Shirmohammadi, E., Alikhani, H. A., Pourbabaei, A. A. & Etesami, H. (2020) Improved phosphorus (P) uptake and yield of rainfed wheat fed with P fertilizer by drought-tolerant phosphate-solubilizing fluorescent pseudomonads strains: a field study in drylands. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 20, 2195–2211. doi: 10.1007/s42729-020-00287-x
- Shoemaker HE, McLean, EO & Pratt PF (1962) Buffer methods for determination of lime requirement of soils with appreciable amount of exchangeable aluminium. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 25, 274–277.
- Shruti K, Ruchi S, Bhawna D, Rohit P, Rajesh K & Bharat NK (2016) Status of arbuscular mycorrhizae associated with rhizosphere of sweet cherry (*Prunus avium*) in high hills temperate zone of Himachal Pradesh. *Indian Phytopathology*, 69(3), 286–289.
- Shtark OY, Puzanskiy RK, Avdeeva GS, Yurkov AP, Smolikova GN, Yemelyanov VV, Kliukova MS, Shavarda AL, Kirpichnikova AA, Zhernakov AI, Afonin AM & Shishova MF (2019) Metabolic alterations in pea leaves during arbuscular mycorrhiza development. *PeerJ*, 7, e7495.
- Shu B, Liu L, Jue D, Wang Y, Wei Y, Shi S (2017) Effects of avocado (*Persea americana* Mill.) scion on arbuscular mycorrhizal and root hair development in rootstock. *Arch Agron Soil Sci* 63:1951–1962.
- Shukla AK (2000) Impact of fungicides on soil microbial population and enzyme activities. *Acta Bot. Indica*, 28, 85–88.
- Shumskaya M & Wurtzel ET (2013) The carotenoid biosynthetic pathway: Thinking in all dimensions. *Plant Sci.* 2013, 208, 58–63.
- Si W., Gong J., Tsao R., Zhou T., Yu H., Poppe C., Johnson R. & Du Z. (2006) Antimicrobial activity of essential oils and structurally related synthetic food additives towards selected pathogenic and beneficial gut bacteria. *Journal of Applied Microbiology*, 100, 296–305.
- Siasou E, Standing D, Killham K & Johnson D (2009) Mycorrhizal fungi increase biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol Biochem* 41:1341–1343.
- Siciliano V, Genre A, Balestrini R, Cappellazzo G, deWit PJGM, Bonfante P (2007) Transcriptome analysis of arbuscular mycorrhizal roots during development of the prepenetration apparatus. *Plant Physiol.* 144: 1455–1466.
- Siddiky MRK, Kohler J, Cosme M & Rillig MC (2012a) Soil biota effects on soil structure: interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 33–39.
- Siddiky MRK, Schaller J, Caruso T & Rillig MC (2012b) Arbuscular mycorrhizal fungi and collembola non-additively increase soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry* 47, 93–99.
- Siddiqui ZA & Akhtar MS (2006) Biological control of root-rot disease complex of chickpea by AM fungi. *Archiv Phytopathol Plant Prot* 39:389–395.
- Siddiqui ZA & Mahmood I (1996) Biological control of *Heterodera cajani* and *Fusarium udum* on pigeonpea by *Glomus mosseae*, *Trichoderma harzianum*, and *Verticillium chlamydosporium*. *Israel J Plant Sci*, 44: 49–56.
- Sieberer BJ, Chabaud M, Fournier J, Timmers AC & Barker DG (2012) A switch in Ca²⁺ spiking signature is concomitant with endosymbiotic microbe entry into cortical root cells of *Medicago truncatula*. *The Plant Journal* 69: 822–830.
- Sieverding E & Oehl F (2006) Revision of *Entrophospora* and description of *Kuklospora* and *Intraspora*, two new genera in the arbuscular mycorrhizal Glomeromycetes. *Journal of Applied Botanical Food Quality*, 80(1), 69–81.
- Sieverding E (1991) Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems (vol. 224). Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit. *Bremer*, Eschborn, Germany, 371 pp. ISBN 9783880854628.
- Sikes B A (2010) When do arbuscular mycorrhizal fungi protect plant roots from pathogens? *Plant Signal. Behav.* 5, 763–765.
- Sikes BA, Cottenie K & Klironomos JN (2009) Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology*, 97, 1274–1280.
- Silby, M.W., Cerdeño-Tárraga, A.M., Vernikos, G.S., Giddens, S.R., Jackson, R.W., Preston, G.M., et al. 2009. Genomic and genetic analyses of diversity and plant interactions of *Pseudomonas fluorescens*. *Genome Biol.* 10, 51.
- Sillanpää M (1990) Micronutrient assessment at the country level: an international study. *FAO*, Rome, 214pp. ISBN: 92-5-102955-5.
- Silva Brum M, Santos Cunha V, Leivas Stecca JD, Teleken Grando LF & Martin TN (2016) Components of corn crop yield under inoculation with *Azospirillum brasilense* using integrated crop-livestock system. *Acta Sci. Agron.* 38 (4), 485–492.
- Simard S, Asay A, Beiler K, Bingham M, Deslippe J, He X, Philip L, Song Y & Teste F (2015) Resource transfer between plants through ectomycorrhizal fungal networks. In: *T Horton (Ed). Mycorrhizal networks*. Springer, 133–176.
- Simard SW & Durall DM (2004) Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82, 1140–1165.
- Simard SW (2018) Mycorrhizal networks facilitate tree communication, learning, and memory. In: *F Baluska, M Gagliano & G Witzany (Eds). Memory and learning in plants*. Springer, 191–213.
- Simard SW, Beiler KJ, Bingham MA, Deslippe JR, Philip LJ & Teste FP (2012) Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biol. Rev.* 26, 39–60. doi: 10.1016/j.fbr.2012.01.001
- Simard SW, Jones MD & Durall DM (2002) Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In: *Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies 157 (eds Van der Heijden MGA & Sanders IR)*. Springer Verlag, Heidelberg, Germany, pp. 33–74.
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM & Molina R (1997) Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388(6642), 579–582. <https://doi.org/10.1038/41557>
- Simberloff D & Stiling P (1996) How risky is biological control? *Ecology*, 77, 1965–1974.
- Simon L, Bousquet J, Levesque RC & Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67–69
- Simon L, Lalonde M, Bruns T (1990) Amplification and direct sequencing of ribosomal genes from VAM fungi. In: Allen MF, Williams SE (eds) *Abstracts, 8th North American Conference on Mycorrhizae*, University of Wyoming Agricultural Experiment Station, Laramie, Wyo., p 265.
- Simon L, Lalonde M, Bruns TD (1992) Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Appl Environ Microbiol* 58:291–295.
- Simon L, Levesque RC, Lalonde M (1993) Identification of endomycorrhizal fungi colonizing roots by fluorescent single-strand conformation polymorphism-polymerase chain reaction. *Appl Environ Microbiol* 59:4211–4215.
- Simpson D & Daft MJ (1990) Interactions between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. *Plant Soil* 121, 179–186.
- Simpson R., Oberson A., Culvenor R., Ryan M., Veneklaas E., Lambers H., Lynch J., Ryan P., Delhaize E., Smith F.A., Smith S., Harvey P., Richardson A. (2011) Strategies and agronomic interventions to improve the phosphorus-use efficiency of farming systems. *Plant and Soil*, 349, 89–120.
- Simpson, R.T., Frey, S.D., Six, J & Thiet, R.K. (2004) Preferential accumulation of microbial carbon in aggregate structures of no-tillage soils. *Soil Science Society of America Journal*, 68, 1249–1255.
- Singh BK & Trivedi P (2017) Microbiome and the future for food and nutrient security. *Microbial. Biotechnol.* 10, 50–53.
- Singh C S (1992) Mass inoculum production of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizae: I. Selection of host in the presence of *Azospirillum brasilense*. *Zentralblatt für Mikrobiologie*, 147(7), 447–453.
- Singh G & Tilak KVBR (1999) *Azospirillum*-current status. *Curr. Trends Life Sci.—Agromicrobes* 23, 93–106.
- Singh G & Wright D (2002) In vitro studies on the effects of herbicides on the growth of rhizobia. *Lett. Appl. Microbiol.* 35, 12–16.
- Singh I (2017) Antimicrobials in higher plants: classification, mode of action and bioactivities. *Chem Biol Lett* 4:48–62.
- Singh J & Singh DK (2005) Dehydrogenase and phosphomonoesterase activities in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) field after diazinon, imidacloprid and lindane treatments. *Chemosphere*, 60, 32–42.
- Singh M, Mishra M, Srivastava DK & Singh PK (2020) Biological control of *Fusarium* wilt of tomato by arbuscular mycorrhizal fungi with intercropping. *Plant Pathol Quar* 10:1–9.

- Singh M, Singh D, Gupta A, Pandey KD, Singh PK & Kumar A (2019) Plant growth promoting rhizobacteria. In: *PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture*. Eds AK Singh, A Kumar & PK Singh (Cambridge, MA: Elsevier), 41–66.
- Singh S & Parniske M (2012) Activation of calcium- and calmodulin-dependent protein kinase (CCaMK), the central regulator of plant root endosymbiosis. *Curr Opin Plant Biol* 15: 444–453
- Singh S (2002) Role of mycorrhiza in plants raised from cuttings or as micropropagated plants, Part II: fruit trees; Part III: ornamentals and other plants. *Mycorrhiza News* 14:1–9.
- Singh S, Kumar V, Datta S, Wani AB, Dhanjal DS, Romero R & Singh J (2020) Glyphosate uptake, translocation, resistance emergence in crops, analytical monitoring, toxicity and degradation: a review. *Environ Chem Lett* 18, 663–702. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-00969-z>
- Singh V, Naveenkumar R & Muthukumar A (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi and their effectiveness against soil borne diseases. In: *Khan, M.R., Mukhopadhyay, A.N., Pandey, R.N., Thakur, M.P., Singh, D. (Eds.), Bio-Intensive Approaches: Application and Effectiveness in Plant Diseases Management*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi, pp. 183–199.
- Sipahiolu MH, Demir S, Usta M & Akkopru A (2009) Biological relationship of potato virus Y and arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in potato. *Pest Tech* 3:63–66
- Siqueira J, Safir G, Nair M. (1991) Stimulation of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation and growth of white clover by flavonoid compounds. *New Phytol.*, 118, 87–93.
- Siqueira JO & Klauber Filho O (2000) Micorrizas arbusculares: a pesquisa brasileira em perspectiva. In: Novais RF, Alvarez VVH, Schaefer CEGR (eds) *Tópicos em ciência do solo*. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa, pp 235–259
- Siqueira JO (1983) Nutritional and edaphic factors affecting spore germination, germ tube growth and root colonization of the arbuscular mycorrhizal fungi. Doctorate thesis. University of Florida, Gainesville, 122p
- Siqueira JO, Bruce B, Hubbell DH (1985a) Inibição da germinação de esporos de fungos micorrízicos vesicular-arbuscular por substâncias voláteis produzidas por actinomicetos isolados d solo. In: III Reunião Brasileira sobre Micorrizas, ESAL/FAEPE, Lavras
- Siqueira JO, Hubbell DH & Valle RR (1984) Effects of P on formation of the VAM symbiosis. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 19, 1465–1474.
- Siqueira JO, Rocha IWF, Oliveira E & Colozzi-Filho A (1990) The relative between vesicular-arbuscular mycorrhiza and lime: associated effects on the growth and nutrition of brachiaria grass (*Brachiaria decumbens*). *Biology and Fertility of Soil* 10:65-71.
- Siqueira JO, Safir GR & Nair MG (1991a) Stimulation of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation and growth of white clover by flavonoid compounds. *New Phytol* 118:87–93.
- Siqueira JO, Safir GR & Nair MG (1991b) VA-mycorrhizae and mycorrhiza stimulating isoflavonoid compounds reduce plant herbicide injury. *Plant and Soil*, 134(2): 233–242. doi:10.1007/BF00012041
- Siqueira JO, Saggin-Junior OJ, Flores-Aylas WW & Guimarães PTG (1998) Arbuscular mycorrhizal inoculation and superphosphate application influence plant development and yield of coffee in Brazil. *Mycorrhiza* 7:293–300.
- Siqueira JO, Sylvia D, Gibson J & Hubbell D (1985b) Spores, germination, and germ tubes of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi. *Can J Microbiol* 31:965–997
- Six J, Bossuyt H, Degryze S & Deneff K (2004) A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research* 79 (1), 7–31.
- Skamnioti P & Gurr SJ (2007) *Magnaporthe grisea* cutinase2 mediates appressorium differentiation and host penetration and is required for full virulence. *Plant Cell* 19:2674–2689.
- Skene KR (1998) Cluster roots: some ecological considerations. *Journal of Ecology* 86: 1060 – 1064.
- Slankin V (1958) Mycorrhiza of forest trees. In: *Proc. First No. Amer. Forest Soils Conf.* Mich. State Univ. East Lansing, Mich. 130-137.
- Smale M (1997) The green revolution and wheat genetic diversity: some unfounded assumptions. *World Developm.*, 25(8), 1257-1269.
- Šmilauer P, Košnar J, Kotlínek M, Šmilauerová M (2020) Contrasting effects of host identity, plant community, and local species pool on the composition and colonization levels of arbuscular mycorrhizal fungal community in a temperate grassland. *New Phytologist* 225: 461–473.
- Smith FA & Smith SE (1981) Mycorrhizal infection and growth of *Trifolium subterraneum*: comparison of natural and artificial inocula. *New Phytologist* 88, 311-325.
- Smith FA & Smith SE (1997) Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 137: 373-388.
- Smith RL, Schank SC, Milam JR & Baltensperger AA (1984) Responses of *Sorghum* and *Pennisetum* species to the N₂-fixing bacterium *Azospirillum brasilense*. *Appl. Environ. Microbiol.* 47, 1331–1336.
- Smith SE & Daft MJ (1975) Interactions between growth, phosphate content and nitrogen fixation in mycorrhizal and non-mycorrhizal *Medicago sativa*. *Aust J Plant Physiol* 4:403–413.
- Smith SE & Read D (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. (3rd edition), Academic Press, Elsevier Ltd. 800pp. ISBN: 9780080559346.
- Smith SE & Read DJ (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, San Diego, CA
- Smith SE & Smith FA (1990) Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist* 114, 1-38.
- Smith SE & Smith FA (2011b) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 227–250.
- Smith SE & Smith FA (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104, 1-13.
- Smith SE (1980) Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 55, 475-510.
- Smith SE, Facelli E, Pope S & Smith FA (2010) Plant performance in stressful environments: Interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 326, 3-20.
- Smith SE, Jakobsen I, Grønlund M & Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156: 1050–1057
- Smith SE, Smith FA & Jakobsen I (2003) Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol* 133:16–20.
- Smith SE, Smith FA & Jakobsen I (2004) Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol* 162: 511–524.
- Smith SE, St John BJ, Smith FA & Nicholas DJD (1985) Activity of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in *Allium cepa* L. and *Trifolium subterraneum* L.: effect of mycorrhizal infection and phosphate nutrition. *New Phytol* 99:211–227
- Smith TF (1978) Some effects of crop protection chemicals on the distribution and abundance of vesicular-arbuscular endomycorrhizas. *J Aust Inst Agric Sci* 44:82–88.
- Smith, F.A., Grace, E.J & Smith, S.E (2009) More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 182, 347–358.
- Snapp SS, Swinton SM, Labarta R, Mutch D, Black JR, Leep R, Nyiraneza J & O'neil K (2005) Evaluating cover crops for benefits, costs and performance within cropping system niches. *Agron. J.* 97, 322–332, DOI 10.2134/agronj2005.0322.
- Snir, A., Nadel, D., Groman-Yaroslavski, I., Melamed, Y., Sternberg, M., Bar-Yosef, O & Weiss, E (2015) The origin of cultivation and proto-weeds, long before Neolithic farming. *PLoS One*, 10(7), e0131422. DOI: 10.1371/journal.pone.0131422.
- Socias-Company R, Anson JM & Espiau MT (2017) Taxonomy, botany and physiology. In: *Almonds. Botany, Production and Uses; Socias-Company R & Graciel TM, Eds.* CAB International: Boston, MA, USA, 1–42.
- Sødergaard M & Laegaard S (1977) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in some aquatic plants. *Nature* (London), 268, 232–233.

- Soehner F (1913) Die Formenkreis von *Hymenogaster tener* Berk. et Br. Hedwigia. 64, 192-202.
- Soehner F (1951) Tuberaeen-Studien. III. Z. Pilzk. (viii), 7-16.
- Sohn BK, Kim KY, Chung SJ, Kim WS, Park SM, Kan JK, Rim YS, Cho JS, Kim TH & Lee JH (2003) Effect of the different timing of AMF inoculation on plant growth and flower quality of chrysanthemum. *Sci Hort* 98:173–183.
- Solaiman MZ & Saito M (1997) Use of sugars by intraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by radiorespirometry. *New Phytologist* 136: 533–538.
- Solaiman MZ, Ezawa T, Kojima T, Saito M (1999) Polyphosphates in intraradical and extraradical hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Appl Environ Microbiol* 65:5604– 5606
- Soleimanzadeh H (2010) Effect of VA-Mycorrhiza on growth and yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) at different phosphorus levels. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*, 4(11), 820-823.
- Solms-Laubach GH (1868) Tentamen bryo-geographiae Algarviae regni Lusitani provinciae. *Typis Orphanotropei*, Halis. 43pp.
- Soma K & Saito T (1983) Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. *Plant Soil* 75(1):139–151
- Somers E, Ptacek D, Gysegom P, Srinivasan M & Vanderleyden J (2005) *Azospirillum brasilense* produces the auxin-like phenylacetic acid by using the key enzyme for Indole 3-acetic acid biosynthesis. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 1803–1810.
- Somers E, Vanderleyden J & Srinivasan M (2004) Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbiol.* 30, 205–240.
- Son, H.-J, Park, G.-T., Cha, M.-S. & Heo, M.-S. (2006) Solubilization of insoluble inorganic phosphates by a novel salt- and pH-tolerant *Pantoea agglomerans* R-42 isolated from soybean rhizosphere. *Bioresour. Technol.* 97, 204–210. doi: 10.1016/j.biortech.2005.02.021
- Son, T. T. N., Diep, C. N., Giang, T. T. M. & Thu, T. T. A. (2007) Effect of co-inoculants (*Bradyrhizobia* and phosphate solubilizing bacteria) liquid on soybean under rice based cropping system in the Mekong Delta. *Omonrice* 143, 135–143.
- Song F, Pan ZY, Bai FX, An JY, Liu JH, Guo WW, Bisseling T, Deng XX & Xiao SY (2015) The scion/rootstock genotypes and habitats affect arbuscular mycorrhizal fungal community in citrus. *Front Microbiol* 6:1372.
- Song Y, Chen D, Lu K, Sun Z & Zeng R (2015) Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Front Plant Sci* 6:786.
- Song Y, Wang M, Zeng R, Groten K, Baldwin IT (2019) Priming and filtering of antiherbivore defences among *Nicotiana attenuata* plants connected by mycorrhizal networks. *Plant Cell Environ.* 42, 2945-2961
- Song YY, Ye M, Li C, He X, Zhu-Salzman K, Wang RL, Su YJ, Luo SM & Zeng RS (2014) Hijacking common mycorrhizal networks for herbivore-induced defence signal transfer between tomato plants. *Sci. Rep.* 4, 1–8. doi: 10.1038/srep03915
- Song YY, Ye M, Li CY, Wang RL, Wei XC, Luo SM & Zeng RS (2013) Priming of anti-herbivore defense in tomato by arbuscular mycorrhizal fungus and involvement of the jasmonate pathway. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 1036-1044.
- Song YY, Zeng RS, Xu JF, Li J, Shen X & Yihdego WG (2010) Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS ONE* 5(10): e13324, 1-11. doi:10.1371/journal.pone.0013324.
- Song, Y.Y., Chen, D.M., Lu, K., Sun, Z.X. & Zeng, R.S. (2015) Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. *Frontiers in Plant Science*, 6, 786. DOI 10.3389/fpls.2015.00786
- Sood A, Kaur P & Gupta R (2012) Phytochemical screening and antimicrobial assay of various seeds extract of Cucurbitaceae family. *Int J Appl Biol Pharm Technol* 3(3): 401–409.
- Sood, G. S. (2003) Chemotactic response of plant-growth-promoting bacteria towards roots of vesicular-arbuscular mycorrhizal tomato plants. *FEMS Microbiol. Ecol.* 45, 219–227. doi: 10.1016/S0168-6496(03)00155-7
- Soretire, A. A., N. O. Adeyemi, M. O. Atayese & A. Ademola. 2020a. Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi improve soil chemical properties, growth and symbiotic N₂-fixation in soybean (*Glycine max* L.) cultivars under field condition with low phosphorus availability. *Acta Fytotechnica et Zootechnica* 23 (4):182–91. doi: 10.15414/afz.2020.23.04.182-191.
- Soretire, A., N. Adeyemi, M. Atayese, O. Sakariyawo & A. Adewunmi. 2020b. Nodulation and biological nitrogen fixation in soybean (*Glycine max* L.) as influenced by phosphorus fertilization and arbuscular mycorrhizal inoculation. *Acta Universitatis Sapientiae, Agriculture and Environment* 12 (1):22–44. doi: 10.2478/ausae-2020- 0003.
- Sosa-Hernandez, M. Leifheit, E. Ingrassia, R. & Rillig, M (2019) Subsoil Arbuscular mycorrhizal fungi for sustainability and climate-smart agriculture: a solution right under our feet? *Front. Microbiol.* 10, 744.
- Soto MJ, Fernández-Aparicio M, Castellanos-Morales V, García-Garrido JM, Ocampo JA, Delgado MJ & Vierheilig H (2010) First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa (*Medicago sativa*). *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), 383-385.
- Soudzilovskaia NA, Douma JC, Akhmetzhanova AA, van Bodegom PM, Cornwell WK, Moens EJ, Treseder KK, Tibbett M, Wang YP & Cornelissen JH. (2015) Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecol. Biogeogr.* 24, 371–382.
- Soudzilovskaia NA, Vaessen S, Barcelo M, He J, Rahimlou S, Abarenkov K, Brundrett MC, Gomes SI, Merckx V & Tedersoo L (2020) FungalRoot: global online database of plant mycorrhizal associations. *New Phytologist* 227(3):955-66.
- Soudzilovskaia, N.A., van Bodegom, P.M., Terrer, C., van't Zelfde M., McCallum I., McCormack M.L., Fisher JB., Brundrett M.C., de Sá N.C. & Tedersoo L. 2019. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nature Communications* 10, 5077. doi.org/10.1038/s41467-019-13019-2
- Souilem, S., El-Abbassi, A., Kiai, H., Hafidi, A., Sayadi, S., Galanakis, C.M., 2017. Olive oil production sector: environmental effects and sustainability challenges. In: Galanakis, C.M. (Ed.), *Olive Mill Waste*. Academic Press, Cambridge, pp. 1–28.
- Souza FA (2007) Sistema reprodutivo e troca de material genético em fungos micorrízicos arbusculares. In: V Congresso Brasileiro de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, pp 112–121.
- Souza FA, Declerck S, Smith E, Kowalchuk GA (2005) Morphological, ontogenetic and molecular characterization of *Scutellospora reticulata* (Glomeromycota). *Mycol Res* 109:697–706
- Souza FA, Sidney LS, Carrenho RC, Trufem SFB (2010) Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil. In: Siqueira JO, Souza FA, Cardoso EJB, Tsai SM (eds) *Micorrizas: 30 anos de ocorrência no Brasil*. UFLA, Lavras, pp 15–74
- Souza FA, Silva ICL, Barbara RLL (2008) Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. In: Moreira FMS, Siqueira JO, Brussaard L (eds) *Biodiversidade do solo em ecossistemas Brasileiros*. UFLA, Lavras, pp 482–536
- Souza T (2015) Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi. *Springer International Publishing*, Switzerland. 153pp. DOI 10.1007/978-3-319-24850-9
- Souza, L. A., Andrade, S. A. L., Souza, S. C. R. & Schiavinato, M. A. (2012) Evaluation of mycorrhizal influence on the development and phytoremediation potential of *Canavalia gladiata* in Pb contaminated soils. *Int. J. Phytorem.* 15, 465–476. doi: 10.1080/15226514.2012.716099
- Souza, L. A., Camargos, L. S., Schiavinato, M. A & Andrade, S. A. L. (2014) Mycorrhization alters foliar soluble amino acid composition and influences tolerance to Pb in *Calopogonium mucunoides*. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26(3-4), 211-216.
- Spaepen S & Vanderleyden J (2015) Auxin signaling in *Azospirillum brasilense*: a proteome analysis. In: *de Bruijn FJ (Ed). Biological Nitrogen Fixation*. Wiley, Hoboken, 937–940. https://doi.org/ 10.1002/9781119053095.ch91.
- Spaepen S, Dobbelaere S, Croonenborghs A & Vanderleyden J (2008) Effects of *Azospirillum brasilense* indole-3-acetic acid production on inoculated wheat plants. *Plant Soil* 312 (1–2), 15–23.
- Spain JL & Miranda JC (1996) *Glomus brasilianum* : an ornamented species in the Glomaceae. *Mycotaxon* 60:137–142
- Spain JL (2003) Emendation of *Archaeospora* and of its type species, *Archaeospora trappei*. *Mycotaxon* 87:109–112.
- Spain JL, Sieverding E & Oehl F (2006) *Appendicispora*: a new genus in the arbuscular mycorrhizaforming Glomeromycetes, with a discussion of the genus *Archaeospora*. *Mycotaxon* 97:163–182.
- Spanu PD (2012) The genomics of obligate (and nonobligate) biotrophs. *Annu. Rev. Phytopathol.* 50, 91–109.

