



Relación entre los metales pesados y los hongos formadores de micorrizas arbusculares

Association between heavy metals and arbuscular mycorrhizae-forming fungi

Thaylin Riopedre-Galán*, Anicel Delgado-Álvarez,
Juan Adriano Cabrera-Rodríguez, Omar E. Cartaya-Rubio

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700.

RESUMEN: En los últimos años, la contaminación por metales pesados ha sido un tema que ha despertado especial interés a nivel mundial, por la toxicidad que presentan. Los metales pesados pueden llegar a la cadena trófica por diferentes vías, ya que muchos de ellos constituyen nutrientes esenciales y son absorbidos por las plantas. Existen varias tecnologías para remediar suelos contaminados, entre ellas están la fitoestabilización y la fitoextracción, como parte de estrategias de fitorremediación. Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) forman asociaciones simbióticas con las plantas y las ayudan a combatir distintos tipos de estrés, entre ellos el metálico. Los micronutrientes esenciales son absorbidos en mayor cuantía por las plantas micorrizadas; sin embargo, cuando estos elementos se encuentran en grandes concentraciones en el suelo constituyendo contaminantes, los hongos micorrízicos pueden almacenar estos cationes, evitando la toxicidad en las plantas o la hiperacumulación, a este fenómeno se le conoce como Fitoestabilización.

Palabras clave: contaminación, fitorremediación, fitoestabilización.

ABSTRACT: In recent years, heavy metal contamination has been a topic that has aroused special interest worldwide, due to the toxicity of heavy metals. Heavy metals can reach the trophic chain by different routes, since many of them are essential nutrients and they are absorbed by plants. There are several technologies to remediate contaminated soils, including phytostabilization and phytoextraction, as part of phytoremediation strategies. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) form symbiotic associations with plants and help those combat different stress types, including metal stress. Essential micronutrients are absorbed in greater quantities by mycorrhizal plants; however, when these elements are found in high concentrations in the soil as contaminants, mycorrhizal fungi can store these cations, avoiding toxicity in plants or hyperaccumulation, a phenomenon known as phytostabilization.

Key words: pollution, phytoremediation, phytostabilization.

INTRODUCCIÓN

Los metales pesados (MP) constituyen un peligro para la humanidad, pues una vez que el elemento llega al suelo, siguen dos vías que conducen a la cadena trófica: mediante la absorción por las plantas o el lavado hacia las aguas freáticas, pudiendo llegar a los organismos vivos y producir daños agudos, incluso la muerte (1,2).

Las fuentes contaminantes de metales pesados pueden ser varias, desde el uso de un antiguo terreno industrial para la agricultura, hasta el uso indiscriminado de agroquímicos en un ecosistema agrícola (3); sin embargo,

las plantas han desarrollado mecanismos de defensa ante esta situación contaminante, logrando incluso una hiperacumulación de estos metales en algunos casos (4).

En algunas especies de plantas, la tolerancia a metales pesados, a través del uso de micorrizas arbusculares, constituye un ejemplo de bioacumulación y biosorción (5,6) pudiendo ser utilizados en programas de fitorremediación, pues se ha visto como estos hongos son capaces de acumular MP en sus esporas e hifas y disminuir el contenido de estos en plantas acumuladoras (7).

Es por ello que en este trabajo se abordan algunos aspectos sobre la fitoestabilización de los metales pesados por los hongos micorrízicos arbusculares.

*Autor para correspondencia: thaylin@inca.edu.cu

Recibido: 05/09/2019

Aceptado: 27/04/2021



LOS METALES PESADOS EN EL AGROECOSISTEMA

Los metales pesados están presentes naturalmente en los suelos, en algunos mayor y en otros en menor cuantía, según el material que le dio origen, pero se ha presentado una acumulación antropogénica por las actividades industriales, agrícolas y la disposición de residuos de todo tipo (3,6,8).

Se considera metal pesado aquel elemento que tiene una densidad igual o superior a 5 g cm³ cuando está en forma elemental o cuyo número atómico es superior a 20 g cm³, excluyendo los metales alcalinos y alcalino-térreos (9). Debido a las pequeñas cantidades que comúnmente se manejan, estos se denominan “elementos traza” o “metales traza” y se incluye el aluminio que no se puede calificar como “metal pesado” por las características anteriormente mencionadas, pero sí por su toxicidad (6,10), aunque en esta definición, encajan también elementos esenciales para las plantas como Hierro (Fe), Cobre (Cu), Manganeseo (Mn), Zinc (Zn) y Níquel (Ni) u otros esenciales para los animales como Cobalto (Co) y Cromo (Cr) (11).