- Sparks DL (1987) Potassium dynamics in soils. *Adv Soil Sci.* 6:1-62.
- Sparling GP & Tinker PB (1975) Mycorrhizas in Pennine grassland. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) *Endomycorrhizas, Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds, 22-25 July 1974*. Academic Press, London, 545-560.
- Spatafora, JW., Chang, Y., Benny, G.L., Lazarus, K., Smith, M.E., Berbee, M.L., Bonito, G., Corradi, N., Grigoriev, I., Gryganskyi, A. & James, T.Y. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108(5): 1028-1046.
- Spehn EM, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Hector A, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Jumpponen A, O'donovan G, Pereira JS & Schulze ED (2002) The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos*, 98, 205-218.
- Speidel M (2000) The parasitic host: symbiosis contra neo-Darwinism. *Pli* 9:119-138.
- Spessard EA (1917) Prothallia of *Lycopodium* in America. *Botanical Gazette (Chicago, Ill.)* 63: 66 - 76.
- Spina P (1984) El pistacho. *Mundi-Premsa*, Madrid
- Spradbery JP (1973) Wasps. An account of the biology and natural history of solitary and social wasps. Sidgwick and Jackson, London.
- Sprengel C (1837) Die Bodenkunde oder die Lehre vom Boden (Soil science and its doctrines). Immanuel Müller Publ. Co., Leipzig, Germany.
- Sprengel C (1838) Die Lehre von den Urbarmachungen und Grundverbesserungen (The science of cultivation and soil amelioration). Immanuel Müller Publ. Co., Leipzig, Germany.
- Sprengel C (1839) Die Lehre vom Dünger (Fertilizer science). Immanuel Müller Publ. Co., Leipzig, Germany.
- Sprengel C (1844) Die Bodenkunde oder, Die lehre vom Boden, nebst einer er vollständigen Anleitung zur chemischen analyse der ackererden und den resultaten von 189 chemisch untersuchten Bodenarten aus Deutschland, Begen, England, Frankreich, der Schweiz, Ungarn, Russland, Schweden, Ostindien, Westindien und Nordamerika. Immanuel Müller, Leipzig. 589 pp.
- Sprengel C (1847-1852) Meine Erfahrungen im Gebiete der allgemeinen und speciellen Pflanzen-Cultur (My experiences in the field of general and special crop production), Volumes 1-3. Baumgärtner's Buchhandlung, Leipzig, Germany.
- Sprent JI (2001) Nodulation in Legumes. *Royal Bot. Gardens*, Kew, UK.
- Sridevi M & Mallaiah K (2009) Phosphate solubilization by *Rhizobium* strains. *Indian J. Microbiol.* 49, 98-102. doi: 10.1007/s12088-009-0005-1
- Sridevi S & Ramakrishnan K (2010) Effects of combined inoculation of VAM fungi and *Azospirillum* on the growth and yield of onion (*Allium cepa*). *J. Phytol.*, 2(1): 88-90.
- Srinivasan M, Kumar K, Kumutha K & Marimuthu P (2014) Establishing monoxenic culture of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* through root organ culture. *Journal of Applied and Natural Science*, 6(1): 290-293. Doi: 10.31018/jans.v6i1.417
- Srinivasan R, Yandigeri MS, Kashyap S & Alagawadi AR (2012) Effect of salt on survival and P-solubilization potential of phosphate solubilizing microorganisms from salt affected soils. *Saudi J. Biol. Sci.* 19, 427-434. doi: 10.1016/j.sjbs.2012.05.004
- Srivastava R & Shalini R (2008) Antifungal activity of *Pseudomonas fluorescens* against different plant pathogenic fungi. *EJEAFChe*, 7(4): 2789-2796.
- St Arnaud M, Hamel C, Vimard B, Caron M & Fortin JA (1996) Enhanced hyphal growth and spore production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in an in vitro system in the absence of host roots. *Mycol Res* 100:328-332.
- Staddon PL, Ramsey CB, Ostle N, Ineson P & Fitter AH. (2003) Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C. *Science*. 300(5622):1138-1140. doi: 10.1126/science.1084269.
- Stahelin C, Charon C, Boller T, Crespi M & Kondorosi Á (2001) *Medicago truncatula* plants overexpressing the early nodulin gene enod40 exhibit accelerated mycorrhizal colonization and enhanced formation of arbuscules. *Proc Natl Acad Sci* 98:15366-15371.
- Stahl E (1900) Der Sinn der Mykorrhizenbildung. *Jahrb. wiss. Bot.* 34 :539-668.
- Stahl M (1949) Die Mycorrhiza der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung der thallosen Formen. *Planta* 37:103-148.
- Stahl PD & Smith WK (1984) Effects of different geographic isolates of *Glomus* on the water relations of *Agropyron smithii*. *Mycologia*, 76, 261-267.
- Stanila, S. Drocas, I. Molnar, A. Ranta, O. (2013) Studies regarding comparative fuel consumption at classical and conservation tillage. *ProEnviron. Promediu* 6, 199-202.
- St-Arnaud M, Hamel C, Vimard B, Caron M & Fortin JA (1996) Enhanced hyphal growth and spore production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in an in vitro system in the absence of host roots. *Mycol Res* 100:328-332.
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell SE, Fetzer I, Bennett EM, Biggs R, Carpenter SR, De Vries W, De Wit CA, Folke C, Gerten D, Heinke J, Mace GM, Persson LM, Ramanathan V, Rayers B & Sörlin S (2015) Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*, 347(6223).
- Steinkellner S, Lenzemo V, Langer I, Schweiger P, Khaosaad T, Toussaint JP & Vierheilig H (2007) Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions. *Molecules*, 12(7), 1290-1306.
- Stephens RB & Rowe RJ (2020) The underappreciated role of rodent generalists in fungal spore dispersal networks. *Ecology* 101: e02972.
- Sterkenburg E, Clemmensen KE, Lindahl BD & Dahlberg A (2019) The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *J Appl Ecol.* 2019; 56: 1367- 1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13363>
- Stuedle E., Oren R. & Schulze E-D. (1987) Water transport in maize roots. *Plant Physiology* 84, 1220-1232.
- Stewart, W. Hammond, L. & Kauwenbergh, S.J.V. (2005) Phosphorus as a natural resource. Phosphorus: agriculture and the environment. *Agronomy Monograph No.46. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America: Madison, WI, USA.*
- Stirling, G.R., Hayden, H.L., Pattison, A.B. & Stirling, A.M. (2016) *Soil Health, Soil Biology, Soilborne Diseases and Sustainable Agriculture: A Guide*. CSIRO Publishing, Melbourne, VIC, Australia.
- Stitt M & Hurry V (2002) A plant for all seasons: alterations in photosynthetic carbon metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis*. *Curr Opin Plant Biol* 5: 199-206.
- Stockey, R.A., Rothwell, G.W., Addy, H.D. & Currah, R.S. (2001) Mycorrhizal association of the extinct conifer *Metasequoia milleri*. *Mycological Research* 105, 202-205.
- Strack, D & Fester, T. (2006) Isoprenoid metabolism and plastid reorganization in arbuscular mycorrhizal roots. *New Phytologist*, 172(1), 22-34.
- Stringlis IA, Proietti S, Hickman R, Van Verk MC, Zamioudis C & Pieterse CM (2018) Root transcriptional dynamics induced by beneficial rhizobacteria and microbial immune elicitors reveal signatures of adaptation to mutualists. *The Plant Journal*, 93(1), 166-180.
- Strullu DG & Plenchette C (1991) The entrapment of *Glomus* sp in alginate beads and their use as root inoculum. *Mycol Res* 95:1194-1196.
- Strullu DG & Romand C (1986) Méthode d'obtention d'endomycorhizes à vésicules et arbuscules en conditions axéniques. *Comptes Rendus de Académie Sciences, Sér III: Sci Vie* 303:245-250.
- Strullu DG & Romand C (1987) Culture axénique de vésicules isolées à partir d'endomycorhizes et réassociation à des racines de tomate. *Comptes Rendus de Académie Sciences, Sér III: Sci Vie* 305:15-19.
- Strullu DG, Diop T & Plenchette C (1997) Réalisation de collection sin vitro de *Glomus intraradices* (Schenck et Smith) et *Glomus versiforme* (Karsten et Berch) et proposition d'un cycle de développement. *C R Acad Sci Paris* 320:41-47.
- Strullu-Derrien C, Kenrick P & Selosse MA (2017) Origins of the mycorrhizal symbioses. In: *Molecular Mycorrhizal Symbiosis*. Wiley Blackwell, Hoboken, NJ, 3-20.

- Strullu-Derrien C, Kenrick P, Pressel S, Duckett JG, Rioult JP & Strullu DG (2014) Fungal associations in *Horneophyton ligneri* from the Rhynie chert (c. 407 million year old) closely resemble those in extant lower land plants: novel insights into ancestral plant-fungus symbioses. *New Phytologist* 203, 964–979.
- Strullu-Derrien C, Rioult JP & Strullu DG (2009) Mycorrhizas in upper Carboniferous Radiculites-type cordaitalean rootlets. *New Phytol* 18, 561–564.
- Strullu-Derrien C, Selosse MA, Kenrick P & Martin FM (2018) The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytol.* 220, 1012–1030.
- Strzelczyk E, Kamper M & Li C (1994) Cytocinin-like-substances and ethylene production by *Azospirillum* in media with different carbon sources. *Microbiol. Res.* 149, 55–60.
- Stubblefield, S.P., Taylor, T.N. & Trappe, JM. (1987a) Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. *Science* 237, 59–60.
- Stubblefield, S.P., Taylor, T.N. & Trappe, JM. (1987b) Vesicular-arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 74, 1904–1911.
- Stürmer SL (2012) A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza* 22, 247–258.
- Stürmer SL, Bever JD & Morton JB (2018) Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza*, 28(7), 587–603.
- Stutz, J.C., Copeman, R., Martin, C.A. & Morton, J.B. (2000) Patterns of species composition and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in arid regions of southwestern North America and Namibia, Africa. *Can. J. Bot.*, 78, 237–245.
- Subba Rao NS, Tilak KVBR & Singh CS (1985) Synergistic effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas and *Azospirillum brasilense* on the growth of barley in pots. *Soil Biology and Biochemistry*, 17(1), 119–121.
- Subhani A, El-ghamry AM, Changyong H & Jianming X (2000) Effects of pesticides (herbicides) on soil microbial biomass - a review. *Pak J Biol Sci* 3, 705–709.
- Subhashini DV (2016) Effect of NPK fertilizers and co-inoculation with phosphate solubilizing arbuscular mycorrhizal fungus and potassium mobilizing bacteria on growth, yield and nutrient acquisition and quality of tobacco (*Nicotiana tabacum* L). *Commun Soil Sci Plant Anal.* 47:328–337.
- Subramanian K.S, Charest C, Dwyer L.M & Hamilton R.I. (1997) Effects of arbuscular mycorrhizae on leaf water potential, sugar content, and P content during drought and recovery of maize. *Can. J. Bot.*, 75, 1582–1591.
- Subramanian KS, Balakrishnan N & Senthil N (2013) Mycorrhizal symbiosis to increase the grain micronutrient content in maize. *Australian Journal of Crop Science*, 7(7), 900.
- Subramanian KS, Charest C, Dwyer LM & Hamilton RI (1995) Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasselling. *New Phytol* 129:643–650.
- Subramanian KS, Tenshia V, Jayalakshmi K & Ramach V (2009) Role of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) (fungus aided) in zinc nutrition of maize. *Journal of Agricultural Biotechnology and Sustainable Development*, 1(1), 029–038.
- Sugiura Y, Akiyama R, Tanaka S, Yano K, Kameoka H, Marui S, Saito M, Kawaguchi M, Akiyama K & Saito K (2020) Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 117, 25779–25788.
- Sugiyama A, Ueda Y, Takase H & Yazaki K (2015) Do soybeans select specific species of *Bradyrhizobium* during growth? *Commun. Integr. Biol.* 8, e992734.
- Suh HW, Crawford DL, Korus RA, Shetty K (1991) Production of antifungal metabolites by the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* strain SMF. *J Ind Microbiol*, 8(1):29–35.
- Sukul P (2006) Enzymatic activities and microbial biomass in soil as influenced by metalaxyl residues. *Soil Biol. Biochem.* 38, 320–326.
- Sullivan LA (1990) Soil organic-matter, air encapsulation and water-stable aggregation. *Journal of Soil Science* 41 (3), 529–534.
- Sumberg J & Giller KE (2022) What is 'conventional' agriculture? *Global Food Security* 32: 100617, 1–9. DOI 10.1016/j.gfs.2022.100617
- Sun J, Miller JB, Granqvist E, Wiley-Kalil A, Gobatto E, Maillat F, Cottaz S, Samain E, Venkateshwaran M, Fort S, Morris RJ, Ane JM, Denarie J & Oldroyd GE (2015) Activation of symbiosis signaling by arbuscular mycorrhizal fungi in legumes and rice. *The Plant Cell* 27: 823–838.
- Sun X, Chen W, Ivanov S, MacLean AM, Wight H, Ramaraj T, Mudge J, Harrison MJ & Fei Z (2019) Genome and evolution of the arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora epigaea* (formerly *Glomus versiforme*) and its bacterial endosymbionts. *N Phytol.* 221:1556–1573.
- Sun, M., Chen, S & Kurl, J. E. (2021) Interactive effects of soybean cyst nematode, arbuscular-mycorrhizal fungi, and soil pH on chlorophyll content and plant growth of soybean. *Phytobiomes Journal*, (ja). <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-03-21-0024-R>
- Sundara, B., Natarajan, V. & Hari, K. (2002) Influence of phosphorus solubilizing bacteria on the changes in soil available phosphorus and sugarcane and sugar yields. *Field Crops Res.* 77, 43–49. doi: 10.1016/S0378-4290(02)00048-5
- Sundram S, Meon S, Seman IA & Othman R (2011) Symbiotic interaction of endophytic bacteria with arbuscular mycorrhizal fungi and its antagonistic effect on *Ganoderma boninense*. *J Microbiol* 49(4):551–557.
- Suri, V. K. & Choudhary, A. K. (2013) Glycine–Glomus–phosphate solubilizing bacteria interactions lead to fertilizer phosphorus economy in soybean in a Himalayan acid alfisol. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 44, 3020–3029. doi: 10.1080/00103624.2013.829085
- Suriyapperuma SP & Koske RE (1995) Attraction of germ tubes and germination of spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora gigantea* in the presence of roots of maize exposed to different concentrations of phosphorus. *Mycologia* 87:772–778.
- Sutar, R.K., A.M. Pujar, B.N.A. Kumar & N.S. Hebsur. 2017. Sul-phur nutrition in maize - A critical review. *Int. J. Pure App. Biosci.* 5:1582–1596. doi:10.18782/2320-7051.6092.
- Suthers HB. 2016. Ground-feeding migratory songbirds as cellular slime mold distribution vectors. *International Association for Ecology* 65:526–530.
- Sutton, J.C. & Sheppard, B.R., 1976. Aggregation of sand-dune soil by endomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 54 (3–4), 326–333.
- Svenningsen NB, Watts-Williams SJ, Joner EJ, Battini F, Efthymiou A, Cruz-Paredes C, Nybroe O & Jakobsen I (2018) Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota. *ISME J* 12:1296–1307.
- Swaider JM, Ware GW & Macollin JP (2005) Producing vegetable crops. Cucumbers. *Interstate Koike Publishers Inc. Illinois*, 17.
- Swaney DP & Howarth RW (2019) Phosphorus use efficiency and crop production: Patterns of regional variation in the United States, 1987–2012. *Science of the Total Environment*, 685, 174–188.
- Swarts, N.D. & Dixon, K.W., (2017) Conservation Methods for Terrestrial Orchids. J. Ross Publishing, United States. 240 pp. ISBN: 978-160427-123-2
- Swaty, R., Michael, H. M., Deckert, R. & Gehring, C. A. Mapping the potential mycorrhizal associations of the conterminous United States of America. *Fungal Ecol.* 24, 139–147 (2016).
- Swedrzynska D (2000) Effect of inoculation with *Azospirillum brasilense* on development and yielding of winter wheat and oat under different cultivation conditions. *Pol. J. Environ. Stud.* 9 (5), 423–428.
- Syamsul Arif, M.A. Houwen, F. Verstraete, W. Agricultural factors affecting methane oxidation in arable soil. *Biol. Fertil. Soils* 1996, 21, 95–102.
- Syers, J K., Johnston, A. E. & Curtin, D. (2008) Efficiency of Soil and Fertilizer Phosphorus Use: Report No. 18. Rome: FAO Fertilizer and plant nutrition bulletin.
- Sýkorová Z, Börstler B, Zvolenská S, Fehrer J, Gryndler M, Vosátka M, ... Redecker D (2012) Long-term tracing of *Rhizophagus irregularis* isolate BEG140 inoculated on *Phalaris arundinacea* in a coal mine spoil bank, using mitochondrial large subunit rDNA markers. *Mycorrhiza* 22: 69–80.
- Sýkorová Z., Wiemken A. & Redecker D. (2007) Cooccurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and their neighboring plants in two Swiss upper montane meadows harbor distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology* 73, 5426–5434.
- Sylvia DM, Fuhrmann JJ, Hartel PG, Zubere DA (2004) Overview of mycorrhizal symbiosis. In: *Principles and applications of soil microbiology*. 2nd ed. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall Publishers.

- Sylvia, D.E., Hammond, L.C., Bennet, J.M., Hass, J.H., Linda, S.B. 1993. Field response of maize to a VAM fungus and water management. *Agron. J.* 85, 193–198.
- Syvrtsen JP, Graham JH. 1999. Phosphorus supply and arbuscular mycorrhizas increase growth and net gas exchange responses of two *Citrus* spp. grown at elevated [CO₂]. *Plant and Soil* 208: 209–219.
- Szczałba M, Kopta T, Gąstoł M & Sękara A (2019) Comprehensive insight into arbuscular mycorrhizal fungi, *Trichoderma* spp. and plant multilevel interactions with emphasis on biostimulation of horticultural crops. *J Appl Microbiol*, 127(3), 630-647.
- Taber RA (1982) Occurrence of *Glomus* spores in weed seeds in soil. *Mycologia* 74:515–520.
- Tahat MM, Kamaruzaman S, Radziah O, Kadir J & Masdek HN (2008) Plant host selectivity for multiplication of *Glomus mosseae* spore. *Int. J. Bot.* 4: 466–470.
- Tajini F, Trabelsi M & Drevon JJ (2012) Combined inoculation with *Glomus intraradices* and *Rhizobium tropici* CIAT899 increases phosphorus use efficiency for symbiotic nitrogen fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Saudi J. Biol. Sci.* 19, 157–163.
- Takács T & Vörös I (2003) Effect of metal non-adapted arbuscular mycorrhizal fungi on Cd, Ni and Zn uptake by ryegrass. *Acta Agron. Hung.* 51, 347–354.
- Takeda N, Maekawa T & Hayashi M (2012) Nuclear-localized and deregulated calcium- and calmodulin-dependent protein kinase activates rhizobial and mycorrhizal responses in *Lotus japonicus*. *Plant Cell* 24:810–822.
- Takeda N, Sato S, Asamizu E, Tabata S & Parniske M (2009) Apoplastic plant subtilases support arbuscular mycorrhiza development in *Lotus japonicus*. *Plant J.* 58:766–777.
- Taktek S, Trepanier M, Servin PM, St-Arnaud M, Piche Y, Fortin JA & Antoun H (2015) Trapping of phosphate solubilizing bacteria on hyphae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198. *Soil Biol Biochem* 90:1–9.
- Talaat NB & Shawky BT (2014) Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environ. Exp. Bot.* 98, 20–31. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.10.005
- Talavera, M., Itou, K. & Mizukubo, T. (2001) Reduction of nematode damage by root colonization with arbuscular mycorrhiza (*Glomus* spp.) in tomato-*Meloidogyne incognita* (Tylenchida: *Meloidogynidae*) and carrot-*Pratylenchus penetrans* (Tylenchida: *Pratylenchidae*) pathosystems. *Appl. Entomol. Zool.* 36, 387–392. doi: 10.1030/aez.2001.387
- Talmud (Babylonian)—Ta’anit line 34 and Berahot 40:62; Shabat, 13:30
- Talmud (Jerusalem)—Ma’assarot, 71:α1; Ta’anit 83
- Tamasloukht M, Sejalón-Delmas N, Kluever A, Jauneau A, Roux C, Bécard G & Franken P (2003) Root factors induce mitochondrial-related gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to pre-symbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea*. *Plant Physiol* 131:1468–1478.
- Tamayo, E. Gomez-Gallego, T. Azcon-Aguilar, C. Ferrol, N. (2014) Genome-wide analysis of copper, iron and zinc transporters in the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Front. Plant Sci.* 4, 547.
- Tanaka S, Hashimoto K, Kobayashi Y, Yano K, Maeda T, Kameoka H, Ezawa T, Saito K, Akiyama K & Kawaguchi M (2020) Asymbiotic mass production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *Communications Biology*, 5(1): 1-9. Doi 10.1101/2020.12.25.424379.
- Tanaka Y & Yano K (2005) Nitrogen delivery to maize via mycorrhizal hyphae depends on the form of N supplied. *Plant Cell Environ.* 28, 1247–1254.
- Tang C, Hinsinger P, Jaillard B, Rengel Z & Drevon J (2001) Effect of phosphorus deficiency on the growth, symbiotic N₂ fixation and proton release by two bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Agronomie* 21, 683–689.
- Tang M, Chen H, Huang JC, Tian ZQ, Coleman D, Fu SL & Zou XM (2009) AM fungi effects on the growth and physiology of Zea mays seedlings under diesel stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(5), 936–940. doi:10.1016/j.soilbio.2008.11.007
- Tang N, San Clemente H, Roy S, Bécard G, Zhao B & Roux C (2016) A survey of the gene repertoire of *Gigaspora rosea* unravels conserved features among glomeromycota for obligate biotrophy. *Front Microbiol*, 7:233.
- Tang X, Zhang C, Yu Y, Shen J, van der Werf W & Zhang F (2021) Intercropping legumes and cereals increases phosphorus use efficiency; a meta-analysis. *Plant and Soil*, 460(1), 89-104.
- Tank N & Saraf M (2003) Phosphate solubilization, exopolysaccharide production and indole acetic acid secretion by rhizobacteria isolated from *Trigonella foenum-graecum*. *Indian J. Microbiol.* 43, 37–40.
- Tanner C C & Clayton JS (1985) Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth and nutrition of a submerged aquatic plant. *Aquatic Botany*, 22, 377–386.
- Tanwar A, Aggarwal A, Kadian N & Gupta A (2013) Arbuscular mycorrhizal inoculation and super phosphate application influence plant growth and yield of *Capsicum annum*. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 13(1), 55-66.
- Tarafdar JC & Jungk A (1987) Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biol. Fertil. Soils*, 3, 199–204.
- Tarafdar JC & Marschner H (1994) Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol Biochem.* 26:387–395.
- Tarango Rivero SH (1993) El cultivo del pistachero. Colección Agropecuaria 1993. *Departamento Editorial de la Universidad de Chihuahua*, Mexico.
- Tarbell TJ & Koske RE (2007) Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inocula in a sand/peat medium. *Mycorrhiza* 18:51–56.
- Tarraf W, Ruta C, De Cillis F, Tagarelli A, Tedone L & De Mastro G (2015) Effects of mycorrhiza on growth and essential oil production in selected aromatic plants. *Ital. J. Agron.* 10, 160–162. <https://doi.org/10.4081/ija.2015.633>.
- Tarraf W, Ruta C, Tagarelli A, De Cillis F & De Mastro G (2017) Influence of arbuscular mycorrhizae on plant growth, essential oil production and phosphorus uptake of *Salvia officinalis* L. *Ind Crops Prod* 102:144–153. Doi 10.1016/J.INDCR.OP.2017.03.010
- Tarrand JJ, Krieg NR & Döbereiner J (1978) A taxonomic study of the *Spirillum lipoferum* group, with the descriptions of a new genus, *Azospirillum* gen. nov. and two species *Azospirillum lipoferum* (Beijerinck) comb. nov. and *Azospirillum brasilense* sp. nov. *Can. J. Microbiol.* 2, 967–980.
- Taurian, T., Anzuay, M. S., Ludueña, L. M., Angelini, J. G., Muñoz, V., Valetti, L., et al. (2013) Effects of single and co-inoculation with native phosphate solubilising strain *Pantoea* sp J49 and the symbiotic nitrogen fixing bacterium *Bradyrhizobium* sp SEMIA 6144 on peanut (*Arachis hypogaea* L.) growth. *Symbiosis* 59, 77–85. doi: 10.1007/s13199-012-0193-z
- Tawaray K (2003) Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. *Soil Science and Plant Nutrition*, 49, 655–668.
- Tawaray K, Naito M & Wagatsuma T (2006) Solubilization of insoluble inorganic phosphate by hyphal exudates of arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Nutrition*, 29(4), 657-665.
- Tawaray K, Saito M, Morioka M & Wagatsuma T (1996a) Effect of concentration of phosphate on spore germination and hyphal growth of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Soil Sci Plant Nutr* 42: 667–671
- Tawaray K, Watanabe S, Yoshida E & Wagatsuma T (1996b) Effect of onion (*Allium cepa*) root exudates on the hyphal growth of *Gigaspora margarita*. *Mycorrhiza* 6:57–59.
- Taylor AFS & Alexander I (2005) The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist* 19:102–112
- Taylor DL, Bruns DD, Leake JR & Read DJ (2002) Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants. In: *van der Heijden MGA, Sanders I (eds) Mycorrhizal ecology Ecological studies, vol 157*. Springer, Berlin, pp 375–413.
- Taylor JW, Jacobson DJ, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS & Fisher MC (2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genet. Biol.*, 31, 21–32.
- Taylor TN & Krings M (2010) Paleomycology: the rediscovery of the obvious. *PALAIOS* 25, 283-286.
- Taylor TN, Kerp H & Hass H (2005) Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 5892-5897.

- Taylor TN, Krings M & Taylor EL (2015) *Fossil fungi*. Academic Press, London, UK. 382 pp. ISBN: 978-0-12-387731-4
- Taylor TN, Remy W, Hass H & Kerp H (1995) Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* 87, 560-573
- Tchabi A, Coyne D, Hountondji F, Llawouin L, Wiemken A, Oehl F (2010) Efficacy of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi for promoting white yam (*Dioscorea rotundata*) growth in West Africa. *Appl Soil Ecol* 45:92–100
- Tchameni, S. N., Nwaga, D., Wakam, L. N., Mangaptche Ngonkeu, E. L., Fokom, R., Kuate, J & Etoa, F. X. (2012) Growth enhancement, amino acid synthesis and reduction in susceptibility towards *Phytophthora megakarya* by arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in cocoa plants. *Journal of Phytopathology*, 160(5), 220-228.
- Tchiechoua YH, Kinya J, Ngumi VW & Odee DW (2020) Effect of indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth and phytochemical content of vegetatively propagated *Prunus africana* (Hook.f.) Kalkman provenances. *Plants* 9(1):37.
- Tebaldi C, Hayhoe K, Arblaster JM & Meehl GA (2006) Going to extremes. *Clim. Change* 79:185-211
- Tedersoo L & Smith ME (2013) Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biol Rev* 27:83–99. doi:10.1016/j.fbr.2013.09.001
- Tedersoo L, Bahram M & Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community. *Science* 367, eaba1223: 1-9.
- Tedersoo L, May TW & Smith ME (2010) Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: Global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20, 217–263.
- Tedersoo L, Pärtel K, Jairus T, Gates G, Pöldmaa K & Tamm H (2009) Ascomycetes associated with ectomycorrhizas: molecular diversity and ecology with particular reference to the Helotiales. *Environmental Microbiology* 11: 3166–3178
- Tedersoo L, Pellet P, Kõljalg U & Selosse MA (2007) Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia*, 151: 206–217. doi:10.1007/s00442-006-0581-2.
- Tedersoo L, Sánchez-Ramírez S, Kõljalg U, Bahram M, Döring M, Schigel D, May T, Ryberg M & Abarenkov K (2018) High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*, 90, 135–159.
- Tedersoo L, Suvi T, Larsson E & Kõljalg U (2006) Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research* 110: 734–748.
- Tehlivets O, Scheuringer K & Kohlwein SD (2007) Fatty acid synthesis and elongation in yeast. *Biochim Biophys Acta*, 1771:255- 270.
- Teixeira EI, Fischer G, van Velthuizen H, Walter C & Ewert F (2013) Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agr. For. Meteorol.* 170, 206-215.
- Teixeira Filho MC, Galindo FS, Buzetti S & Santini JM (2017) Inoculation with *Azospirillum brasilense* improves nutrition and increases wheat yield in association with nitrogen fertilization. In: *Wanyera R & Owuochi J (Eds). Wheat Improvement, Management and Utilization. Intech Open*, 99-114.
- Tejera N, Lluch C, Martínez-Toledo MV & Gozález J (2005) Isolation and characterization of *Azotobacter* and *Azospirillum* strains from sugarcane rhizosphere. *Plant Soil* 270, 223–232.
- Tekaya M, Mechri B, Mbarki N, Cheheb H, Hammami M & Attia F (2017) Arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* influences key physiological parameters of olive trees (*Olea europaea* L.) and mineral nutrient profile. *Photosynthetica* 55, 308–316.
- Teofrasto (1988) Historia de las plantas. Intr., traducción y notas por Díaz-Regañón López JM. *Editorial Gredos*, Madrid, España. 531 pp. ISBN: 84-249-1271-3. <https://ia800703.us.archive.org/23/items/ColeccionObrasGrecoLatinas1/112.TeofrastohistoriaDeLasPlantasgredos.pdf>
- Teoh ES (2016) Medicinal orchids of Asia (Vol. 16, No. 4). *Cham: Springer*.
- Ternetz C (1907) Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch Pilze. *Jahrb. f. Wiss. Bot.* 44:353-408.
- Terrer C, Vicca S, Hungate BA, Phillips RP & Prentice IC (2016) Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science*, 353(6294): 72-74.
- Terry N & Abadia J (1986) Function of iron in chloroplasts. *J Plant Nutr* 9:609–649.
- Teste FP, Veneklaas EJ, Dixon KW & Lambers H (2015) Is nitrogen transfer among plants enhanced by contrasting nutrient-acquisition strategies? *Plant Cell Environ.* 38, 50–60. doi: 10.1111/pce.12367
- Tester M, Smith SE & Smith FA (1987) The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Canadian journal of botany*, 65(3), 419-431.
- Thammasiri K. 2015. Current status of orchid production in Thailand. In: Uthairatanaki A, Wannakrairot S, eds. *Acta Horticulturae, Vol. 1078*. Leuven: International Society for Horticultural Science (ISHS). 25–33.
- Thangavel, S., Mathan, N., Sevanan, R., 2009. Effect of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi on some growth parameters and phytochemical constituents of *Pogostemon patchouli* Pellet. *Maejo Int. J. Sci. Technol.* 3, 222–234.
- Thanuja TV, Ramakrishna VH & Sreenivasa MN (2002) Induction of rooting and root growth in black pepper cuttings (*Piper nigrum* L.) with the inoculation of arbuscular mycorrhizae. *Sci Hort* 92:339–346.
- Thaxter R (1922) A revision of the Endogonaceae. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 57, 291–351.
- The Global Economy (2022) Phosphate rock prices. <https://www.theglobaleconomy.com/world/phosphate_rock_prices/> (último acceso 30/1/2022).
- The Holy Qur'an (2017) Arabic text with English translation and short commentary. First published in 1969. Islam International Publications Ltd, Reprinted in India (Punjab) in 2017. ISBN: 978-1-84880-023-6
- The Potato Genome Sequencing Consortium (2011) Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature* 475:189–195
- Theodorou C & Bowen GD (1967) *Pinus radiata* response to different mycorrhizal fungi in the field—progress results. *CISRO Div. Soils, Tech. Mem.* 28/67, 7 p.
- Theodorou C (1967) Inoculation with pure cultures of mycorrhizal fungi of radiata pine growing in partially sterilized soil. *Aust. Forest.* 31:303-309.
- Thiem D, Szmjdt-Jaworska A, Baum C, Muders K, Niedojadło K & Hryniewicz K (2014) Interactive physiological response of potato (*Solanum tuberosum* L.) plants to fungal colonization and *Potato virus Y* (PVY) infection. *Acta Mycol* 49:291–303.
- Thilakarathna MS & Raizada MN (2017) A meta-analysis of the effectiveness of diverse rhizobia inoculants on soybean traits under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 105, 177–196. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.11.022
- Thingstrup I, Kahiluoto H & Jakobsen I (2000) Phosphate transport by hyphae of field communities of arbuscular mycorrhizal fungi at two levels of P fertilization. *Plant Soil*, 221: 181– 187.
- Thioub M, Ewusi-Mensah N, Sarkodie-Addo J & Adjei-Gyapong T (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi inoculation enhances phosphorus use efficiency and soybean productivity on a Haplic Acrisol. *Soil and Tillage Research*, 192, 174–186.
- Thirkell TJ, Cameron DD & Hodge A (2016) Resolving the 'nitrogen paradox' of arbuscular mycorrhizas: fertilization with organic matter brings considerable benefits for plant nutrition and growth. *Plant, Cell & Environment*, 39, 1683–1690.
- Thirkell TJ, Charters MD, Elliott AJ, Sait SM & Field KJ (2017) Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. *Journal of Ecology*, 105(4), 921-929. doi: 10.1111/1365-2745.12788
- Thirtle C, Lin L & Piesse J (2003) The impact of research-led agricultural productivity growth on poverty reduction in Africa, Asia and Latin America. *World Dev* 31:1959–1975.
- Thomas RS, Franson RL & Bethlenfalvai GJ (1993) Separation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root effects on soil aggregation. *Soil Science Society of America Journal* 57 (1), 77–81.
- Thompson J P (1994) What is the potential for management of mycorrhizas in agriculture? In: *Robson A D, Abbott L K & Malajczuk N (eds) Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry*. Kluwer academic publishers, Netherlands, 191-200.
- Thompson JP (1987) Decline of vesicular-arbuscular mycorrhizae in long fallow disorder of field crops and its expression in phosphorus deficiency of sunflower. *Aust J Agric Res* 38:847–867.

- Thorup-Kristensen K (2001) Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how can this be measured? *Plant Soil* 230, 185–195, DOI 10.1023/A:1010306425468.
- Tian CY, Feng G, Li XL & Zhang FS (2004) Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants. *Appl Soil Ecol* 26:143–148.
- Tian J, Dippold M, Pausch J, Blagodatskaya E, Fan M, Li X & Kuzyakov Y (2013) Microbial response to rhizodeposition depending on water regimes in paddy soils. *Soil Biol. Biochem.* 65, 195–203.
- Tian L, Chang C, Ma L, Nasir F, Zhang J, Li W, Tran LP & Tian C (2019) Comparative study of the mycorrhizal root transcriptomes of wild and cultivated rice in response to the pathogen *Magnaporthe oryzae*. *Rice* 12:35.
- Tian L, Lin X, Tian J, Tian J, Ji L, Chen Y, Phan Tran L-S & Tian C (2020) Research advances of beneficial microbiota associated with crop plants. *Int J Mol Sci.* 21(5):1792. doi:10.3390/ijms21051792
- Tian X, Engel BA, Qian H, Hua E, Sun S Y & Wang Y (2021) Will reaching the maximum achievable yield potential meet future global food demand? *Journal of Cleaner Production*, 294, 126285.
- Tibbett M, Sanders F & Cairney J (2002) Low-temperature-induced changes in trehalose, mannitol and arabinose associated with enhanced tolerance to freezing in ectomycorrhizal basidiomycetes (*Hebeloma* spp.). *Mycorrhiza*, 12(5):249–55.
- Tidke SA, Ramakrishna D, Vasist KS, Kosturkova GP & Gokare RA (2018) Soybean plants treated with vesicular arbuscular mycorrhiza fungi exhibit enhanced plant growth and nutraceutically important metabolites. *Journal of Plant Sciences*, 13(1), 1–11.
- Tiedje, JM (1988) Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. In: *Biology of Anaerobic Microorganisms*. (ed Seehder A/B). Wiley, New York, pp. 179–244.
- Tien TM, Gaskins MH & Hubbell DH (1979) Plant growth substances produced by *Azospirillum brasilense* and their effect on the growth of pearl millet (*Pennisetum americanum* L.). *Appl. Environ. Microbiol.* 37, 1016–1024.
- Tienebo EO, Harrison K, Abo K, Brou YC, Pierson LS, Tamborindeguy C, Pierson EA & Levy JG (2019) Mycorrhization mitigates disease caused by "Candidatus Liberibacter solanacearum" in tomato. *Plants (Basel)* 8:507.
- Tierra y Mar (2019) La superficie de invernaderos de Andalucía oriental crece un 1,7 %. 7 Jan. 2019. <http://www.juntadeandalucia.es/presidencia/portavoz/tierraymar/138208/invernaderos/plastico/agricultura/Andalucia/cultivo>
- Tilman D, Balzer C, Hill J & Befort BL (2011) Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the national academy of sciences*, 108(50), 20260–20264.
- Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R & Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671–677.
- Timmusk S, Behers L, Muthoni J, Muraya A & Aronsson A-C (2017) Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement. *Front. Plant Sci.* 8:49. doi: 10.3389/fpls.2017.00049
- Tinker P B (2000) Introduction. In: *Tinker P B (ed) Shades of Green: A review of UK farming system*. RASE, Stoneleigh, UK.
- Tinker PB & Nye PH (2000) Solute movement in the rhizosphere. *Oxford University Press*, New York, 464pp. ISBN 9780195352313.
- Tirado R. & Krishnan V (2014) Phosphorus and food security from a greenpeace and Indian smallholder farmer view. Appendix: Spotlight 10. In: *Scholz RW, Roy AH, Brand FS, Hellums DT & Ulrich AE (Eds). Sustainable Phosphorus Management*. Springer Science+Business Media, 295–299.
- Tisarum R, Theerawitaya C, Samphumphuang T, Phisalaphong M, Singh HP & Cha-Um S (2019) Promoting water deficit tolerance and anthocyanin fortification in pigmented rice cultivar (*Oryza sativa* L. subsp. *indica*) using arbuscular mycorrhizal fungi inoculation. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 25(4), 821–835.
- Tisdall JM & Oades JM (1979) Stabilisation of soil aggregates by the root systems of ryegrass. *Aust J Soil Res* 17:429–441.
- Tisdall JM & Oades JM (1980) The effect of crop-rotation on aggregation in a red-brown earth. *Australian Journal of Soil Research* 18 (4), 423–433.
- Tisdall JM & Oades JM (1982) Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J Soil Sci* 33:141–163.
- Tisdall JM (1994) Possible role of soil - microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil* 159 (1), 115–121.
- Tisdall JM, Nelson SE, Wilkinson KG, Smith SE & McKenzie BM (2012) Stabilisation of soil against wind erosion by six saprotrophic fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 134–141.
- Tisserant E, Kohler A, Dozolme-Seddas P, Balestrini R, Benabdellah K, Colard A, Croll D, Da Silva C, Gomez SK, Koul R & Ferrol N (2012) The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. *New Phytol*, 193:755– 769.
- Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, Kohler A, Symeonidi A, Balestrini R, Charrong P, Duensing N, dit Frey N.F, Gianinazzi-Pearsoni V, Gilbert L.B, Handa Y, Herr JR, Hijri M, Koul R, Kawaguchi M, Krajinski F, Lammers P.J, Masclaux F.G, Murat C, Morin E, Ndikumana S, Pagni M, Petitpierre D, Requena N, Rosikiewicz P, Riley R, Saitop K, San Clemente H, Shapiro H, van Tuinen D, Bécard G, Bonfante P, Paszkowski U, Shachar-Hill Y.Y, Tuskan G.A, Young J.P.W, Sanders I.R, Henrissat B, Rensing S.A, Grigoriev I.V, Corradi N, Roux C, Martin F (2013) Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 20117–20122. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1313452110>
- Tiwari M & Kakkar P (2009) Plant derived antioxidants – geraniol and camphene protect rat alveolar macrophages against t-BHP induced oxidative stress. *Toxicology in Vitro*, 23, 295–301.
- Tiwari P & Adholeya A (2003) Host dependent differential spread of *Glomus intraradices* on various Ri T- DNA transformed roots in vitro. *Mycol Prog* 2:171–177. doi:10.1007/s11557-006-0055-2
- Tiwari P, Adholeya A & Prakash A (2004) Commercialization of arbuscular mycorrhizal biofertilizer. In: *Fungal biotechnology in agricultural, food, and environmental applications*. Ed. By Arora D.K. Marcel Dekker, Ink. Pp. 195–204.
- Tobar RM, Azcón R & Barea JM (1994a) Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water-stressed conditions. *New Phytol* 126:119–122. doi:10.1111/j.1469-8137.1994.tb07536.x
- Tohge T & Fernie AR (2015) Metabolomics-inspired insight into developmental, environmental and genetic aspects of tomato fruit chemical composition and quality. *Plant Cell Physiol.* 56, 1681–1696. doi: 10.1093/pcp/pcv093
- Toler HD, Morton JB & Cumming JR (2005) Growth and metal accumulation of mycorrhizal sorghum exposed to elevated copper and zinc. *Water Air Soil Pollut* 164:155–172. <https://doi.org/10.1007/s1127-0-005-2718-z>
- Toljander JF, Artursson V, Paul LR, Jansson JK & Finlay RD (2006) Attachment of different soil bacteria to arbuscular mycorrhizal fungal extraradical hyphae is determined by hyphal vitality and fungal species. *FEMS Microbiol Lett* 254:34–40.
- Toljander JF, Lindahl BD, Paul LR, Elfstrand M & Finlay RD (2007) Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiol Ecol* 61:295–304.
- Tomé E, Tagliavini M, Scandellari F. 2015. Recently fixed carbon allocation in strawberry plants and concurrent inorganic nitrogen uptake through arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology* 179: 83–89.
- Tomio Goto B & Costa Maia L (2005) Sporocarpic species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota), with a new report from Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 19, 633–637.
- Tommerup IC & Abbott LK (1981) Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biology and Biochemistry* 13:431–433.
- Tommerup IC & Carter DJ (1982) Dry separation of microorganisms from soil. *Soil Biol Biochem* 14:69–71.
- Tommerup IC & Kidby DK (1980) Production of aseptic spores of vesicular-arbuscular endophytes and their viability after chemical and physical stress. *Appl Environ Microbiol* 39:1111–1119