Los micronutrientes esenciales, se requieren en solo unos miligramos o microgramos por día y cuando pasan cierto umbral de concentración se vuelven tóxicos, tal es el caso del Selenio y el Zinc, que tienen límites muy próximos entre la dosis requerida y la tóxica (4). Los metales pesados no esenciales o sin función biológica conocida, cuya presencia en determinadas cantidades en los seres vivos lleva aparejada disfunciones en los organismos, son: antimonio (Sb), arsénico (As), berilio (Be), cadmio (Cd), estroncio (Sr), mercurio (Hg), plomo (Pb) y titanio (Ti) (8). Las fuentes fundamentales de contaminación del suelo con metales pesados son el riego con agua de cauces y aguas residuales contaminadas por la industria, la aplicación de residuos sólidos contaminados y el uso de antiguos terrenos industriales contaminados por los vertidos de aceite y desechos industriales, así como malas prácticas de riego y drenaje y el uso intensivo de fertilizantes y plaguicidas (9).

En el suelo, la movilidad de los metales pesados en sus formas catiónicas, disminuye a medida que se incrementa el pH, debido a que se precipitan formando hidróxidos, carbonatos o por formar complejos orgánicos no asimilados por los organismos (10). Las cantidades de Ni en los suelos dependen de las características físico-químicas del suelo. Este elemento es de alta movilidad y considerado esencial para el metabolismo de las plantas requiriendo cantidades mínimas (0,001 mg kg⁻¹) (12,13). Se deposita en hojas y semillas, siendo común la clorosis como sintomatología asociada a altos niveles (13).

Las sustancias potencialmente tóxicas también pueden entrar a la planta por vía foliar, dependiendo de la morfología y la tasa de respiración de la planta que permite su ingreso, a partir de la acumulación y variación en los gradientes de concentración. Los metales provenientes de fuentes aéreas de contaminación, como el Pb, llegan a la planta producto de la deriva ocasionada por el viento. Igualmente, aplicaciones de fertilizantes de tipo foliar, generan reacciones que facilitan la translocación de metales al interior del tejido (14,15). El Pb

puede causar daños a la germinación de las plantas, reducir su actividad enzimática, asimilación de carbono, fotosíntesis, entre otros (16).

En el caso del cadmio, dada su alta solubilidad en el suelo, se transloca a partir de las raíces a las partes aéreas de la planta, aumentando el riesgo de que sea incorporado a la cadena alimenticia, debido a su similitud con el calcio (Ca²⁺) (17). Se ha reportado que este elemento puede causar enrollamiento y clorosis de las hojas, alterar la síntesis de RNA, reducir la actividad fotosintética, inhibir la apertura estomática y disminuir la actividad enzimática en las plantas (18).

En un estudio realizado en suelos cubanos de baja o nula actividad antrópica se encontraron altos contenidos naturales de MP en mg kg⁻¹: Cu (163-138), Ni (68-676), Cr (78-1259), Zn (83-462), Pb (36-67) y Cd (2-10.9) que, al compararlos con las normas internacionales se encuentran muy por encima (19).

El suelo, es una de las matrices más estrechamente ligadas a la retención de la contaminación y su magnificación en la cadena trófica. La introducción de agentes contaminantes en el mismo puede tener como consecuencias daños en la estructura, pérdida de funciones ecológicas vitales para la homeostasis del ecosistema y por consiguiente de su valor agrícola y medioambiental (19,20). Especial atención requieren los suelos agrícolas, ya que al servir de fuente nutricional a plantas destinadas al consumo humano y animal, deben garantizar la inocuidad de los alimentos generados en ellos (21). Si algunos elementos tóxicos como el Cd y el Pb llegan a los cultivos pueden ser un problema para toda la cadena trófica (22). En tal sentido, un estudio realizado en China determinó que existe un alto riesgo para las personas consumidoras de arroz cultivado en zonas aledañas al río Yangtze, pues se encontraron altos niveles de metales pesados en suelo, tallos y granos. Según los cocientes de riesgo, las personas estuvieron expuestas a riesgo de contraer cáncer debido, fundamentalmente, a las concentraciones Cd, Pb y As (23).