- Tommerup IC (1982) Airstream fractionation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: concentration and enumeration of propagules. *Applied and Environment Microbiology* 44: 533–539.
- Tommerup IC (1983) Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Transact. of the British Mycological Society* 81: 37–45.
- Tommerup IC (1984) Development of infection by a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus in *Brassica napus* L. and *Trifolium subterraneum* L. *New Phytologist* 98: 487 – 495.
- Tommerup IC (1985) Inhibition of spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Transactions of the British Mycological Society* 85: 267–278
- Tompson JP (1987) Decline of vesicular-arbuscular mycorrhizae in long fallow disorder of field crops and its expression in phosphorus deficiency of sunflower. *Aust. J. Agric. Res.* 38, 847–867.
- Toro M, Azcón R & Barea JM (1997) Improvement of arbuscular mycorrhiza development by inoculation of soil with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (P^{32}) and nutrient cycling. *Appl Environ* 63:4408–4412
- Torres, M., Pierantozzi, P., Searles, P., Rousseaux, M.C., García-Inza, G., Miserere, A., et al. (2017) Olive cultivation in the southern hemisphere: flowering, water requirements and oil quality responses to new crop environments. *Front. Plant Sci.* 8, 1830.
- Torres, N, Antolín, M.C, Garmendia, I, Goicoechea, N. (2018) Nutritional properties of Tempranillo grapevine leaves are affected by clonal diversity, mycorrhizal symbiosis and air temperature regime. *Plant. Physiol. Biochem.* 130, 542–554.
- Torres, N., Hilbert, G., Antolín, M. C & Goicoechea, N. (2019) Aminoacids and flavonoids profiling in Tempranillo berries can be modulated by the arbuscular mycorrhizal fungi. *Plants*, 8(10), 400.
- Tortora ML, Díaz-Ricci JC & Pedraza RO (2011) *Azospirillum brasilense* siderophores with antifungal activity against *Colletotrichum acutatum*. *Arch. Microbiol.* 193, 275–286.
- Tosi, M., Gaiero, J., Linton, N., Mafa-Attoye, T., Castillo, A. & Dunfield, K. (2020b) Bacterial endophytes: diversity, functional importance, and potential for manipulation. In: *Rhizosphere Biology: Interactions Between Microbes and Plants*, eds V. V. S. R. Gupta and A. K. Sharma (Singapore), 1–49.
- Tosi, M., Mitter, E. K., Gaiero, J. & Dunfield, K. E. (2020a). It takes three to tango: the importance of microbes, host plant and soil management to elucidate manipulation strategies for the plant microbiome. *Can. J. Microbiol.* 66, 413–433. doi: 10.1139/cjm-2020-0085
- Toth R & Miller RM (1984) Dynamics of arbuscule development and degeneration in a *Zea mays* mycorrhiza. *Am J Bot* 71: 449–460.
- Toussaint J-P, Smith FA, Smith SE (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi can induce the production of phytochemicals in sweet basil irrespective of phosphorus nutrition. *Mycorrhiza*, 17, 291–297.
- Toussaint JP, St-Arnaud M & Charest C (2004). Nitrogen transfer and assimilation between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* Schenck & Smith and Ri T-DNA roots of *Daucus carota* L. in an in vitro compartmented system. *Canadian Journal of Microbiology*, 50(4), 251–260.
- Trappe J, Claridge A (2005) Hypogeous fungi: evolution of reproductive and dispersal strategies through interactions with animals and mycorrhizal plants. In: Dighton J, White J, Oudemans P (eds) *The fungal community—its organization and role in the ecosystem*, 3rd edn. CRC, Boca Raton, pp 613–623.
- Trappe JM & Berch SM (1985) The prehistory of mycorrhizae: A.B. Frank's predecessors. In: *Proceedings of the 6th North American conference on mycorrhizae*. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore., pp 2–11.
- Trappe JM & Maser C (1976) Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. *Mycologia* 68(2):433–436.
- Trappe JM & Schenck NC (1982) Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. A. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonales) In: Schenck NC (ed), *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society, St. Paul, Minn., pp 1–10.
- Trappe JM (1977) Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Annu Rev Phytopathol*, 15(1):203–22.
- Trappe JM (1987) Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: *Safir GR, ed. Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 5 – 25.
- Trappe JM (1990) Use of truffles and false truffles around the world. In: *Bencivenga M, Granetti B (eds), Proceedings, Atti del Secondo Congresso Internazionale sul Tartufo*. Comunità Montana dei Monti Martini e del Serano, Spoleto, Italy, 19–30.
- Trappe JM (1996) What is a mycorrhiza? In: *Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development. Proceedings of the 4th European symposium on mycorrhizas*. European Commission, Directorate-General XII, Science, Research and Development, Brussels, pp 3–6.
- Trappe JM (2005) A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza* 15:277–281.
- Trappe JM, Claridge AW, Arora D & Smit WA (2008b) Desert truffles of the African Kalahari: ecology, ethnomycology and taxonomy. *Econ Bot* 62(3):521–529
- Trappe JM, Claridge AW, Liddle L (2008a) Desert truffles of the Australian outback: ecology, ethnomycology and taxonomy. *Econ Bot* 62(3):497–506
- Trappe JM, Molina R, Castellano M (1984) Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Annu Rev Phytopathol* 22:331–359.
- Traynor JA (2017) history of almond pollination in California. *Bee World* 94, 69–79.
- Trépanier M, Bécard G, Moutoglis P, Willemot C, Gagné S, Avis T & Rioux JA (2005) Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Appl Environ Microbiol*, 71:5341–5347.
- Treseder KK & Cross A. (2006) Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems* 9, 305–316.
- Treseder KK & Turner KM (2007) Glomalin in ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 1257–1266.
- Treseder KK, Torn MS & Masiello CA (2006) An ecosystem-scale radiocarbon tracer to test use of litter carbon by ectomycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 38, 1077.
- Treb M (1884) Etude sur les lycopodiacees. I. Le prothalle du *Lycopodium cernuum*. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 4: 107–135.
- Treb M (1890) Etues sur les Lycopodiacees. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 8: 1–37, plates I–XII.
- Trewin, N.H., Kerp, H., 2017. The Rhynie and Windyfield cherts, Early Devonian, Rhynie, Scotland. In: Fraser, N.C., Sues, H.D. (Eds.), *Terrestrial Conservation Lagerstätten. Windows into the Evolution of Life on Land*. Dunedin Academic Press, Edinburgh, UK, pp. 1–38.
- Trimananda O & Syafruddin S (2018) The effect of dosage of mycorrhizal fertilizer on growth and yield of some varieties of chilli (*Capsicum annum* L.) on Inceptisol Krueng Raya Aceh Besar. *Int. J. Agron. Agri. Res.* 13(1), 46–54
- Trivedi, P., Leach, J. E. & Tringe, S. G., Sa, T & Singh B. K. (2020) Plant–microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat. Rev. Microbiol.* <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>
- Troeh ZI & Loynachan TE (2003) Endomycorrhizal fungal survival in continuous corn, soybean, and fallow. *Agron. J.* 95: 224–230.
- Troncoso de Arce A, Liñán Benjumea J, Carretero Montero CL, García Fernández JL, Troncoso Mendoza J, García Liñán M & Cantos M (2005) Influencia de la micorriza vesículo arbuscular *Glomus Fasciculatum*, sobre el desarrollo de plantas jóvenes de olivo. OLI-11. *FORO DEL OLIVAR Y EL MEDIO AMBIENTE, digital.csic.es*, 1-6. Versión online (último acceso 12/2/2022): <https://digital.csic.es/bitstream/10261/71560/1/Influencia%20de%20la%20micorriza%20ves%20C3%ADculo%20arbuscular.pdf>
- Troncoso de Arce A, Liñán Benjumea J, Carretero Montero CL, García Fernández JL, Troncoso Mendoza J, García Liñán M & Cantos M (2008) Influence of the mycorrhizal *Glomus intraradices* on the development of in vitro raised olive seedlings during acclimation phase. *digital.csic.es*, 1-7. <https://digital.csic.es/bitstream/10261/41669/1/Influencia%20of%20the%20mycorrhizal.pdf>
- Troufflard S, Mullen W, Larson TR, Graham IA, Crozier A, Amtmann A & Armengaud P (2010) Potassium deficiency induced the biosynthesis of oxylipins and glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol.* 10:172.
- Truscott, J. H. L. 1934. Fungus root rots of the strawberry. *Canad. J. Res.* 11:1-17.
- Tsai SM & Phillips DA (1991) Flavonoids released naturally from alfalfa promote development of symbiotic *Glomus* spores in vitro. *Appl Environ Microbiol* 57:1485–1488.

- TSI (2021) Sulphur – the fourth major plant nutrient. <https://www.sulphurinstitute.org/about-sulphur/sulphur-the-fourth-major-plant-nutrient/> (accessed 04 Apr. 2021).
- Tu CM (1995) Effect of five insecticides on microbial and enzymatic activities in sandy soil. *J. Environ. Sci. Health Part B* 30, 289–306.
- Tu Q, Yuan M, He Z, Deng Y, Xue K, Wu L, Hobbie SE, Reich PB & Zhou J (2015) Fungal communities respond to long-term elevated CO₂ by community reassembly. *Applied & Environmental Microbiology* 81, 2445–2454.
- Tulasne LR & Tulasne C (1841) Observations sur le genre *Elaphomyces* et description de quelques espèces nouvelles. *Annales des Sciences Naturelles, 2e série, Botanique*, 16: 5–27, pl. 1–4.
- Tulasne LR & Tulasne C (1843) Champignons hypogés de la famille des Lycoperdaceae, observés dans les environs de Paris et les Départements de la Vienne et d'Indre-et-Loire. *Ann. Sci. nat. Bot.* (2), 19, 373–81.
- Tulasne LR & Tulasne C (1844) Fungi nonnulli hypogaei novi v. minus cogniti auct. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 2(7-8), 55–63. <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=coo.31924066661830&view=1up&seq=413&q1=Glomus>
- Tulasne L-R & Tulasne C (1845a) De gen. *Choiromyces* et *Picoa* e Tuberacearum familia. *Ann Sci Nat Bot*, sé r. 3, 3:348–353.
- Tulasne LR & Tulasne C (1845b) Memoire pour servir a l'histoire des champignons hypogés suivi de leur monographie et accompagne de plances. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 21, 1432-6.
- Tulasne LR & Tulasne C (1851) Fungi hypogaei: histoire et monographie des champignons hypogés. Friedrich Klincksieck, Paris, 222 pp.
- Tulasne LR & Tulasne C (1962) Fungi hypogaei. Histoire et monographie des champignons hypogés. Editio altera. Apud Friedrich Klincksieck, Paris. 222pp. + XXI tabulae.
- Turan M, Gulluce M & Şahin F (2012a) Effects of plant-growth-promoting rhizobacteria on yield, growth, and some physiological characteristics of wheat and barley plants. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 43 (12), 1658–1673.
- Turan M, Gulluce M, von Wiren N & Sahin F (2012b) Yield promotion and phosphorus solubilization by plant growth-promoting rhizobacteria in extensive wheat production in Turkey. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 175, 818–826.
- Turnau K, Kottke I & Oberwinkler F (1993) Element localization in mycorrhizal roots of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots treated with cadmium dust. *New Phytol* 123:313–324
- Turrini, A., Avio, L., Giovannetti, M & Agnolucci, M. (2018) Functional complementarity of arbuscular mycorrhizal fungi and associated microbiota: the challenge of translational research. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1407.
- Tylka GL, Hussey RS & Roncadori RW (1991) Axenic germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: effects of selected *Streptomyces* species. *Phytopathology* 81:754–759
- Uehlein N., Fileschi K., Eckert M., Bienert G.P., Bertl A. & Kaldenhoff R. (2007) Arbuscular mycorrhizal symbiosis and plant aquaporin expression. *Phytochemistry* 68, 122-129.
- Uemura M, Tominaga Y & Nakagawara C (2006) Responses of the plasma membrane to low temperatures. *Physiol. Plant.* 126:81-89.
- Uetake Y, Kojima T, Ezawa T, Saito M (2002) Extensive tubular vacuole system in an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *New Phytol* 154:761–768. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00425.x>
- Ulrich C, Fische G, Büttner C & Mewis I (2008) Comparison of lycopene, β-carotene and phenolic contents of tomato using conventional and ecological horticultural practices, and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). *Agron Colomb* 26:1–12
- Ulzen, J., Abaidoo, R. C., Ewusi-Mensah, N. & Masso, C. (2019) Combined application of inoculant, phosphorus and organic manure improves grain yield of cowpea. *Arch. Agron. Soil Sci.* 00, 1–15. doi: 10.1080/03650340.2019.1669786
- Umadevi P, Anandaraj M & Benjamin S (2017) Endophytic interactions of *Trichoderma harzianum* in a tropical perennial rhizo-ecosystem. *Res J Biotechnol* 12(3): 22-30.
- Umar W, Ayub MA, ur Rehman MZ, Ahmad HR, Farooqi ZU, Shahzad A, Rehman U, Mustafa A & Nadeem M (2020) Nitrogen and phosphorus use efficiency in agroecosystems. In *Resources Use Efficiency in Agriculture* (pp. 213-257). Springer, Singapore.
- Umehara M., Hanada A., Yoshida S., Akiyama K., Arite T., Takeda-Kamiya N., Magome H., Kamiya Y., Shirasu K., Yoneyama K., Kyojuka J., Yamaguchi S. (2008) Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455, 195–200.
- Umehara, M. (2011) Strigolactone, a key regulator of nutrient allocation in plants. *Plant Biotechnol.* 28: 429–437.
- UN (2015) Resolution adopted by the General Assembly, Transforming our world: The 2030 Agenda for Sustainable Development, 70th session, agenda items 15 and 16. https://www.un.org/ga/search/view_doc.asp?symbol=A/RES/70/1&Lang=E.
- UN (2019) Department of Economic and Social Affairs, Population Division. World Population Prospects 2019: Highlights (ST/ESA/SER.A/423). New York City. 46 pp. (https://population.un.org/wpp/Publications/Files/WPP2019_Highlights.pdf).
- UN Foundation. 2020 – ultimo acceso. Climate & Environment. <https://unfoundation.org/what-we-do/issues/climate-and-energy/>.
- Unger F (1840) Beitrage zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen. Anatomisch - physiologischer Theil. (Contribution to knowledge of parasitic plants. Anatomical - physiological part). *Ann. Wien. Mus. Naturgeschichte* 2:13-60.
- Unión Europea (2018) Reglamento (UE) 2018/848 del Parlamento Europeo y del Consejo de 30 de mayo de 2018 sobre producción ecológica y etiquetado de los productos ecológicos y por el que se deroga el Reglamento (CE) n.º 834/2007 del Consejo. *Diario Oficial de la Unión Europea L* 150 de 14.6.2018, pp. 1-92. <https://www.boe.es/doue/2018/150/L00001-00092.pdf>
- United Nations (2015) Transforming our world: the 2030 Agenda for Sustainable Development. Resolution 70/1 adopted by the General Assembly on 25 September 2015. 35 pp. (https://www.un.org/ga/search/view_doc.asp?symbol=A/RES/70/1&Lang=E)
- United Nations (2020a) Climate Change. New York City. [Citation 06 January 2020]. (<https://www.un.org/en/sections/issues-depth/climate-change/>).
- United Nations (2020b) Global Issues Overview. <https://www.un.org/en/sections/issues-depth/global-issues-overview/index.html> (last access in 2020).
- United Nations (2020c) The Sustainable Development Goals Report 2020. New York. 65 pp. ISBN: 978-92-1-101425-9. (<https://unstats.un.org/sdgs/report/2020/The-Sustainable-Development-Goals-Report-2020.pdf>)
- Upadhayay, J, Rana, M., Juyal, V., Bisht, S.S. & Joshi, R. (2020) Impact of pesticide exposure and associated health effects. In: *Pesticides in Crop Production* (eds P.K. Srivastava, V.P. Singh, A. Singh, D.K. Tripathi, S. Singh, S.M. Prasad and D.K. Chauhan). Doi 10.1002/9781119432241.ch5
- Upson R, Read DJ, Newsham KK (2007) Widespread association between the ericoid mycorrhizal fungus *Rhizoscyphus ericae* and a leafy liverwort in the maritime and sub-Antarctic. *New Phytol* 176:460–471.
- Urban A, Weiss M, Bauer R (2003) Ectomycorrhizas involving sebacinoid mycobionts. *Mycol Res* 107:3–14.
- Urcoviche, R.C., Gazim, Z.C., Dragunski, D.C., Barcellos, F.G. & Alberton, O. (2015) Plant growth and essential oil content of *Mentha crisper* inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi under different levels of phosphorus. *Ind. Crops Prod.* 67, 103–107.
- Uribe Valle G & Dzib Echeverría R (2006) Micorriza arbuscular (*Glomus intraradices*), *Azospirillum brasilense* y brassinoesteroides en la producción de maíz en suelo luvisol. *Agricultura técnica en México*, 32(1), 67-76.
- US Congress Office of Technology Assessment (1993) Harmful non-indigenous species in the United States. *U.S. Government Printing Office*, Washington, DC, USA.
- USDA (2017) Soil survey manual. By Soil Science Division Staff. *United States Department of Agriculture Handbook No. 18.* 603 pp.
- USDA (2019) California Almond Forecast.
- USDA (2020) Floriculture Crops 2019 Summary. United States Department of Agriculture, National Agricultural Statistics Service. 63pp. ISSN: 1949-0917. https://www.nass.usda.gov/Publications/Todays_Reports/reports/floran20.pdf (acceso 3/10/2021).
- USEPA (2020) Progress reports. Acid Deposition. www3.epa.gov/airmarkets/progress/reports/acid_deposition_figures.html#figure3 (Source: EPA, 2020; Last updated: 01/2021).

- Usuki K, Yamamoto H & Tazawa J (2007) Effects of previous cropping and tillage system on growth of maize and symbiotic association with arbuscular mycorrhizal fungi in central region of Japan. *Jpn. J. Crop Sci.* 76, 394–400, DOI 10.1626/jcs.76.394.
- Vaast, P., Caswell-Chen, E. P. & Zasoski, R. J. (1997) Influences of a rootlesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, and two arbuscular mycorrhizal fungi, *Acaulospora mellea* and *Glomus clarum* on coffee (*Coffea arabica* L.). *Biol. Fertil. Soils* 26, 130–135. doi: 10.1007/s003740050355
- Valentine AJ, Osborne BA, Mitchell DT. 2001. Interactions between phosphorus supply and total nutrient availability on mycorrhizal colonization, growth and photosynthesis of cucumber. *Scientia Horticulturae* 88: 177–189.
- Vályi K, Rillig MC, Hempel S. 2015. Land-use intensity and host plant identity interactively shape communities of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of grassland plants. *New Phytologist* 205: 1577–1586
- Van Brussel A, Bakhuizen R, van Spronsen P, Spaik H, Tak T, et al. 1992. Induction of pre-infection thread structures in the leguminous host plant by mitogenic lipo-oligosaccharides of *Rhizobium*. *Science* 257:70–72.
- Van der Esch S, ten Brink B, Stehfest E, Bakkenes M, Sewell A, Bouwman A, Meijer J, Westhoek H & van den Berg M (2017) Exploring future changes in land use and land condition and the impacts on food, water, climate change and biodiversity: Scenarios for the UNCCD Global Land Outlook. PBL Netherlands Environmental Assessment Agency, The Hague. 116pp. www.pbl.nl/sites/default/files/downloads/pbl-2017-exploring-future-changes-in-land-use-and-land-condition-2076b_1.pdf
- Van Der Heijden MGA (2016) Underground networking. *Science* 352, 290–291. doi: 10.1126/science.aaf4694
- Van Der Heijden MGA & Horton TR (2009) Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *J. Ecol.* 97, 1139–1150. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01570.x
- Van der Heijden MGA (2010) Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology* 91:1163–1171.
- Van Der Heijden MGA, Bakker R, Verwaal J, Scheublin TR, Rutten M, Van Logtestijn R & Staehelin C (2006a) Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS Microb. Ecol.* 56, 178–187.
- Van der Heijden MGA, Bardgett RD & van Straalen NM (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett.* 11: 296–310.
- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A & Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396(5):69–72.
- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A & Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
- Van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.* 205, 1406–1423. https://doi.org/10.1111/nph.13288
- Van Der Heijden MGA, Streitwolf-Engel R, Riedl R, Siegrist S, Neudecker A, Ineichen K, Boller T, Wiemken A & Sanders IR (2006b) The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytol* 172:739–752.
- Van der Linde S, Suz LM, Orme CD, Cox F, Andreae H, Asi E, Atkinson B, Benham S, Carroll C, Cools N, De Vos B (2018) Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature* 558, 243–248. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0189-9
- Van Dijk, K. C., Lesschen, J P & Oenema, O. (2016) Phosphorus flows and balances of the European Union Member States. *Science of The Total Environment*, 542, 1078–1093. doi:10.1016/j.scitotenv.2015.08.048
- Van Loon J (2000) Parasite-politics: on the significance of symbiosis and assemblage in theorizing community-formations. In: Pierson C, Tormey S (eds). *Politics at the edge*. MacMillan, London, pp 241–253.
- Van Tieghem P (1871) Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. *Masson et Fils*, Paris. 316 p. + 6 planches.
- Van Tuinen D, Jacquot E, Zhao B, Gollotte A & Gianinazzi-Pearson V (1988) Characterization of root colonization profiles by a microcosm community of arbuscular mycorrhizal fungi using 25S rDNA-targeted nested PCR. *Molecular Ecology*. 7:879–887.
- Van Vuuren DP, Bouwman AF & Beusen AHW (2010) Phosphorus demand for the 1970–2100 period: a scenario analysis of resource depletion. *Glob Environ Change* 20:428–439. https://doi.org/10.1016/J.GLOEN VCHA.2010.04.004
- Van Wees SC, Van der Ent S & Pieterse CM (2008) Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11, 443–448.
- Vance CP (2001) Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources. *Plant Physiol* 127: 390–397.
- Vance CP, Uhde-Stone C & Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytol* 157:423–447. https://doi.org/10.1046/j.1469- 8137.2003.00695.x
- Vandenkoornhuysen P, Husband B, Daniell TJ, Watson IJ, Duck JM, Fitter AH & Young JPW (2002) Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Mol. Ecol.* 11: 1555–1564.
- Vandresen J, Nishidate FR, Torezan JM & Zangara W (2007) Inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e adubação na formação e pós-transplante de mudas de cinco espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 21: 753–765.
- Vangelisti A, Natali L, Bernardi R, Sbrana C, Turrini A, Hassani-Pak K, Hughes D, Cavallini A, Giovannetti M & Giordani T (2018) Transcriptome changes induced by arbuscular mycorrhizal fungi in sunflower (*Helianthus annuus* L.) roots. *Scientific reports*, 8(1), 1–14.
- Vannini C, Domingo G, Fiorilli V, Seco DG, Novero M, Marsoni M, Wisniewski-Dye F, Bracale M, Moulin L & Bonfante P (2021) Proteomic analysis reveals how pairing of a mycorrhizal fungus with plant growth-promoting bacteria modulates growth and defense in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 44(6), 1946–1960.
- Varga S & Kytöviita M-M (2010) Gender dimorphism and mycorrhizal symbiosis affect floral visitors and reproductive output in *Geranium sylvaticum*. *Functional Ecology*, 24, 750–758.
- Varga S, Vega-Frutis R & Kytöviita MM (2013) Transgenerational effects of plant sex and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 199, 812–821.
- Vargas L, de Carvalho TL, Ferreira PC, Baldani VL, Baldani JJ & Hemeryk AS (2012) Early responses of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings to inoculation with beneficial diazotrophic bacteria are dependent on plant and bacterial genotypes. *Plant Soil* 356, 127–137.
- Vargas MAT, Mendes IC & Hungria M (2000) Response of field-grown bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to *Rhizobium* inoculation and nitrogen fertilization in two cerrado soils. *Biol. Fertil. Soils* 32, 228–233. doi: 10.1007/s003740000240
- Vargas WA, Mandawe JC & Kenerley CM (2009) Plant-derived sucrose is a key element in the symbiotic association between *Trichoderma virens* and maize plants. *Plant Physiol* 151: 792–808.
- Varma A (1999) Hydrolytic enzymes from arbuscular mycorrhizae: The current status. In: *Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology*. V. Ajit & V. Hock (Eds.). Berlin Heidelberg: Springer, 373–389.
- Vasilikiotis C, Li M, Schmidt JE, Azimi A, Garcia J, Volder A, Lampinen B & Gaudin AC (2020) Orchard management practices affect arbuscular mycorrhizal fungal root colonisation of almond. *Biological Agriculture & Horticulture*, 36(4):230–48.
- Vassilev N, Vassileva M, Fenice M & Federici F (2001) Immobilized cell technology applied in solubilization of insoluble inorganic (Rocks) phosphates and P plant acquisitions. *Bioresource Technology*, 79, 263–271.
- Vašutová M, Mleczko P, López-García A, Maček I, Boros G, Ševčík J, Fujii S, Hackenberger D, Tuf IH, Hornung E, Páll-Gergely B & Kjoller R (2019) Taxi drivers: the role of animals in transporting mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 29(5), 413–434.
- Vázquez MM, César S, Azcón R & Barea JM (2000) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and other microbial inoculants (*Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*) and their effects on microbial population and enzyme activities in the rhizosphere of maize plants. *Appl Soil Ecol* 15(3), 261–272.
- Veiga RS, Faccio A, Genre A, Pieterse CM, Bonfante P & van der Heijden MGA (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment*, 36(11), 1926–1937.

- Veiga RS, Howard K & van der Heijden MG (2012) No evidence for allelopathic effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the non-host plant *Stellaria media*. *Plant and Soil*, 360(1), 319–331.
- Veiga RSL, Jansa J, Frossard E & van der Heijden MGA (2011) Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce the growth of agricultural weeds? *PLoS One*, 6(12), e27825. doi:10.1371/journal.pone.0027825
- Veldman S, Gravendeel B, Otieno JN, Lammers Y, Duijm E, Nieman A, Bytebier B, Ngugi G, Martos F, van Anel T & de Boer H (2017) High-throughput sequencing of African chikanda cake highlights conservation challenges in orchids. *Biodiversity and Conservation* 26: 2029–2046.
- Velu G, Ortiz-Monasterio I, Cakmak I, Hao Y & Singh RÁ (2014) Biofortification strategies to increase grain zinc and iron concentrations in wheat. *Journal of Cereal Science*, 59(3), 365–372.
- Velu G, Singh RP, Huerta-Espino J, Pena RJ, Arun B, Mahendru-Singh A, Mujahid MY, Sohu VS, Mavi GS, Crossa J, Alvarado G, Joshi AK & Pfeiffer WH (2012) Performance of biofortified spring wheat genotypes in target environments for grain zinc and iron concentrations. *Field Crops Research*, 137, 261–267.
- Venice F, Ghignone S, Salvioli di Fossalunga A, Amselem J, Novero M, Xianan X, Sędziewska Toro K, Morin E, Lipzen A, Grigoriev IV & Henrissat B (2020) At the nexus of three kingdoms: the genome of the mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* provides insights into plant, endobacterial and fungal interactions. *Environ Microbiol*. 22(1):122–141.
- Venkatachalam L (2004) The contingent valuation method: a review. *Environ Impact Assess Rev* 24(1):89–124.
- Verbruggen E & Kiers ET (2010) Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems. *Evolutionary Applications* 3: 547–560.
- Verbruggen E, Röhling WFM, Gamper HA, Kowalchuk GA, Verhoef HA & Van der Heijden MGA (2010) Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. *New Phytologist* 186: 968–979.
- Verbruggen E, Struyf E & Vicca S (2021) Can arbuscular mycorrhizal fungi speed up carbon sequestration by enhanced weathering? *Plants, People, Planet*. 3:445–453. DOI: 10.1002/ppp3.10179
- Verbruggen E, van der Heijden MGA, Rillig MC & Kiers ET (2013) Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Phytologist* 197: 1104–1109.
- Verdin A, Sahaoui AL-H, Fontaine J, Grandmoungin-Ferjani A & Durand R (2006) Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. *Mycorrhiza* 16:397–405.
- Verdisson S, Couderchet M & Vernet G (2001) Effects of procymidone, fludioxonil and pyrimethanil on two non-target aquatic plants. *Chemosphere* 44, 467–474.
- Veresoglou SD, Chen B & Rillig MC (2012) Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 46: 53–62.
- Vernes K & Dunn L. 2009. Mammal mycophagy and fungal spore dispersal across a steep environmental gradient in eastern Australia. *Austral Ecology* 34: 69–76.
- Vernes K, Cooper T & Green S (2015) Seasonal fungal diets of small mammals in an Australian temperate forest ecosystem. *Fungal Ecol* 18:107–114.
- Verzeaux J, Hirel B, Dubois F, Lea PJ & Tétu T (2017) Agricultural practices to improve nitrogen use efficiency through the use of arbuscular mycorrhizae: basic and agronomic aspects. *Plant Science*, 264, 48–56.
- Verzeaux J, Nivelte E, Roger D, Hirel B, Dubois F & Tetu T (2017) Spore density of arbuscular mycorrhizal fungi is fostered by six years of a no-till system and is correlated with environmental parameters in a silty loam soil. *Agronomy*, 7(2): 38, 1–9.
- Verzeaux J, Roger D, Lacoux J, Nivelte E, Adam C, Habbib H, Hirel B, Dubois F & Tetu T (2016) In winter wheat, no-till increases mycorrhizal colonization thus reducing the need for nitrogen fertilization. *Agronomy*, 6(2): 38, 1–5.
- Vessey J.K. (2003) Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil* 255, 571–586.
- Vestberg M, Cassells AC, Schubert A, Cordier C & Gianinazzi S (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi and micropropagation of high value crops. In: *Mycorrhizal Technology in Agriculture: From Genes to Bioproducts*. Eds S Gianinazzi, H Schüepp, JM Barea & K Haselwandter (Basel: Birkhäuser Verlag), 223–234. doi: 10.1007/978-3-0348-8117-3_18
- Vestberg M, Palmujoki H, Parikka P & Uosukainen M (1994) Effect of arbuscular mycorrhizas on crown rot (*Phytophthora cactorum*) in micropropagated strawberry plants. *Agricultural Science in Finland* 3: 289–295.
- Vestberg M, Saari K, Kukkonen S & Hurme T (2005) Mycotrophy of crops in rotation and soil amendment with peat influence the abundance and effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in field soil. *Mycorrhiza*, 15: 447–458.
- Vicari M, Hatcher PE, Ayres PG (2002) Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore. *Ecology* 83:2452–2464.
- Vickers C.E., Gershenzon J., Lerdau M.T., Loreto F. (2009) A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. *Nature Chemical Biology*, 5, 283–291.
- Vidal, M.T., Azcón-Aguilar, C., Barea, J.M., Pliego-Alfaro, F. Mycorrhizal inoculation enhances growth and development of micro propagated plants of avocado. *Horticultural Science* 1992; 27: 785–787.
- Viehweger K (2014) How plants cope with heavy metals. *Bot. Stud.* 55, 1–12.
- Vierheilg H, Bago B, Albrecht C, Poulin M-J & Piché Y (1998) Flavonoids and arbuscular-mycorrhizal fungi. In: *Flavonoids in the Living System*. Mantey, J.A., Buslig, B.S., Eds. Springer, Boston, MA, USA, pp. 9–33.
- Vierheilg H, Bennett R, Kiddle G, Kaldorf M & Ludwig-Müller J 2000. Differences in glucosinolate patterns and arbuscular mycorrhizal status of glucosinolate-containing plant species. *New Phytologist* 146: 343 – 352.
- Vierheilg H, Gagnon H, Strack D, Maier W (2000) Accumulation of cyclohexenone derivatives in barley, wheat and maize roots in response to inoculation with different arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 9, 291–293.
- Vierheilg H, Iseli B, Alt M, Raikhel N, Wiemken A & Boller T (1996) Resistance of *Urtica dioica* to mycorrhizal colonization: a possible involvement of *Urtica dioica* agglutinin. *Plant and Soil*, 183(1), 131–136.
- Vigani G, Faoro F, Ferretti AM, Cantele F, Maffi D, Marelli M, Maver M, Murgia I & Zocchi G (2015) Three-dimensional reconstruction, by TEM tomography, of the ultrastructural modifications occurring in *Cucumis sativus* L. mitochondria under Fe deficiency. *PLoS One* 10(6):e0129141.
- Vigani G, Zocchi G, Bashir K, Philippar K & Briat JF (2013) Signal for chloroplast and mitochondria for homeostasis regulation. *Trends Plant Sci* 18:305–311
- Vignale MV, Iannone LJ, Scervino JM & Novas MV (2018) Epichloë exudates promote in vitro and in vivo arbuscular mycorrhizal fungi development and plant growth. *Plant Soil*. 422:267–81.
- Vílchez JI, Navas A, González-López J, Arcos SC & Manzanera M (2016) Biosafety test for plant growth-promoting bacteria: proposed Environmental and Human Safety Index (EHSI) Protocol. *Front. Microbiol.* 6:1514. doi: 10.3389/fmicb.2015.01514
- Vilela LA, Santos RC, Praça CA, Oliveira Lourenço FM, Fernandes AA, Cotta CP & Fátima Silva JA (2020) Can mycorrhizal symbiosis mitigate the adverse effects of climate change on crop production? In: *Hasanuzzaman M (eds) Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives II*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2172-0_24
- Villar P & Villar JP (2016) Guía de la fertilidad de los suelos y la nutrición vegetal en producción integrada. *Departamento de Medio Ambiente y Ciencias del Suelo de la Universidad de Lleida. Lleida*.
- Villarreal-Ruiz L, Anderson IC, Alexander IJ (2004) Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytol* 164:183–192.
- Villegas J & Fortin JA (2001) Phosphorus solubilization and pH changes as a result of the interactions between soil bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on a medium containing NH₄⁺ as nitrogen source. *Can. J. Bot.* 79: 865–870.
- Vinale F, Sivasithamparam K, Ghisalberti EL, Marra R, Woo SL & Lorito M (2007) *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. *Soil Biol Biochem* 40: 1–10.

- Vinayak K & Bagyaraj DJ (1990) Vesicular-arbuscular mycorrhizae screened for Troyer citrange. *Biology and Fertility of Soils*, 9(4), 311–314. doi:10.1007/bf00634107
- Vishwanathan K, Zienkiewicz K, Liu Y, Janz D, Feussner I, Polle A & Haney CH (2020) Ectomycorrhizal fungi induce systemic resistance against insects on a nonmycorrhizal plant in a CERK1-dependent manner. *New Phytologist*, 228(2), 728–740.
- Visser B, Le Lann C, den Blanken FJ, Harvey JA, van Alphen JJM & Ellers J (2010) Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 107:8677–8682.
- Vitousek PM & Walker LR (1989) Biological Invasion by *Myrica-faya* in Hawaii – plant demography, nitrogen-fixation, ecosystem effects. *Ecol. Monogr.*, 59, 247–265.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ & Chadwick OA (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20: 5–15.
- Vittadini C (1831) *Monographia tubercularum*. Mediolani: Ex Typographia F. Rusconi, Milano, Italy. 88pp. + 5 folded leaves of color illustrations.
- Vittadini C (1842) *Monographia Lycoperdineorum*. (Monograph of the Lycoperdineae). *Augustae Taurinorum*, Torino. 93 pp., t. I–III.
- Viuda-Martos, M., Sanchez-Zapata, E., Sayas-Barberá, E., Sendra, E., Pérez-Álvarez, J. A., Fernández-López, J. (2014) Tomato and tomato byproducts. Human health benefits of lycopene and its application to meat products: a review. *Crit. Rev. In Food Sci. Nutr.* 54, 1032–1049.
- Vivas A, Barea JM & Azcón R (2005) *Brevibacillus brevis* isolated from cadmium- or zinc-contaminated soils improves *in vitro* spore germination and growth of *Glomus mosseae* under high Cd or Zn Concentrations. *Microb* 49:416–424.
- Voets L, De La Providencia IE & Declerck S (2006) Glomeraceae and Gigasporaceae differ in their ability to form hyphal networks. *New Phytologist* 172: 185–188.
- Voets L, de la Providencia IE, Fernandez K, Ijdo M, Cranenbrouck S, Declerck S (2009) Extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi allows fast colonization of seedlings under *in vitro* conditions. *Mycorrhiza* 19:347–356. doi:10.1007/s00572-009-0233-6
- Voets L, Dupré de Boulois H, Renard L, Strullu DG, Declerck S (2005) Development of an autotrophic culture system for the *in vitro* mycorrhization of potato plantlets. *FEMS Microbiol Lett* 248:111–118. doi:10.1016/j.femsle.2005.05.025
- Vogel-Mikuš, K. et al. (2006) Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake. *Environ. Pollut.* 139, 362–371
- Vohník M, Mrnka L, Lukešová T, Bruzone MC, Kouhout P, Fehrer J 2013. The cultivable endophytic community of Norway spruce ectomycorrhizas from microhabitats lacking ericaceous hosts is dominated by ericoid mycorrhizal *Meliniomyces variabilis*. *Fungal Ecology* 6: 281–292.
- Vohník, M. & Albrechtová, J 2011. The co-occurrence and morphological continuum between ericoid mycorrhiza and dark-septate endophytes in roots of six European *Rhododendron* species. *Folia Geobot.* 46: 373–386. doi:10.1007/s12224-011- 9098-5.
- Vohník, M., Pánek, M., Fehrer, J & Selosse, M.-A. 2016. Experimental evidence of ericoid mycorrhizal potential within Serendipitaceae (Sebaciniales). *Mycorrhiza*, 26: 831–846. doi:10. 1007/s00572-016-0717-0.
- Vohník, M., Sadowsky, JJ, Kohout, P., Lhotáková, Z., Nestby, R. & Kolarík, M. 2012. Novel root–fungus symbiosis in Ericaceae: sheathed ericoid mycorrhiza formed by a hitherto undescribed Basidiomycete with affinities to Trechisporales. *PLoS ONE*, 7(6): e39524. doi:10.1371/journal.pone.0039524.
- Volpe V, Chitarra W, Cascone P, Volpe MG, Bartolini P, Moneti G, Pieraccini G, Di Serio C, Maserti B, Guerrieri E & Balestrini R (2018) The association with two different arbuscular mycorrhizal fungi differently affects water stress tolerance in tomato. *Front. Plant Sci.* 9:1480. doi: 10.3389/fpls.2018.01480
- Volpe V, Giovannetti M, Sun XG, Fiorilli V, Bonfante P (2016) The phosphate transporters LjPT4 and MtPT4 mediate early root responses to phosphate status in non mycorrhizal roots. *Plant Cell Environ*, 39, 660–671.
- Von Bülow JF & Döbereiner J (1975) Potential for nitrogen fixation in maize genotypes in Brazil. *P Natl Acad Sci* 72:2389–2393.
- von Reissek S (1846) *Die Endophyten der Pflanzenzelle*. Vienna.
- Von Reissek S (1847) *Ueber Endophyten der Pflanzenzelle, eine gesetzmässige den Samenfadens oder beweglichen Spiralfasern analoge Erscheinung*. (On endophytes of plant cells, a normal phenomenon analogous to spermatozooids or spiral filaments). *Naturwissenschaftliche Abhandlungen* (Vienna) 1:31–46.
- Voříšková A, Jansa J, Püschel D, Vosátka M, Šmilauer P & Janoušková M (2019) Abiotic contexts consistently influence mycorrhiza functioning independently of the composition of synthetic arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Mycorrhiza* 29:127–139.
- Vos C, Schouteden N, Tuinen D, Chatagnier O, Elsen A, De Waele D, Panis B & Gianinazzi-Pearson V (2013) Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biol Biochem* 60:45–54
- Vos IA, Verhage A, Schuurink RC, Watt LG, Pieterse CM, Van Wees SC. 2013. Onset of herbivore-induced resistance in systemic tissue primed for jasmonate-dependent defenses is activated by abscisic acid. *Frontiers in Plant Science* 4, 539.
- Vos, C., Claerhout, S., M kandawire, R., Panis, B., de Waele, D. & Elsen, A. (2012b) Arbuscular mycorrhizal fungi reduce root-knot nematode penetration through altered root exudation of their host. *Plant Soil* 354, 335–345. doi: 10.1007/s11104-011-1070-x
- Vos, C., Van Den Broucke, D., Lombi, F. M., De Waele, D. & Elsen, A. (2012c) Mycorrhiza-induced resistance in banana acts on nematode host location and penetration. *Soil Biol. Biochem.* 47, 60–66. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.12.027
- Vosátka M & Dodd JC (2002) Ecological considerations for successful application of arbuscular mycorrhizal fungi inoculum. In: *Gianinazzi S, Schüepp H, Barea JM, Haselwandter K (eds) Mycorrhizal technol in agriculture from genes to bioproducts*. Basel, Switzerland, Birkhäuser Verlag, pp 235–247.
- Vosatka M, Albrechtova J & Patten R (2008) The international market development for mycorrhizal technology. In: *Mycorrhiza*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 419–438.
- Vosátka M, Látr A, Gianinazzi S & Albrechtová J (2012) Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: current achievements and bottlenecks. *Symbiosis* 58:29–37.
- Vosatka, M & Albrechtova, J (2009) Benefits of arbuscular mycorrhizal fungi to sustainable crop production. In M. S. Khan (Ed.), *Microbial strategies for crop improvement* (pp. 205–225). Berlin: Springer.
- Vozzo JA (1969) Field inoculations with mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizae. Proceedings Of The First North American Conference On Mycorrhizae – April 1969 – Misc. Publication 1189*. (Hacskaylo E, ed.) U.S. Department Of Agriculture – Forest Service, Washington. 187–196.
- Vozzo JA (1971) Field inoculation with mycorrhizal fungi. In: Hacskaylo E (ed.) *Mycorrhizae. Proceedings of the First North American Conference on Mycorrhizae – April 1969 – Misc. Publication 1189*. U.S. Department of Agriculture – Forest Service. Library of Congress Catalog Number 74-609307. Separate No. FS-297. 187–196.
- Vrålstad T (2004) Are ericoid and ectomycorrhizal fungi part of a common guild? *New Phytol* 164:7–10.
- Vrålstad T, Fossheim T & Schumacher T (2000) *Piceirhiza bicolorata* – the ectomycorrhizal expression of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate? *New Phytologist* 145: 549–563.
- Vysotsky GN (1902) On growth-stimuli, obstacles and problems of establishing forests in the steppes of Russia. *Proceedings of the Second Congress of Experimental Agricultural Workers*. St. Petersburg. [Висоцкий ГН (1902) О стимулах, препятствиях и проблемах разведения леса в степях России [Текст]. *Труды второго съезда деятелей сельскохозяйственного опытного дела*. - Ч. 1. - С. 302–338.]
- Vysotsky GN (1929) Reminder to steppe foresters about mycorrhiza.— *Ukrainian forester*, Kharkiv [Висоцький ГН (1929) Нагадування степовим лісоводам про мікоризу.— *Україн. лісовод*, Харків, 1929, № 14, ст. 31—33.]
- Waceke JW, Waudu SW, Sikora R (2001) Suppression of *Meloidogyne hapla* by arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on pyrethrum in Kenya. *Int J Pest Manag* 47:135–140.