El propio proceso tecnológico que se aplica a los cultivos puede ser fuente de contaminación por metales pesados en los suelos. Esta carga contaminante generada por la tecnología puede trasladarse a los cultivos que se desarrollan en estos suelos, debido a las características adaptativas e intrínsecas de cada uno de ellos (24). Existen especies de plantas que tienen la capacidad de remover y almacenar estos elementos del suelo en grandes concentraciones, estas plantas se clasifican en acumuladoras e hiperacumuladoras de metales pesados (20).

Entre las plantas acumuladoras de metales, se han encontrado especies que poseen la capacidad de almacenar cantidades extraordinarias, como por ejemplo, la papa (*Solanum tuberosum* L.), el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), el arroz (*Oryza sativa* L.), entre otras; estas concentraciones se elevan notablemente sobre los índices considerados como tóxicos para el reino vegetal, las cuales son llamadas plantas hiperacumuladoras.

El efecto de los metales pesados en las plantas trae como resultado un cambio en la actividad bioquímica, así como en su funcionamiento (25). La capacidad de acumular metales no es característica común en la mayoría de las plantas, por el contrario, es fruto de una respuesta evolutiva, ya que la ocurrencia en forma natural de niveles altos de metales en la biosfera es esporádica (26).

LA SIMBIOSIS MICORRÍZICA ARBUSCULAR

La simbiosis micorrízica en los ecosistemas, es un mecanismo de adaptación de las plantas a diferentes condiciones estresantes, ya que facilita incrementos en la absorción de nutrientes y agua, mejora los agregados del suelo, causa efecto de bioprotección frente a algunos patógenos, entre otros beneficios (27,28).

Esta unión se define como una asociación simbiótica, pues ambos organismos establecen sucesivos intercambios de sustancias nutritivas, metabolitos esenciales y sustancias hormonales, así como también conducen a la creación de nuevas estructuras, representando un beneficio mutuo para ambos simbios (29).

El papel de las micorrizas en la absorción de nutrientes es muy complejo, pudiendo ser resultado de varios posibles mecanismos (30) como son:

Aumento en la superficie de absorción radical y exploración del suelo (efecto físico). Aumento de la capacidad absorbente de la raíz (efecto fisiológico).

Modificaciones morfológicas y fisiológicas en las raíces micorrizadas, en relación con las no micorrizadas.

Absorción de nutrientes disponibles no accesibles a raíces no micorrizadas directamente a través de hifas o indirectamente a partir del favorecimiento del desarrollo de las raíces. Utilización de formas no disponibles para las raíces no micorrizadas a través de la solubilización y mineralización en el caso de las ectomicorrizas y de modificaciones en la dinámica del equilibrio de nutrientes entre la fase sólida y líquida del suelo, en el caso de los HMA.

Almacenamiento temporal de nutrientes en la biomasa fúngica o en las raíces evitando su inmovilización química y biológica o su lixiviación.

Establecimiento de microorganismos mineralizadores, solubilizadores de nutrientes y diazotróficos en la micorrizosfera.

Amortización o amenización de los efectos adversos de metales pesados, salinidad, estrés hídrico y ataque de patógenos radicales, sobre la absorción de nutrientes.

En los últimos años se han obtenido en Cuba, un amplio grupo de resultados positivos sobre el manejo de la simbiosis micorrízica arbuscular en los agroecosistemas, a partir de la existencia de inoculantes que se aplican en bajas cantidades y del conocimiento de las bases para un manejo efectivo de estos e integrados no solo con los fertilizantes minerales, sino con los abonos verdes y orgánicos (31-34).

EFFECTO DE LOS HMA FRENTE A LOS METALES PESADOS

Las plantas y los hongos, han desarrollado estrategias para la obtención de nutrientes de los suelos de variada composición, usando diferentes mecanismos en la asimilación de metales, a la vez que previenen la toxicidad, coordinan transporte, quelación y secuestro de elementos metálicos a nivel celular, para mantener el equilibrio iónico (35).

Altas cantidades de metales pueden ser acumuladas en variedad de procesos fisiológicos, independientemente de la ruta metabólica asociada, usando biomasa (viva-muerta), así como productos celulares (polisacáridos), en la remoción de metales pesados (36). Por esta razón, el genoma de eucariontes codifica varias familias de transportadores metálicos, que dirigen el proceso de translocación al interior de plantas y hongos, diferenciándose en ubicación a nivel celular, sustrato específico sobre el que actúan patrones de expresión (35).

Diferentes microorganismos son capaces de concentrar metales de manera activa y pasiva, en niveles que son substancialmente mayores a los del entorno que los rodea, razón por la cual, desde hace varias décadas existe un creciente interés por la interacción microorganismos-metales y sus posibles aplicaciones comerciales. La inmovilización de los MP mediante procesos activos (dependientes de energía) y pasivos (independientes de energía) se conocen con el nombre de bioacumulación y biosorción, respectivamente e incluyen mecanismos como quelación, intercambio iónico y encapsulamiento (4).

Las plantas han desarrollado mecanismos que modifican su entorno mediante la excreción de compuestos orgánicos por la raíz, como sustrato rico para la comunidad microbiana que las rodea (37,38), involucrando aspectos básicos como la quelación y acidificación de la rizosfera, entre otros, lo que disminuyen la movilidad de metales pesados (39). Las estructuras más importantes de los hongos micorrízicos arbusculares, involucradas en la simbiosis y tolerancia a metales pesados, son los arbusculos, las vesículas y las hifas (40).

En diversas investigaciones se ha puesto de manifiesto la capacidad estabilizadora de estos hongos sobre la absorción de metales por la planta. Este efecto amortiguador se traduce en un aumento en el suministro de micronutrientes a la planta cuando esta crece en suelos deficientes en esos micronutrientes, mientras que, reducen la incorporación de metales a los tejidos vegetales cuando las plantas crecen en suelos con niveles elevados de los mismos (40).

Otros autores demostraron que los hongos micorrízicos eran capaces de aumentar la concentración de Zn por la planta en condiciones de deficiencia de este elemento en el suelo, mientras que, cuando los niveles del metal en el suelo superaron cierto umbral, la concentración de Zn disminuyó considerablemente (41,42).

El efecto fitoestabilizador de las micorrizas sobre la parte aérea de la planta ha sido observado en múltiples ocasiones, habiéndose descrito protección frente al Al, U, Cs, Sr, Cd, Mn, Zn y Cu (40). Este efecto protector es debido, fundamentalmente, a la inmovilización del metal en el micelio del hongo, especialmente en las paredes celulares (42), aunque también en estructuras del micelio interno como son las vesículas o, a un nivel intracelular, los gránulos de polifosfato (40). La acumulación del metal en el micelio interno del hongo, es lo que explicaría su acumulación en las raíces de las plantas micorrizadas consideradas en su conjunto (raíz+hongo) (41). De hecho los tejidos de la biomasa aérea de plantas micorrizadas tienen menores niveles de metales pesados que los de la raíz no micorrizadas cuando la planta crece en suelos con niveles elevados de metales (43). Cuando se compara el efecto de hongos aislados de suelos contaminados en relación a hongos aislados de suelos no contaminados se observa que los primeros son más efectivos, aunque su cultivo sucesivo en suelos no contaminados puede reducir esa capacidad (44). El hecho de que no todos los hongos micorrízicos presenten la misma tolerancia a metales pesados, podría facilitar el uso de los aislados más sensibles como biomarcadores de contaminación (45).

Otros investigadores obtuvieron como resultado que la inoculación con HMA y ácido salicílico aumentó la tolerancia de las plantas de pimiento (*Capsicum annum* L.) a altas concentraciones de Cu en el suelo, induciendo mecanismos de tolerancia al estrés provocado por metales pesados (46).

En México se ha evaluado la capacidad del género *Amaranthus* para acumular Pb y Cd al ser inoculado con hongos micorrízicos del género *Glomus* mostrando un mayor porcentaje de colonización del hongo y mayor extracción del cultivo al aumentar las concentraciones de estos metales aun cuando ninguno de estos son nutrientes esenciales para las plantas (47).

Los sideróforos aparte de su capacidad de unirse al Fe, también pueden formar complejos con otros metales como Al, Cd, Cu, Pb y Zn, lo que ocasiona un incremento en la solubilidad de estos metales en el suelo (48).