- Wada H, Shintani D & Ohlrogge J (1997) Why do mitochondria synthesize fatty acids? Evidence for involvement in lipoic acid production. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 94:1591-1596.
- Wadley, L., Sievers, C., Bamford, M., Goldberg, P., Berna, F & Miller, C. (2011) Middle Stone Age bedding construction and settlement patterns at Sibudu, South Africa. *Science*, 334(6061), 1388-1391. DOI: 10.1126/science.1213317.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F & van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 5266–5270.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M. R. (2007) Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 61, 199–223. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.05.011
- Wahrlich, W. 1886. Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. *Botanische Zeitung* 44: 481-490,497-505, Tafel ID.
- Walder F, Brul d D, Koegel S, Wiemken A, Boller T, Courty PE (2015) Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax. *New Phytol* 205: 1632–1645.
- Walder F, Niemann H, Natarajan M, Lehmann MF, Boller T & Wiemken A (2012) Mycorrhizal networks: common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiol.* 159, 789–797.
- Walder, F. & van der Heijden, M.G.A. (2015) Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature Plants*, 1, 7.
- Walder, F., Boller, T., Wiemken, A., Courty, P.E (2016) Regulation of plants' phosphate uptake in common mycorrhizal networks: Role of intraradical fungal phosphate transporters. *Plant Signal. Behav.* 11, e1131372.
- Walker C (1983) Taxonomic concepts in the Endogonaceae: spore wall concepts in species descriptions. *Mycotaxon* 18:443–455
- Walker C (1987) Current concepts in the taxonomy of the Endogonaceae. Proceedings of the 7th NACOM. IFAS, University of Florida, Gainesville, Fla.
- Walker C (2013) Arbuscular mycorrhizae in the living collections at the Royal Botanic Garden Edinburgh. *SIBBALDIA The Journal of Botanic Garden Horticulture*, 11: 143-158.
- Walker C, Gollotte A & Redecker D (2018) A new genus, *Planticonsortium* (Mucoromycotina) and a new combination (*P. tenue*), for the fine root endophyte, *Glomus tenue* (basionym *Rhizophagus tenuis*). *Mycorrhiza*. DOI: 10.1007/s00572-017-0815-7
- Walker C, Vestberg M, Demircik F, Stockinger H, Saito M, Sawaki H & Sch  bler A (2007) Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov. and emendation of *Archaeospora* and *Archaeosporaceae*. *Mycological Research* 111(2), 137–153.
- Walker CM, Vestberg M & Sch  bler A (2007) Nomenclatural clarification in Glomeromycota. *Mycol Res* 111:253–256
- Wallace HR (1978) Dispersal in time and space: soil pathogens. In: Horsfall JS, Cowling EB (eds) *Plant disease: an advanced treatise*, vol 2. Academic, New York, 181–202.
- Wallace, G. 1975. Studies of the Monotropoideae (Ericaceae): Taxonomy and distribution. *Wasmann J. Biol.* 33: 1-88.
- Wallander H, Nilsson LO, Hagerberg D & B   th E (2001) Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist*, 151, 753-760.
- Walter MH (2020) C13 α -Ionol (blumenol) glycosides and c14 mycorradicin: apocarotenoids accumulating in roots during the arbuscular mycorrhizal symbiosis. In *Biology, Chemistry, and Applications of Apocarotenoids* (pp. 173-187). CRC Press.
- Wamberg C, Christensen S, Jakobsen I, M  ller AK & S  rensen SJ (2003) The mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) affects microbial activity in the rhizosphere of pea plants (*Pisum sativum*). *Soil Biol. Biochem.* 35, 1349–1357.
- Wamberg, C., Christensen, S. & Jakobsen, I. (2003) Interaction between foliar-feeding insects, mycorrhizal fungi, and rhizosphere protozoa on pea plants. *Pedobiologia*, 47, 281–287.
- Wang B, Yeun LH, Xue J-Y, Liu Y, Ane J-M, Qiu Y-L (2010) Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants. *New Phytol* 186:514–525
- Wang C, Li X, Zhou J, Wang G & Dong Y (2008) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and yield of cucumber plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 39(3-4), 499-509.
- Wang C, White PJ & Li CJ (2017) Colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in maize roots at different depths in the soil profile respond differently to phosphorus inputs on a long-term experimental site. *Mycorrhiza* 27(4):369-381.
- Wang CM, Han ZH, Li X L & Xu XF (2001) Effects of phosphorus levels and VA mycorrhizae on growth and nutrient contents of apple seedlings. *Acta Horticulturae Sinica* 28(1):1-6.
- Wang E, Schornack S, Marsh J, Gobbato E, Schwessinger B, Eastmond P, Schultze M, Kamoun S & Oldroyd G (2012) A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Cur Biol*, 22:2242-2246.
- Wang F & Feng G (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi interactions in the rhizosphere. In: *Rhizosphere Biology: Interactions Between Microbes and Plants*. Springer, Singapore, 217-235.
- Wang F & Liu R (2001) A preliminary survey of arbuscular mycorrhizal fungi in saline-alkaline soil of the Yellow River Delta. *Chin Biodivers* 9(4):389–392
- Wang F, Shi N, Jiang R, Zhang F & Feng G (2016) *In situ* stable isotope probing of phosphatesolubilizing bacteria in the hyphosphere. *J Exp Bot* 67:1689–1701.
- Wang F., Adams C.A., Yang W., Sun Y. & Shi Z. (2020) Benefits of arbuscular mycorrhizal fungi in reducing organic contaminant residues in crops: Implications for cleaner agricultural production, *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 50:15, 1580-1612.
- Wang JG, Zhang FS, Cao YP & Zhang XL (2000) Effect of plant types on release of mineral potassium from gneiss. *Nutr Cycl Agroecosyst.* 56:37–44.
- Wang M, Christie P, Xiao Z, Qin C, Wang P, Liu J, Xie Y & Xia R (2008a) Arbuscular mycorrhizal enhancement of iron concentration by *Poncirus trifoliata* L. Raf and *Citrus reticulata* Blanco grown on sand medium under different pH. *Biol Fertil Soils* 45:65–72.
- Wang M, Sch  fer M, Li D, Halitschke R, Dong C, McGale E, Paetz C, Song Y, Li S, Dong J, Heiling S, Groten K, Franken P, Bitterlich M, Harrison MJ, Paszkowski U & Baldwin IT (2018) Blumenols as shoot markers of root symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi. *eLife*, 7, e37093.
- Wang MY, Xia RX, Hu LM, Dong T & Wu QS (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate iron deficient chlorosis in *Poncirus trifoliata* L. Raf under calcium bicarbonate stress. *J Hort Sci Biotechnol* 82(5):776–780.
- Wang N, Feng Z, Zhou Y, Zhu H & Yao Q (2017) External hyphae of *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 are less sensitive to low pH than roots in arbuscular mycorrhizae: evidence from axenic culture system. *Environ. Microbiol. Rep.* 9, 649–657.
- Wang P (2021) *Partner control in arbuscular mycorrhizal symbiosis* (Doctoral dissertation, Wageningen University). 176 pp. DOI: 10.18174/547713
- Wang W, Shi J, Xie Q, Jiang Y, Yu N & Wang E (2017) Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Molecular plant*, 10(9), 1147-1158.
- Wang W., Wu N., Zu Y.G., Fu Y.J. (2008) Antioxidative activity of *Rosmarinus officinalis* L. essential oil compared to its main components. *Food Chemistry*, 108, 1019–1022.
- Wang WK (2003) Method of facilitating mass production and sporulation of arbuscular mycorrhizal fungi aseptically. US Pat. No. 6759232
- Wang X, Ding T, Li Y, Guo Y, Li Y, Duan T (2020a) Dual inoculation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) with *Funnelliformis mosseae* and *Sinorhizobium medicae* can reduce *Fusarium* wilt. *J Appl Microbiol* 129:665–679.
- Wang X, Feng H, Wang Y, Wang M, Xie X, Chang H, Wang L, Qu J, Sun K, He W, Wang C, Dai C, Chu Z, Tian C, Yu N, Zhang X, Liu H, Wang E (2020b) Mycorrhizal symbiosis modulates the rhizosphere microbiota to promote rhizobia-legume symbiosis. *Mol Plant* S1674–2052(20):30433.
- Wang X, Zhao S & B  cking H (2016) Arbuscular mycorrhizal growth responses are fungal specific but do not differ between soybean genotypes with different phosphate efficiency. *Annals of Botany*, 118(1), 11-21.
- Wang X-X, Hoffland E, Feng G & Kuyper TW (2017) Phosphate uptake from phytate due to hyphae-mediated phytase activity by arbuscular mycorrhizal maize. *Front Plant Sci.* 8:684.

- Wang Y & Lambers H (2020) Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: recent progress, challenges and future perspectives. *Plant and Soil*, 447(1), 135-156.
- Wang Y & Wu WH (2013) Potassium transport and signaling in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 64:4.1–4.26.
- Wang Y, Buchanan P & Hall I (2002) A list of edible ectomycorrhizal mushrooms. In: *Edible mycorrhizal mushrooms and their cultivation. Proceedings of the Second International Conference on Edible Mycorrhizal Mushrooms, Christchurch, New Zealand, 3-6 July, 2001*. Crop & Food Res, 0-10.
- Wang Y, He X & Yu F (2021) Non-host plants: Are they mycorrhizal networks players?. *Plant Diversity*. 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.06.005>
- Wang Y, Jing H & Gao Y (2012) Arbuscular mycorrhizal colonization alters subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Medicago sativa* L. and resists cadmium toxicity. *PLoS One* 7, 3161–3164. doi: 10.1371/journal.pone.0048669
- Wang Y, Wang M, Li Y, Wu A & Huang J (2018) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress. *PLoS One* 13 (4), e0196408. doi: 10.1371/journal.pone.0196408
- Wang ZG, Bi YL, Jiang B, Zhakypbek Y, Peng SP, Liu WW & Liu H (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance soil carbon sequestration in the coalfields, Northwest China. *Sci Rep* 6:34336.
- Wang, B & Qiu, Y. L. (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299-363.
- Wang, C, Zong, S & Li, M. H. (2019) The Contrasting responses of mycorrhizal fungal mycelium associated with woody plants to multiple environmental factors. *Forests*, 10(11), 973.
- Wang, D.Y., Kumar, S. & Hedges, S.B. (1999) Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals and fungi. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 266, 163-171.
- Wang, F. (2017) Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in mining-impacted sites and their contribution to ecological restoration: Mechanisms and applications. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 47(20), 1901–1957. doi:10.1080/10643389.2017.1400853
- Wang, F. Y., Shi, Z. Y., Tong, R. J & Xu, X. F. (2011a) Dynamics of phoxim residues in green onion and soil as influenced by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Hazardous Materials*, 185(1), 112–116. doi:10.1016/j.jhazmat.2010.09.004
- Wang, F. Y., Tong, R. J, Shi, Z. Y., Xu, X. F & He, X. H. (2011b) Inoculations with arbuscular mycorrhizal fungi increase vegetable yields and decrease phoxim concentrations in carrot and green onion and their soils. *PLoS One*, 6(2), e16949. doi:10.1371/journal.pone.0016949
- Wang, F., Sun, Y & Shi, Z. (2019) Arbuscular mycorrhiza enhances biomass production and salt tolerance of sweet sorghum. *Microorganisms*, 7(9), 289. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7090289>
- Wang, M. Schäfer, M. Li, D. Halitschke, R. Dong, C. McGale, E. Paetz, C. Song, Y. Li, S. Dong, J. *et al.* (2018) Blumenols as shoot markers of root symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi. *eLife* 7, e37093.
- Wang, M.-C. Gong, M. Zang, H.-B. Hua, X.-M. Yao, J, Pang, Y.-J & Yang, Y.-H. (2006) Effect of methamidophos and urea application on microbial communities in soils as determined by microbial biomass and community level physiological profiles. *J. Environ. Sci. Health B* 41, 399–413.
- Wang, N., Feng, Z., Zhou, Y., Zhu, H. & Yao, Q. (2017) External hyphae of *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 are less sensitive to low pH than roots in arbuscular mycorrhizae: evidence from axenic culture system. *Environ. Microbiol. Rep.* 9, 649–657.
- Wang, X., Pan, Q., Chen, F., Yan, X. & Liao, H. (2011) Effects of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia on soybean growth as related to root architecture and availability of N and P. *Mycorrhiza* 21, 173–181.
- Wang, X., Teng, Y., Zhang, N., Christie, P., Li, Z., Luo, Y & Wang, J (2017) Rhizobial symbiosis alleviates polychlorinated biphenyls-induced systematic oxidative stress via brassinosteroids signaling in alfalfa. *Science of the Total Environment*, 592, 68–77. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.03.066
- Wani P, Khan M & Zaidi A (2007) Co-inoculation of nitrogen-fixing and phosphate-solubilizing bacteria to promote growth, yield and nutrient uptake in chickpea. *Acta Agron. Hung.* 55, 315–323. doi: 10.1556/AAgr.55.2007.3.7
- Wardle DA (2002) Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components. *Monographs in Population Biology* 34. ISBN: 9780691074870.
- Warmink JA & van Elsas JD (2008) Selection of bacterial populations in the mycosphere of *Laccaria proxima*: is type III secretion involved? *ISME Journal* 2 (8), 887–900.
- Warner A & Mosse B (1982) Factors affecting the spread of vesicular mycorrhizal fungi in soil: I. Root density. *New Phytologist*, 90(3), 529-536.
- Warner A & Mosse B (1983) Spread of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi between separate root systems. *Transactions of the British Mycological Society* 80, 353-354.
- Warner A, Mosse B, Dingemann L (1985) The nutrient film technique for inoculum production. In: Molina R (ed) *Proceedings of the 6th North American conference on Mycorrhizae*. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore., 85–86.
- Warner NJ, Allen MF & Macmahon JA (1987) Dispersal agents of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia* 79: 721–730.
- Washa W, Nyomora A & Lyaruu H (2012) Improving propagation success of *D. melanoxylon* (African blackwood) in tanzania (ii): rooting ability of stem and root cuttings of *Dalbergia melanoxylon* (African Blackwood) in response to rooting media sterilization in Tanzania. *Tanz J Sci* 38:43–53.
- Wasternack C & Hause B (2013) Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals of Botany* 111, 1021–1058.
- Waterman RJ, Bidartondo MI, Stofberg J, Combs JK, Gebauer G, Savolainen V, Barraclough TG & Pauw A (2011) The effects of above- and belowground mutualisms on orchid speciation and coexistence. *Am. Nat.* 177, E54–E68. doi: 10.1086/657955
- Waters MT, Gutjahr C, Bennett T & Nelson DC (2017) Strigolactone signaling and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.* 68: 291–322.
- Waters MT, Nelson DC, Scaffidi A, Flematti GR, Sun YK, Dixon KW & Smith SM (2012) Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis*. *Development*, 139(7), 1285-1295.
- Watts-Williams S & Cavagnaro TR (2012) Arbuscular mycorrhizas modify tomato responses to soil zinc and phosphorus addition. *Biol Fertil Soils* 48:285–294.
- Watts-Williams SJ & Cavagnaro TR (2014) Nutrient interactions and arbuscular mycorrhizas: A meta-analysis of a mycorrhiza-defective mutant and wild-type tomato genotype pair. *Plant Soil* 384, 79–92.
- Watts-Williams SJ, Emmett BD, Levesque-Tremblay V, MacLean AM, Sun X, Satterlee JW, Fei Z & Harrison MJ (2019) Diverse *Sorghum bicolor* accessions show marked variation in growth and transcriptional responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell Environ* 42:1758-1774.
- Watts-Williams SJ, Patti AF & Cavagnaro TR (2013) Arbuscular mycorrhizas are beneficial under both deficient and toxic soil zinc conditions. *Plant Soil* 371, 299–312.
- Watts-Williams SJ, Smith FA, McLaughlin MJ, Patti AF & Cavagnaro TR (2015) How important is the mycorrhizal pathway for plant Zn uptake?. *Plant Soil* 390, 157–166. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2374-4>
- Watts-Williams SJ, Tyerman SD & Cavagnaro TR (2017) The dual benefit of arbuscular mycorrhizal fungi under soil zinc deficiency and toxicity: linking plant physiology and gene expression. *Plant Soil*, 420:375–88.
- Wegel E, Schauser L, Sandal N, Stougaard J & Parnishe M (1998) Mycorrhiza mutants of *Lotus japonicus* define genetically independent steps during symbiotic infection. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 9: 933 – 936.
- Wei X, Chen J, Zhang C & Pan D (2016) A new *Oidiodendron maius* strain isolated from *Rhododendron fortunei* and its effects on nitrogen uptake and plant growth. *Frontiers in Microbiology* 7: 1327.
- Wei Y, Zhao Y, Shi M, Cao Z, Lu Q, Yang T, Fan Y & Wei Z (2018) Effect of organic acids production and bacterial community on the possible mechanism of phosphorus solubilization during composting with enriched phosphate-solubilizing bacteria inoculation. *Bioresour. Technol.* 247, 190–199.
- Weiblen GD & Treiber EL (2015) Evolutionary origins and diversification of mutualism. In: *Mutualism*. Oxford University Press, Oxford, 37-56.
- Weisany W, Sohrabi Y, Siosemardeh A & Ghassemi-Golezani K (2017) *Funneliformis mosseae* fungi changed essential oil composition in *Trigonella foenum graecum* L., *Coriandrum sativum* L. and *Nigella sativa* L. *J. Essent. Oil Res.* 29, 276–287.

- Weiss FE (1904) A mycorrhiza from the Lower Coal Measures. *Ann. Bot.* 18:255-265.
- Weiss M, Waller F, Zuccaro A & Selosse MA (2016) Tansley review: Sebaciales — one thousand and one interactions with land plants. *New Phytologist*, 211: 20–40. doi:10.1111/nph. 13977.
- Welc M, Ravnskov S, Kieliszewska-Rokicka B & Larsen J (2010) Suppression of other soil microorganisms by mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in root-free soil. *Soil Biol. Biochem.* 42, 1534–1540. doi: 10.1016/j.soilbio.2010.05.024
- Welch RM & Graham RD (2004) Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective. *J Exp Bot*, 55:353–64.
- Welling MT, Liu L, Rose TJ, Waters DL & Benkendorff K (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi: effects on plant terpenoid accumulation. *Plant Biology*, 18(4), 552–562. doi:10.1111/plb.12408
- Werner GD & Kiers ET (2015) Order of arrival structures arbuscular mycorrhizal colonization of plants. *New Phytologist*, 205(4), 1515-1524.
- Weslien J, Djupström LB, Schroeder M, Widenfalk O (2011) Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *The Journal of Animal Ecology* 80: 1155–1162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x>
- Wessells KR & Brown KH (2012) Estimating the global prevalence of zinc deficiency: results based on zinc availability in National Food Supplies and the prevalence of stunting. *PLoS One.* 2012;7:e50568.
- Wessels JG (1997) Hydrophobins: proteins that change the nature of the fungal surface. *Advances in Microbial Physiology* 38, 1–45.
- Westheimer F.(1987) Why nature chose phosphates. *Science*, 235(4793), 1173–1178. doi:10.1126/science.2434996
- Wewer V, Brands M, Dörmann P (2014) Fatty acid synthesis and lipid metabolism in the obligate biotrophic fungus *Rhizophagus irregularis* during mycorrhization of *Lotus japonicus*. *Plant J*, 79:398-412.
- Wheatley RM & Poole PS (2018) Mechanisms of bacterial attachment to roots. *FEMS Microbiol Rev* 42:448–461.
- Whelan CJ, Schmidt KA, Steele BB, Quinn WJ & Dilger S (1998) Are bird consumed fruits complementary resources? *Oikos* 83: 195–205.
- Whipps JM (2001) Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 52, 487–511.
- Whipps JM (2004) Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian J of Botany*, 82(8), 1198– 1227.
- White JA & Brown MF (1979) Ultrastructure and X-ray analysis of phosphorus granules in a vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus. *Can J Bot* 57:2812–2818. <https://doi.org/10.1139/b79-333>
- White JA, Tallaksen J & Charvat I (2008) The effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation at a roadside prairie restoration site. *Mycologia* 100(1):6–11.
- White, J. C., Ross, D. W., Gent, M. P., Eitzer, B. D & Mattina, M. I. (2006) Effect of mycorrhizal fungi on the phytoextraction of weathered *p,p*-DDE by *Cucurbita pepo*. *Journal of Hazardous Materials*, 137(3), 1750–1757. doi:10.1016/j.jhazmat.2006.05.012
- White, P. R. (1929) Mycorrhiza as a possible determining factor in the distribution of the strawberry. *Ann. Bot.* 43:535-544.
- Whiteside MD, Garcia MO & Treseder KK (2012) Amino acid uptake in arbuscular mycorrhizal plants. *PLoS ONE*, 7(10), e47643.
- Whiteside MD, Treseder KK & Atsatt PR (2009) The brighter side of soils: quantum dots track organic nitrogen through fungi and plants. *Ecology* 90:100–108. <https://doi.org/10.1890/07-2115.1>
- Whitman, W.B., Coleman, D.C. & Wiebe, W.J (1998) Prokaryotes: the unseen majority. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 95, 6578–6583.
- WHO (2002) The World Health Report (2002) Reducing risks, promoting healthy life. *World Health Organization*, Geneva, Switzerland, pp 1–230.
- Wickett NJ, Mirarab S, Nguyen N, Warnow T, Carpenter E, Matasci N, Ayyampalayam S, Barker MS, Burleigh JG, Gitzendanner MA & Ruhfel BR (2014) Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc of the National Academy of Sciences* 111(45): E4859-E4868.
- Wigand C, Andersen FØ, Christensen KK, Holmer M & Jensen HS (1998) Endomycorrhizae of isoetids along a biogeochemical gradient. *Limnology and Oceanography*, 43, 508–515.
- Wijayawardene NN, Hyde KD, Al-Ani LKT, Tedersoo L, Haelewaters D, et al. (2020) Outline of *Fungi* and fungi-like taxa. *Mycosphere* 11, 1060–1456.
- Wilde SA (1954) Mycorrhizal fungi: their distribution and effect on tree growth. *Soil Sci* 78: 23-31.
- Wilkes TI (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture. *Encyclopedia*. 1(4):1132-1154. DOI 10.3390/encyclopedia1040085
- Wilkes TI, Warner DJ, Davies KG, Edmonds-Brown V (2020) Tillage, glyphosate and beneficial arbuscular mycorrhizal fungi: optimising crop management for plant–fungal symbiosis. *Agriculture*. 10(11):520. <https://doi.org/10.3390/agriculture10110520>
- Wilkes TI, Warner DJ, Edmonds-Brown V, Davies KG & Denholm I (2021) Zero tillage systems conserve arbuscular mycorrhizal fungi, enhancing soil glomalin and water stable aggregates with implications for soil stability. *Soil Systems*, 5(1), 4.
- Will ME & Sylvia DM (1990) Interaction of rhizosphere bacteria, fertilizer, and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi with sea oats. *Appl. Environ. Microbiol.* 56, 2073–2079.
- Willer H & Lernoud J (2019) The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2019. *IFOAM Organics International*, Bonn, Germany.
- Williams PG (1985) Orchidaceous rhizoctonias in pot cultures of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany*, 63(7), 1329-1333.
- Williams SE & Allen MF (1984) VA mycorrhiza and reclamation of arid and semi-arid lands. Wyoming Agricultural Experiment Station, University of Wyoming, Laramie, Wyo. 1261:1-91.
- Willis KJ, ed (2017) State of the world's plants: 2017. London, UK: Royal Botanic Gardens, Kew. [WWW document] URL https://stateoftheworldsplants.org/2017/report/SOTWP_2017.pdf
- Wilson DS & Sober E (1989) Reviving the superorganism. *J Theor Biol* 136(3):337-356.
- Wilson GW, Rice CW, Rillig MC, Springer A & Hartnett DC (2009) Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters* 12 (5), 452–461.
- Wilson JM & Tommerup IC (1992) Interactions between fungal symbionts: VA mycorrhizae. In *Mycorrhizal Functioning*. Ed. MF Allen pp. 199-248. Chapman and Hall, London, UK.
- Wimalarathne HGMC, Sangakkara UR & Sumanasena HA (2014) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on shoot and root development of black pepper (*Piper nigrum* Linn.) rooted cuttings. *Int Invent J Agric Soil Sci* 2:105–111.
- Winter AG & Birgel G (1953) Untersuchungen über die Verbreitung, Ökologie und funktionelle Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza bei gärtnerischen Kulturpflanzen. *Naturwissenschaften*, 40(14), 393-394.
- Winter AG (1951) Untersuchungen iiber die Verbreitung und Bedeutung der Mycorrhizen bei kultivierten Gramineen und einigen anderen landwirtschaftlichen Nutzpflanzen. *Phytopathol. Zeitschr.* 17:421-432.
- Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, Recorbet G & Courty PE (2019) Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytol.* 223, 1127–1142. doi: 10.1111/nph. 15775
- Wisniewski-Dyé F, Borziak K, Khalsa-Moyers G, Alexandre G, Sukharnikov L, Wuichet K, Hurst G, McDonald W, Robertson J, Barbe V, Calteau A, Rouy Z, Mangenot S, Prigent-Combaret C, Norm P, Boyer M, Siguier P, Dessaux Y, Elmerich C, Condemine G, Krishnen G, Kennedy I, Paterson A, González V, Mavingui P & Zhulin I (2011) *Azospirillum* genomes reveal transition of bacteria from aquatic to terrestrial environments. *PLoS Genet* 7(12): e1002430. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002430>
- Withers PJ, Neal C, Jarvie HP & Doody DG (2014) Agriculture and eutrophication: where do we go from here?. *Sustainability*, 6(9): 5853-5875.
- Withers PJA & Jarvie H P (2008) Delivery and cycling of phosphorus in rivers: a review. *Science of the total environment*, 400(1-3), 379-395.
- Wittenberg R (ed) (2005) An Inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape. 416 pp.
- Wood T (1985) Commercial pot culture inoculum production: quality control and other headaches. In: Molina R (ed) *Proceedings of the 6th North American conference on Mycorrhizae*, Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore., p 84.
- Woodward L & Lampkin N (1990) Organic Agriculture in the United Kingdom. In: *Crop Protection and Low Input Agriculture: Options for reducing agrochemical usage*. BCPC Monograph 45, pp 19-29.

- Woolhouse H (1975) Membrane structure and transport problems considered in relation to phosphorus and carbohydrate movements and the regulation of endotrophic mycorrhizal associations. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (eds) Endomycorrhizas, Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds, 22–25 July 1974, Academic Press, London, pp 209–239.
- World Bank (2022) World Bank commodities price data (The Pink Sheet). 4-Jan-2022, pp. 1-3 (último acceso 30/1/2022) <https://thedocs.worldbank.org/en/doc/5d903e848db1d1b83e0ec8f744e55570-0350012021/related/CMO-Pink-Sheet-January-2022.pdf>
- World Resources Institute. 2016. Animal-based Foods are More Resource-Intensive than Plant-Based Foods. Washington, DC. 2 pp. (<https://www.wri.org/resources/charts-graphs/animal-based-foods-are-more-resource-intensive-plant-based-foods>).
- Wosten, H.A.B., 2001. Hydrophobins: multipurpose proteins. *Annual Review of Microbiology* 55, 625–646.
- Wright DP, Scholes JD & Read DJ (1998) Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell & Environment* 21: 881–891.
- Wu F, Dong M, Liu Y, Ma X, An L, Young JP & Feng H (2011) Effects of long-term fertilization on AM fungal community structure and glomalin-related soil protein in the Loess Plateau of China. *Plant Soil* 342:233–247. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0688-4>
- Wu G & Xue H (2010) *Arabidopsis* b-Ketoacyl-[Acyl Carrier Protein] synthase I is crucial for fatty acid synthesis and plays a role in chloroplast division and embryo development. *Plant Cell*, 22:3726–3744.
- Wu Q, Xia R.-X, Zou Y.-N & Wang G.-Y. (2007) Osmotic solute responses of mycorrhizal citrus (*Poncirus trifoliata*) seedlings to drought stress. *Acta Physiol. Plant.*, 29, 543–549.
- Wu QS & Xia RX (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well watered and water stress conditions. *J Plant Physiol* 163:417–425.
- Wu QS & Zou YN (2010) Beneficial roles of arbuscular mycorrhizas in citrus seedlings at temperature stress. *Scientia Hort* 125:289–293.
- Wu QS & Zou YN (2012) Evaluating effectiveness of four inoculation methods with arbuscular mycorrhizal fungi on trifoliolate orange seedlings. *Int. J Agric. Biol.* 14:266–270.
- Wu QS, Li GH & Zou YN (2011) Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient acquisition of peach (*Prunus persica* L. Batsch) seedlings. *J. Anim. Plant. Sci.* 21: 746–750.
- Wu QS, Li GH, Zou YN. 2011a. Improvement of root system architecture in peach (*Prunus persica*) seedlings by arbuscular mycorrhizal fungi, related to allocation of glucose/sucrose to root. *Not Bot Horti Agrobo Cluj-Napoca.* 39(2):232–236.
- Wu QS, Li GH, Zou YN. 2011b. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient acquisition of peach (*Prunus persica* L. Batsch) seedlings. *J Anim Plant Sci.* 21:746–750.
- Wu QS, Zou YN & He XH (2010) Exogenous putrescine, not spermine or spermidine, enhances root mycorrhizal development and plant growth of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) seedlings. *Int J Agric Biol* 12:576–580.
- Wu S, Shi Z, Chen X, Gao J & Wang X (2022) Arbuscular mycorrhizal fungi increase crop yields by improving biomass under rainfed condition: a meta-analysis. *PeerJ* 10:e12861 <https://doi.org/10.7717/peerj.12861>
- Wu S, Zhang X, Huang L & Chen B (2019) Arbuscular mycorrhiza and plant chromium tolerance. *Soil Ecology Letters*, 1(3), 94–104.
- Wu SC, Cao ZH, Li ZG, Cheung KC & Wong MH (2005) Effects of biofertilizer containing N-fixer, P and K solubilizers and AM fungi on maize growth: a greenhouse trial. *Geoderma* 125:155–166.
- Wu, B., Maruyama, H., Teramoto, M., Hogetsu, T., 2012. Structural and functional interactions between extraradical mycelia of ectomycorrhizal *Pisolithus* isolates. *New Phytologist* 194 (4), 1070–1078.
- Wu, F., Yu, X., Wu, S & Wong, M. (2014) Effects of inoculation of PAH-degrading bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on responses of ryegrass to phenanthrene and pyrene. *International Journal of Phytoremediation*, 16(2), 109–122. doi:10.1080/15226514.2012.759526
- Wu, H. H., Zou, Y. N., Rahman, M. M., Ni, Q. D & Wu, Q. S. (2017) Mycorrhizas alter sucrose and proline metabolism in trifoliolate orange exposed to drought stress. *Scientific reports*, 7, 42389. <https://doi.org/10.1038/srep42389>
- Wu, N., Huang, H., Zhang, S., Zhu, Y.-G., Christie, P & Zhang, Y. (2009) Phenanthrene uptake by *Medicago sativa* L. under the influence of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Environmental Pollution*, 157(5), 1613–1618. doi:10.1016/j.envpol.2008.12.022
- Wu, N., Zhang, S., Huang, H., Shan, X., Christie, P & Wang, Y. (2008) DDT uptake by arbuscular mycorrhizal alfalfa and depletion in soil as influenced by soil application of a non-ionic surfactant. *Environmental Pollution*, 151(3), 569–575. doi:10.1016/j.envpol.2007.04.005
- Wu, Q. Zou, Y.-N. Xia, R.X. Effects of water stress and arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxygen metabolism and antioxidant production by citrus (*Citrus tangerine*) roots. *Eur. J. Soil Boil.* 2006, 42, 166–172.
- Wu, S., Hu, Y., Zhang, X., Sun, Y., Wu, Z., Li, T., et al. (2018) Chromium detoxification in arbuscular mycorrhizal symbiosis mediated by sulfur uptake and metabolism. *Environ. Exp. Bot.* 147, 43–52. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.11.010
- Wurst S, Vender V & Rillig MC (2010) Testing for allelopathic effects in plant competition: does activated carbon disrupt plant symbioses? *Plant Ecology*, 211(1), 19–26.
- Wyatt GA, Kiers ET, Gardner A & West SA (2014) A biological market analysis of the plant-mycorrhizal symbiosis. *Evolution* 68, 2603–2618.
- Wyss P, Boller T, Wiemken A (1991) Phytoalexin response is elicited by a pathogen (*Rhizoctonia solani*) but not by a mycorrhizal fungus (*Glomus mosseae*) in soybean roots. *Experientia* 47:395–399.
- Wyss T, Masclaux FG, Rosikiewicz P, Pagni M & Sanders IR (2016) Population genomics reveals that within fungus polymorphism is common and maintained in populations of the mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *ISME J.* 10, 2514–2526.
- Xavier LJC & Germida JJ (2003a) Bacteria associated with *Glomus clarum* spores influence mycorrhizal activity. *Soil Biol Biochem* 35:471–478
- Xavier LJC & Germida JJ (2003b) Selective interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium leguminosarum* bv. viceae enhance pea yield and nutrition. *Biol. Fertil. Soils* 37, 261–267. doi: 10.1007/s00374-003-0605-6
- Xiang X, Gibbons SM, He J, Wang C, He D, Li Q, Ni Y, Chu H. 2016. Rapid response of arbuscular mycorrhizal fungal communities to short-term fertilization in an alpine grassland on the Qinghai-Tibet Plateau. *PeerJ* 4:e2226.
- Xiang, X., Gibbons, S.M., Yang, J., Kong, J., Sun, R. & Chu, H., 2015. Arbuscular mycorrhizal fungal communities show low resistance and high resilience to wildfire disturbance. *Plant and Soil*, 397(1-2), pp.347-356.
- Xie H, Li J, Zhang B, Wang L, Wang J, He H, Zhang X (2015) Long-term manure amendments reduced soil aggregate stability via redistribution of the glomalin-related soil protein in macroaggregates. *Sci. Rep.* 5, 14687, <https://doi.org/10.1038/srep14687>.
- Xie X, Lin H, Peng X, Xu C, Sun Z, Jiang K, Huang A, Wu X, Tang N, Salvioli A, Bonfante P & Zhao B (2016) Arbuscular mycorrhizal symbiosis requires a phosphate tranceptor in the *Gigaspora margarita* fungal symbiont. *Mol. Plant Pathol.* 9, 1583–1608.
- Xie ZP, Staehelin C, Vierheilig H, Iemkema W, Jabbouri S, Broughton WJ, Vogeli-Lange R & Boller T (1995) Rhizobial nodulation factors stimulate mycorrhizal colonization of nodulating and nonnodulating soybeans. *Plant Physiol* 108:1519–1525.
- Xing F, Fu XZ, Wang NQ, Xi JL, Huang Y, Zhou W, Ling LL & Peng LZ (2016) Physiological changes and expression characteristics of ZIP family genes under zinc deficiency in navel orange (*Citrus sinensis*). *J. Integr. Agric.* 15, 803–811.
- Xu H., Kempainen M., El Kayal W., Lee S.H., Pardo A.G., Cooke J.E.K. & Zwiasek J.J. (2015) Overexpression of *Laccaria bicolor* aquaporin JQ585595 alters root water transport properties in ectomycorrhizal white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *New Phytologist* 205, 757–770.
- Xu M, Li X, Cai X, Li X, Christie P, Zhang J. 2017. Land use alters arbuscular mycorrhizal fungal communities and their potential role in carbon sequestration on the Tibetan Plateau. *Science Reports* 7: 3067.
- Xu X, Chen C, Zhang Z, Sun Z, Chen Y, Jiang J, Shen Z. (2017) The influence of environmental factors on communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Chenopodium ambrosioides* revealed by MiSeq sequencing investigation. *Scientific Reports*. 7:45134
- Xu X, Wang Y, Zhang H, Yin D, Dari B & Xu J (2020) Soil phosphorus storage capacity as affected by repeated phosphorus addition in an Ultisol. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 51(14), 1960-1968.

- Xu, L., Zhang, J, Yuan, Y., Liu, R & Li, M. (2016) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria on remediation of soil polluted with methamidophos. *Acta Pedologica Sinica*, 53, 919–929. doi:10.11766/trxb201511090480
- Xu, X. Q., Li, M & Liu, R. J (2009) A survey of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in pesticide polluted soil. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 26, 1–3. doi:10.3969/j.issn.1674-148X.2009.01.001
- Xun, F., Xie, B., Liu, S & Guo, C. (2015) Effect of plant growth-promoting bacteria (PGPR) and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation on oats in saline-alkali soil contaminated by petroleum to enhance phytoremediation. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 598–608.
- Yadav A, Yadav K & Aggarwal A (2015) Impact of arbuscular mycorrhizal fungi with *Trichoderma viride* and *Pseudomonas fluorescens* on growth, yield and oil content in *Helianthus annuus* L. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 18(2): 444-454.
- Yadav RS, Panwar J, Tarafdar JC, Yadav BK & Dave S (2012) Role of arbuscular mycorrhiza in dryland agriculture. In: *Organic Agriculture*. Tarafdar JC, Tripathi KP, Kumar M (eds). Scientific Publishers, pp 119-142.
- Yadav, I.C. & Devi, N.L. (2018) Biomass burning, regional air quality, and climate change. *Earth Systems and Environmental Sciences*. Edition: *Encyclopedia of Environmental Health*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11022-X>.
- Yam TW & Arditti J (2009) History of orchid propagation: A mirror of the history of biotechnology. *Plant Biotechnology Reports*, 3(1): 1-56.
- Yam TW, Nair H, Hew CS, Arditti J (2002) Orchid seeds and their germination: an historical account. In: T Kull & J. Arditti (eds.), *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, VIII. Kluwer, Dordrecht. 387-504.
- Yamaji K, Ishimoto H, Usui N, Mori S (2005) Organic acids and water-soluble phenolics produced by *Paxillus* sp. 60/92 together show antifungal activity against *Pythium vexans* under acidic culture conditions. *Mycorrhiza*, 15(1):17-23.
- Yamawaki K, Matsumura A, Hattori R, Tarui A, Hossain MA, Ohashi Y & Daimon H (2013) Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient uptake and curcumin production of turmeric (*Curcuma longa* L.). *Agricultural Sciences*, 4(2):28045. DOI:10.4236/as.2013.42011
- Yang D-L, Yao J, Mei C-S, Tong X-H, Zeng L-J, et al. (2012a) Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109:E1192–200.
- Yang S. & Pfister D. (2006) *Monotropa uniflora* plants of eastern Massachusetts form mycorrhizae with a diversity of russulacean fungi. *Mycologia*; 98:535-40.
- Yang SY, Grønlund M, Jakobsen I, Grottemeyer MS, Rentsch D, Miyao A, Hirochika H, Kumar CS, Sundaresan V, Salamin N, et al (2012) Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the phosphate transporter1 gene family. *Plant Cell* 24: 4236–4251.
- Yang S-Y, Paszkowski U. (2011) Phosphate import at the arbuscule: Just a nutrient? *Mol. Plant-Microbe Interact.* 24:1296–1299.
- Yang, C., Zhao, W., Wang, Y., Zhang, L., Huang, S & Lin, J. (2020) Metabolomics analysis reveals the alkali tolerance mechanism in *Puccinellia tenuiflora* plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Microorganisms*, 8(3), 327.
- Yang, Q. Zhang, J; Zhu, K. Zhang, H. (2009) Influence of oxytetracycline on the structure and activity of microbial community in wheat rhizosphere soil. *J. Environ. Sci.* 21, 954–959.
- Yang, Y., Song, Y., Scheller, H. V., Ghosh, A., Ban, Y., Chen, H., et al. (2015) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Robinia pseudoacacia* in uncontaminated and heavy metal contaminated soils. *Soil Biol. Biochem.* 86, 146–158.
- Yang, Z., Zong, J, Zhu, X & Ling, W. (2016) Correlations of glomalin contents and PAHs removal in alfalfa-vegetated soils with inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Agricultural Resources & Environment*, 33, 349–354.
- Yano, K., Yamauchi, A. & Kono, Y. (1996) Localized alteration in lateral root development in roots colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycorrhiza* 6 (5), 409–415.
- Yao M, Tweddell R, Désilets H (2002) Effect of two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of micropropagated potato plantlets and on the extent of disease caused by *Rhizoctonia solani*. *Mycorrhiza* 12:235–242.
- Yao M.K, Charles M.T, Boulanger R, Tweddell R.J, Désilets H (2003) Effect of mycorrhization on the accumulation of rishitin and solavetivone in potato plantlets challenged with *Rhizoctonia solani*. *Mycorrhiza*, 13, 333–336.
- Yao R, Ming Z, Yan L, Li S, Wang F, Ma S, Yu C, Yang M, Chen L, Chen L & Li Y (2016) DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone. *Nature* 536: 469–473.
- Yao, Q, Li, X, Feng, G & Christie, P. (2001) Mobilization of sparingly soluble inorganic phosphates by the external mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Plant Soil*, 230: 279– 285.
- Yao, Q., Li, X. & Christie, P. (2001) Factors affecting arbuscular mycorrhizal dependency of wheat genotypes with different phosphorus efficiencies. *J. Plant Nutr.* 24, 1409–1419. doi: 10.1081/PLN-100106991
- Yasmeen T, Hameed S, Tariq M & Ali S (2012) Significance of arbuscular mycorrhizal and bacterial symbionts in a tripartite association with *Vigna radiata*. *Acta Physiol Plant* 34:1519–1528.
- Ye L, Zhao X, Bao E, Cao K & Zou Z (2019) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on watermelon growth, elemental uptake, antioxidant, and photosystem II activities and stress-response gene expressions under salinity-alkalinity stresses. *Front. Plant Sci.* 10:863.
- Yen, J-H. Chang, J-S. Huang, P.-J; Wang, Y.-S. Effects of fungicides triadimefon and propiconazole on soil bacterial communities. *J. Environ. Sci. Health Part B* 2009, 44, 681–689.
- Yetisir H & Sari N (2003) Effect of different rootstock on plant growth, yield and quality of watermelon. *Aust J Exp Agric* 43:1269-1274.
- Yi Y & Gueriot ML (1996) Genetic evidence that induction of root Fe³⁺ chelate reductase activity is necessary for iron deficiency. *Plant J* 10:835–844.
- Yi, Y., Huang, W. & Ge, Y. (2008) Exopolysaccharide: a novel important factor in the microbial dissolution of tricalcium phosphate. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 24, 1059–1065. doi: 10.1007/s11274-007-9575-4
- Yildirim G, Malar CM, Kokkoris V & Corradi N (2020) Parasexual and sexual reproduction in arbuscular mycorrhizal fungi: room for both. *Trends in Microbiology*, 28(7), 517-519. doi:10.1016/j.tim.2020.03.013
- Yilma G (2019) The role of mycorrhizal fungi in pepper (*Capsicum annuum*) production. *Int. J. Adv. Res. Biol. Sci.* 6(12), 59-65.
- Yilmaz N, Çetiner S & Ortaş İ (2020) The effects of the mycorrhiza on plant growth during acclimatization of some *in vitro* grown sweet cherry rootstocks. *International Journal of Agricultural and Natural Sciences*, 13(1), 10-19.
- Yin N, Zhang Z, Wang L & Qian K (2016) Variations in organic carbon, aggregation, and enzyme activities of gangue-fly ash-reconstructed soils with sludge and arbuscular mycorrhizal fungi during 6-year reclamation. *Envi. Sci. Pollut. Res.* 23 (17), 17840–17849. doi: 10.1007/s11356-016-6941-5
- Yoneyama K, Xie X, Kim H, Kisugi T, Nomura T, et al. 2012. How do nitrogen and phosphorus deficiencies affect strigolactone production and exudation? *Planta* 235:1197-1207.
- Yooyongwech, S., Phaukinsang, N., Cha-Um, S. & Supaibulwatana, K. (2013) Arbuscular mycorrhiza improved growth performance in *Macadamia tetraphylla* L. grown under water deficit stress involves soluble sugar and proline accumulation. *Plant Growth Regul.* 69, 285–293.
- Yooyongwech, S., Samphumphuang, T., Tisarum, R., Theerawitaya, C., Chaum, S. (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved water deficit tolerance in two different sweet potato genotypes involves osmotic adjustments *via* soluble sugar and free proline. *Sci Hort.* 198, 107–117.
- York, C.A., Canaway, P.M., 2000. Water repellent soils as they occur on UK golf greens. *Journal of Hydrology* 231, 126–133.
- Yost, R. S., Fox, R. L. (1982) Influence of mycorrhizae on the mineral contents of cowpea and soybean grown in an oxisol. *Agron. J.* 74 (3), 475–481.
- Young HE (1936) A mycorrhiza forming fungus of *Pinus*. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* 2(1) :32-34.
- Young JPW (2009) Kissing cousins: mycorrhizal fungi get together. *New Phytol* 181: 751–753.
- Yousaf B, Liu G, Wang R, Imtiaz M, Zia-ur-Rehman M, Munir MA & Niu Z (2016) Bioavailability evaluation, uptake of heavy metals and potential health risks *via* dietary exposure in urban-industrial areas. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 23, 22443–22453.
- Yu TEJ-C, Egger KN & Peterson RL (2001) Ectendomycorrhizal associations — characteristics and functions. *Mycorrhiza*, 11: 167–177.
- Yu X, Keitel C & Dijkstra PA (2021) Global analysis of phosphorus fertilizer use efficiency in cereal crops. *Global Food Security*, 29, 100545.

- Yu X, Liu X, Zhu TH, Liu GH & Mao C (2012) Co-inoculation with phosphate-solubilizing and nitrogen-fixing bacteria on solubilization of rock phosphate and their effect on growth promotion and nutrient uptake by walnut. *Eur. J. Soil Biol.* 50, 112–117.
- Yu, R., Liu, Q., Liu, J, Wang, Q & Wang, Y. (2016) Concentrations of organophosphorus pesticides in fresh vegetables and related human health risk assessment in Changchun, Northeast China. *Food Control*, 60, 353–360. doi:10.1016/j.foodcont.2015.08.013
- Yu, X., Wu, S., Wu, F & Wong, M. (2011) Enhanced dissipation of PAHs from soil using mycorrhizal ryegrass and PAH-degrading bacteria. *Journal of Hazardous Materials*, 186(2–3), 1206–1217. doi:10.1016/j.jhazmat.2010.11.116
- Yu, X.M., Ai, C.X. & Xin, L. (2011) The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper. *Eur. J. Soil Biol.* 47, 138–145.
- Yuan S, Li M, Fang Z, Liu Y, Shi W, Pan B, Wu K, Shi J, Shen B & Shen Q (2016) Biological control of tobacco bacterial wilt using *Trichoderma harzianum* amended bioorganic fertilizer and the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae*. *Biol Contr* 92:164–171.
- Yuan SC, Lekawatana S, Amore TD, Chen FC, Chin SW, Vega DM & Wang YT (2021) The Global Orchid Market. In: *Chen FC., Chin SW. (eds) The Orchid Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham. 1–28. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66826-6_1
- Yuan Z, Druzhinina IS, Labbé J, Redman R, Qin Y, Rodríguez R, Zhang C, Tuskan GA & Lin F (2016) Specialized microbiome of a halophyte and its role in helping non-host plants to withstand salinity. *Sci Rep* 6:32467, 1–13.
- Yuan, Z, Jiang, S, Sheng, H, Liu, X, Hua, H, Liu, X & Zhang, Y. (2018) Human perturbation of the global phosphorus cycle: changes and consequences. *Environmental Science & Technology*, 52(5), 2438–2450.
- Yuanjing L, Zhilei L, Hongyan H, Hong L, Xiancan Z, Xuhui L & Chunjie T (2013) Arbuscular mycorrhizal fungi-enhanced resistance against *Phytophthora sojae* infection on soybean leaves is mediated by a network involving hydrogen peroxide, jasmonic acid, and the metabolism of carbon and nitrogen. *Acta Physiol Plant* 35:3465–3475.
- Zabihi HR, Savaghebi GR, Khavazi K, Ganjali A & Miransari M (2011) *Pseudomonas* bacteria and phosphorous fertilization, affecting wheat (*Triticum aestivum* L.) yield and P uptake under greenhouse and field conditions. *Acta Physiol. Plant.* 33, 145–152.
- Zai X, Qin P, Wan S, Zhao F, Wang G, Yan D & Zhou J (2007) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the rooting and growth of beach plum (*Prunus maritima*) cuttings. *J Horticult Sci Biotechnol* 82:863–866.
- Zaidi A & Khan MS (2007) Stimulatory effects of dual inoculation with phosphate solubilising microorganisms and arbuscular mycorrhizal fungus on chickpea. *Austral. J. Experim. Agricul.* 47, 1016–1022.
- Zakharova EA, Iosipenko AD & Ignatov VV (2000) Effect of watersoluble vitamins on the production of indole-3-acetic acid by *Azospirillum brasilense*. *Microbiol. Res.* 155, 209–214.
- Zaller JG, Heigl F, Ruess L & Grabmaier A (2014) Glyphosate herbicide affects belowground interactions between earthworms and symbiotic mycorrhizal fungi in a model ecosystem. *Sci Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep05634>
- Zambonelli A, Ori F & Hall I (2017) Mycophagy and spore dispersal by vertebrates. In: *Dighton J, White JF (eds) The fungal community: its organization and role in the ecosystem, 4th edn*. CRC, Boca Raton, 347–358.
- Zamioudis C & Pieterse CM (2012) Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 25, 139–150.
- Zangaro W, Nisizaki SM, Domingos JC & Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19: 315–324.
- Zarrouk O, Garcia-Tejero I, Pinto C, Genebra T, Sabir F, Prista C, David TS, Loureiro-Dias MC & Chave MM (2016) Aquaporins isoforms in cv. Touriga Nacional grapevine under water stress and recovery. Regulation of expression in leaves and roots. *Agr Water Management* 164, 167– 175.
- Zeller SM & Dodge CW (1918) *Rhizopogon* in North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 5(1), 1–36.
- Zeller SM & Dodge CW (1936) *Elasmomyces*, *Arcangelilla* and *Macowanites*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 23, 599–638.
- Zeng Q, Wu X & Wen X (2016) Effects of soluble phosphate on phosphate-solubilizing characteristics and expression of *gcd* Gene in *Pseudomonas frederiksbergensis* JW-SD2. *Curr. Microbiol.* 72, 198–206. doi: 10.1007/s00284-015-0938-z
- Zeng T, Holmer R, Hontelez J, te Lintel-Hekkert B, Marufu L, de Zeeuw T, Wu F, Schijlen E, Bisseling T & Limpens E (2018) Host- and stage-dependent secretome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Plant J.* 94: 411–425.
- Zeng T, Rodriguez-Moreno L, Mansurkhodzhaev A, Wang P, van den Berg W, Gasciolli V, Cottaz S, Fort S, Thomma BP, Bono JJ, Bisseling T & Limpens E (2020) A lysin motif effector subverts chitin-triggered immunity to facilitate arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 225: 448–460.
- Zeng YC, Li QL, Gao YZ, Ling WT & Xiao M (2010) Effects of arbuscular mycorrhiza (AM) on residual and forms of polycyclic aromatic hydrocarbons in soils. *Soils*, 42, 106–110.
- Zhang AM, Zhao GY, Gao TG, Wang W, Li J, Zhang SF & Zhu BC (2013) Solubilization of insoluble potassium and phosphate by *Paenibacillus kribensis* CX-7: a soil microorganism with biological control potential. *AJMR* 7: 41–47. doi: 10.5897/AJMR12.1485
- Zhang F, Feng G, Li X, Tian C, Tang C & Rengel Z (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 12, 185–190.
- Zhang FS, Ma J & Cao YP (1997) Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raphanus sativus* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. *Plant and soil*, 196(2), 261–264.
- Zhang H, Wei S, Hu W, Xiao L & Tang M (2017) Arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* increased potassium content and expression of genes encoding potassium channels in *Lycium barbarum*. *Front. Plant Sci.* 8, 440.
- Zhang HH, Tang M & Yang Y (2011) The response of ectomycorrhizal (ECM) fungi under water stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000. *Afr J Microbiol Res* 5(4):365–373.
- Zhang L, Fan J, Ding X, He X, Zhang F & Feng G (2014) Hyphosphere interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate solubilizing bacterium promote phytate mineralization in soil. *Soil Biol Biochem* 74:177–183.
- Zhang L, Feng G & Declerck S (2018a) Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium. *ISME J* 12:2339–2351.
- Zhang L, Liu Y & Hao L (2016) Contributions of open crop straw burning emissions to PM_{2.5} concentrations in China. *Environmental Research Letters*, 11(1), p.014014.
- Zhang L, Shi N, Fan J, Wang F, George TS & Feng G (2018b) Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. *Environ Microbiol* 20(7):2639–2651.
- Zhang L, Xu M, Liu Y, Zhang F, Hodge A & Feng G (2016) Carbon and phosphorus exchange may enable cooperation between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate-solubilizing bacterium. *New Phytol* 210:1022–1032.
- Zhang Q, Blaylock LA & Harrison MJ (2010) Two *Medicago truncatula* half-ABC transporters are essential for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *The Plant Cell*, 22(5), 1483–1497.
- Zhang S, Guo X, Yun W, Xia Y, You Z & Rillig MC (2020) Arbuscular mycorrhiza contributes to the control of phosphorus loss in paddy fields. *Plant Soil* 6:1–4.
- Zhang S, Lehmann A, Zheng W, You Z & Rillig MC (2019) Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: a meta-analysis. *New Phytol* 222(1):543–555.
- Zhang T, Hub Y, Zhang K, Tian C & Gu J (2018b) Arbuscular mycorrhizal fungi improve plant growth of *Ricinus communis* by altering photosynthetic properties and increasing pigments under drought and salt stress. *Ind. Crop. Prod.* 117, 13–19.
- Zhang T, Yang X, Guo R & Guo J (2016) Response of AM fungi spore population to elevated temperature and nitrogen addition and their influence on the plant community composition and productivity. *Sci. Rep.* 6:24749. doi: 10.1038/srep24749
- Zhang X, Dong W, Sun J, Feng F, Deng Y, He Z, Oldroyd GE & Wang E (2015) The receptor kinase *CERK1* has dual functions in symbiosis and immunity signalling. *Plant J.* 81:258–267.

- Zhang X, Li W, Fang M, Jixian Y & Meng S (2016) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on carbon and nitrogen distribution and grain yield and nutritional quality in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Sci. Food Agric.* 97, 2919–2925. doi: 10.1002/jsfa.8129
- Zhang X, Zhang H, Lou X & Tang M (2019a) Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Medicago truncatula* roots exhibit differentially regulated NADPH oxidase and antioxidant response under Pb stress. *Environ. Exp. Bot.* 164, 10–19. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.04.015
- Zhang XH, Zhu YG, Lin AJ, Chen BD, Smith SE & Smith FA (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi can alleviate the adverse effects of chlorothalonil on *Oryza sativa* L. *Chemosphere*, 64(10), 1627–1632. doi:10.1016/j.chemosphere.2006.01.034
- Zhang XZ, Zhang D, Sun W & Wang T (2019b) The adaptive mechanism of plants to iron deficiency via iron uptake, transport, and homeostasis. *Int. J. Mol. Sci.* 20: 2424, 1–14. Doi 10.3390/ijms20102424
- Zhang Y, Hu J, Bai J, Wang J, Yin R, Wang J & Lin X (2018) Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the heavy metal toxicity on sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants cultivated on a heavily contaminated field soil at a WEEE-recycling site. *Sci. Total Environ.* 628, 282–290.
- Zhang YH & Zhuang WY (2004) Phylogenetic relationships of some members in the genus *Hymenoscyphus* (Ascomycetes, Helotiales). *Nova Hedwigia* 78: 475–484.
- Zhang Z, Zhang J, Xu G, Zhou L & Li Y (2019b) Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth and drought tolerance of *Zenia insignis* seedlings under drought stress. *New Forests*, 50(4), 593–604.
- Zhao FJ, Ma Y, Zhu YG, Tang Z & McGrath SP (2014) Soil contamination in China: Current status and mitigation strategies. *Environmental Science & Technology*, 49, 750–759. doi:10.1021/es5047099
- Zhao FJ, McGrath SP & Hawkesford MJ (2001) Sulphur nutrition and the sulphur cycle. Institute of Arable Crops, Research report 2000–2001. Rothamsted Experimental Station, UK.
- Zhao H, Li X, Zhang Z, Zhao Y, Yang J, Zhu Y (2017) Species diversity and drivers of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a semi-arid mountain in China. *PeerJ* 5:e4155.
- Zhao K, Penttinen P, Zhang X, Ao X, Liu M, Yu X & Chen Q (2014) Maize rhizosphere in Sichuan, China, hosts plant growth promoting *Burkholderia cepacia* with phosphate solubilizing and antifungal abilities. *Microbiol. Res.* 169, 76–82.
- Zhao R, Guo W, Bi N, Guo J, Wang L, Zhao J & Zhang J (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress. *Applied Soil Ecology*, 88, 41–49.
- Zhao X, Liu SL, Pu C, Zhang XQ, Xue JF, Ren YX, Zhao XL, Chen F, Lal R & Zhang HL (2017) Crop yields under no-till farming in China: A meta-analysis. *Eur. J. Agron.* 84, 67–75.
- Zheng AZ, Meng X, Han S, Pei DL & Zhu XQ (2020) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of hydroponic tomato. *China Cucurbits and Vegetables*, 33(11):48–51.
- Zheng H, Liu W, Zheng J, Luo Y, Li R, Wang H & Qi H (2018) Effect of long-term tillage on soil aggregates and aggregate-associated carbon in black soil of Northeast China. *PLoS ONE* 13, e0199523.
- Zhi-lin Y, Chuan-Chao D & Lian-Qing C (2007) Regulation and accumulation of secondary metabolites in plant-fungus symbiotic system. *Afr. J. Biotechnol.* 6, 1266–1271.
- Zhou J, Zang H, Loepmann S, Gube M, Kuzyakov Y & Pausch J (2020) Arbuscular mycorrhiza enhances rhizodeposition and reduces the rhizosphere priming effect on the decomposition of soil organic matter. *Soil Biol Biochem* 140:10–25.
- Zhou X, Li J, Tang N, Xie H, Fan X, Chen H, Tang M & Xie X (2021) Genome-wide analysis of nutrient signaling pathways conserved in arbuscular mycorrhizal fungi. *Microorganisms*, 9(8), 1557.
- Zhou X, Zhou J, Xiang X, Cébron A, Béguiristain T & Leyval C (2013) Impact of four plant species and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in spiked soil. *Polish Journal of Environmental Studies*, 22, 1239–1245.
- Zhu C, Song FB & Liu FL (2017) Arbuscular mycorrhizal fungi and tolerance of temperature stress in plants. In: Q.S. Wu (ed.). *Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants*. Springer Nature, Singapore, 163–194.
- Zhu F, Qu L, Hong X & Sun X (2011) Isolation and characterization of a phosphate solubilizing halophilic bacterium *Kushneria* sp. YCWA18 from Daqiao Saltern on the coast of yellow sea of China. *Evid. Based Complement. Alternat. Med.* 2011:615032.
- Zhu H, Yao Q, Sun X & Hu Y (2007) Colonization, ALP activity and plant growth promotion of native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi at low pH. *Soil Biol. Biochem.* 39, 942–950. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.11.006
- Zhu HH & Yao Q (2004) Localized and systemic increase of phenols in tomato roots induced by *Glomus versiforme* inhibits *Ralstonia solanacearum*. *J Phytopathol* 152(10):537–542.
- Zhu X, Song F & Xu H (2010) Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress. *Mycorrhiza*, 20(5), 325–332.
- Zhu X, Song F, Liu S & Liu F (2016) Arbuscular mycorrhiza improve growth, nitrogen uptake, and nitrogen use efficiency in wheat grown under elevated CO₂. *Mycorrhiza*, 26(2): 133–140.
- Zhu X, Song F, Liu S, Liu T & Zhou X (2012) Arbuscular mycorrhizae improve photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant Soil Environ.* 58, 186–191. doi: 10.4161/psb.11498
- Zhu XC, Song FB & Liu SQ (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant Soil* 346, 189–199.
- Zhu XC, Song FB & Xu HW (2010a) Arbuscular mycorrhizae improve low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. *Plant Soil.* 331, 129–137. doi: 10.1007/s11104-009-0239-z
- Zhu XC, Song FB & Xu HW (2010b) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic characteristics of maize under low temperature stress. *Acta Ecol. Sin.* 21, 470–475. doi: 10.1556/AAgr.51.2003.3.13
- Zhu XC, Song FB & Xu HW (2010c) Influence of arbuscular mycorrhizae on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress. *Mycorrhiza* 20, 325–332.
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ & Liu TD (2011) Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress. *Plant and Soil* 346, 189–199. doi: 10.1007/s11104-011-0809-8
- Zhu XC, Song FB, Liu SQ, Liu TD & Zhou X (2012) Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* under drought stress. *Plant, Soil and Environment* 58: 186–191.
- Zhu XR, Li XT, Xing F, Chen C, Huang GH & Gao Y (2020) Interaction between root exudates of the poisonous plant *Stellera chamaejasme* L. and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. *Microorganisms* 8:364.
- Zhu Y (2003) Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil–plant systems. *Trends in Plant Science*, 8(9), 407–409.
- Zhuang X, Chen J, Shim H & Bai Z (2007) New advances in plant growth-promoting rhizobacteria for bioremediation. *Environment International*, 33(3), 406–413. doi: 10.1016/j.envint.2006.12.005
- Ziane H, Meddad-Hamza A, Beddiar A & Gianinazzi S (2017) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and fertilization levels on industrial tomato growth and production. *International Journal of Agriculture & Biology*, 19(2).
- Zitouni-Haouar, F. E.-H., Fortas, Z & Chevalier, G. (2014) Morphological characterization of mycorrhizae formed between three *Terfezia* species (desert truffles) and several Cistaceae and Aleppo pine. *Mycorrhiza*, 24(5), 397–403. doi:10.1007/s00572-013-0550-7
- Zobel JB (1854) In Corda, *Icones Fungorum*, 6:4. Prague.
- Zobiolo LHS, Kremer RJ, Oliveira RS, Constantin J (2011a) Glyphosate affects micro-organisms in rhizospheres of glyphosate-resistant soybeans. *J Appl Microbiol* 110:118–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04864.x>
- Zohary D & Spiegel-Roy P (1975) Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science*, 187: 319–327.

- Zolfaghari M, Nazeri V, Sefidkon F & Rejali F (2013) Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and essential oil content and composition of *Ocimum basilicum* L. *Iran. J. Plant Physiol.* 3, 643–650.
- Zörb C, Senbayram M & Peiter E (2014) Potassium in agriculture-status and perspectives. *J Plant Physiol* 171:656–669.
- Zou YN, Srivastava AK, Ni QD & Wu QS (2015) Disruption of mycorrhizal extraradical mycelium and changes in leaf water status and soil aggregate stability in rootbox-grown trifoliolate orange. *Frontiers in Microbiology*, 6, 203.
- Zsögön AA, Lambais MR, Benedito VA, Figueira AVO & Perez LE (2008) Reduced arbuscular mycorrhizal colonization in tomato ethylene mutants. *Scientia Agricola* 65:259–267
- zu Castell W, Fleischmann F, Heger T & Matyssek R (2016) Shaping theoretic foundations of holobiont-like systems. In: *Progress in Botany 77. Lüttge et al. (eds)*. Springer, Cham, 219-244.
- Zuccarini P & Okurowska P (2008) Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress. *J Plant Nutr* 31:497–51.



TÍTULO DE LA TESIS:

**ESTUDIO DE LA EFICACIA AGRÍCOLA DE UN GEL INOCULANTE
MICORRÍFICO ULTRAPURO DE ÚLTIMA GENERACIÓN**

DOCTORANDO: Maxym REVA

INFORME RAZONADO DE LOS DIRECTOR/ES DE LA TESIS

(se hará mención a la evolución y desarrollo de la tesis, así como a trabajos y publicaciones derivados de la misma).

La tesis realizada por D. Maxym REVA, es una importante contribución al conocimiento de la importancia de las micorrizas en la agricultura. No solo se ha analizado en profundidad las repercusiones de esta asociación simbiótica, sino que se ha participado en la evaluación de una técnica de última generación, aplicable a diferentes condiciones de la agricultura moderna haciéndola más sostenible. El inoculante estudiado, que es de última generación, aplicado a diversos cultivos puede incrementar los beneficios productivos, medioambientales y económicos en el sector agrícola.

La presente tesis, se ha ordenado en primer lugar con una profunda revisión del estado del conocimiento de la simbiosis micorrízica en sistemas agrarias, para posteriormente desarrollar una batería compleja de ensayos en los que se probaron diferentes combinaciones de inóculos micorrízicos en distintas especies de gran valor en cultivos vegetales aptos para la alimentación humana.

Diferentes enfoques se han tenido en consideración y producto de este trabajo ha sido la elaboración de un artículo científico, en el que el responsable de esta tesis es el primer autor del documento "***Arbuscular mycorrhizal inoculation enhances endurance to severe heat stress in three horticultural crops***" publicado en la revista ***HortScience***, en marzo de 2021.

Por todo lo anterior, se autoriza la presentación de la tesis doctoral.

Córdoba, 20 de abril de 2022

Firma de los directores

Firmado por
BAGO PASTOR
ALBERTO -
***9201** el

Fdo.: _____

HERRERA
MACHUCA MIGUEL
ANGEL - 44276323N

Fdo.: _____

Firmado digitalmente por
HERRERA MACHUCA MIGUEL
ANGEL - 44276323N
Fecha: 2022.04.21 18:38:36
+02'00'