La glomalina, glicoproteína producida por las hifas de las micorrizas, ha mostrado su potencial al momento de establecer enlaces con moléculas de alta toxicidad como en el caso de los metales pesados, lo que constituye una barrera eficaz que los acumula en la masa micelial sin permitir que ingresen a las células vegetales (49).

Los metales pesados pueden ser inmovilizados mediante la secreción de glicoproteínas o ser adsorbidos en las paredes celulares fúngicas, reduciendo así su efecto tóxico para las plantas (50). Tanto la capacidad de incrementar la adquisición de micronutrientes minerales por las plantas que crecen en suelos con deficiencia, como la de disminuirla en las que se desarrollan en suelos contaminados con metales pesados, dependen de la acción de un conjunto de procesos para mantener la homeostasis en hongos formadores de micorrizas arbusculares (40).

En Brasil se realizó un estudio sobre los cambios bioquímicos y nutricionales inducidos por el Pb en plantas

de girasol (*Helianthus annuus* L.). La toxicidad por Pb genera cambios en el balance nutricional del Ca y Mg, pudiendo ser utilizado como marcador nutricional de toxicidad por Pb en girasol. También en este cultivo se puede utilizar como marcador bioquímico las concentraciones de prolina, las cuales son proporcionales al aumento de las concentraciones de Pb en la planta. Este aminoácido reduce el efecto tóxico de los metales y puede contribuir como una fuente disponible de carbono y nitrógeno (51).

Diversos estudios han demostrado que la fitoestabilización de metales pesados, que generan los hongos micorrízicos arbusculares en la planta puede ser una buena solución de manejo al problema de contaminación (52); sin embargo, se caracteriza por su gran distanciamiento en términos prácticos. Para la aplicación de esta técnica, cada caso debe ser considerado como único e irrepetible, pues las características ambientales propias de cada cultivo expuesto a estas condiciones, así como los elementos involucrados (metal pesado, planta, ambiente, micorrizas) le infieren rasgos particulares y en constante dinámica, lo que influye directamente en el éxito de esta técnica (4). Por lo que la fitoestabilización de metales pesados mediante HMA puede constituir una estrategia de fitorremediación de suelos contaminados.

CONCLUSIONES

- Los metales pesados en el agroecosistema constituyen un riesgo para la cadena trófica ya que algunos de ellos, a pesar de ser micronutrientes necesarios para las plantas y animales, grandes concentraciones de estos pueden provocar toxicidad u otros daños.
- Los hongos micorrízicos arbusculares constituyen una alternativa para contrarrestar el efecto tóxico causado por los metales pesados para las plantas, fitoestabilizando las concentraciones de estos elementos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Achiba WB, Gabteni N, Lakhdar A, Du Laing G, Verloo M, Jedidi N, et al. Effects of 5-year application of municipal solid waste compost on the distribution and mobility of heavy metals in a Tunisian calcareous soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2009;130(3):156-163.
2. Barrueta-Gálvez A, Echemendía-Pérez M. Evaluación del uso de plaguicidas en la campaña de producción de semillas de papa (*Solanum tuberosum* L.) y el nivel de Pb y Cd en semilla y suelo. *Revista de Protección Vegetal*. 2015;30:148-148.
3. Bainard LD, Klironomos JN, Gordon AM. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments. *Mycorrhiza*. 2011;21(2):91-96.
4. Aguirre W, Fischer G, Miranda D. Tolerancia a metales pesados a través del uso de micorrizas arbusculares en plantas cultivadas. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. 2011;5(1):141-154.
5. Giuffrè L, Ratto S, Marbán L, Schonwald J, Romaniuk R. Riesgo por metales pesados en horticultura urbana. *Ciencia del suelo*. 2005;23(1):101-106.

6. García I, Dorronsoro C. Tema 15. Contaminación por metales. Introducción. [Internet]. [cited 20/07/2021]. Available from: <http://edafolegia.ugr.es/conta/tema15/introd.htm>
7. Kozłowski M, Naumnik W, Nikliński J, Milewski R, Łapuć G, Ludański J. Lymphatic vessel invasion detected by the endothelial lymphatic marker D2-40 (podoplanin) is predictive of regional lymph node status and an independent prognostic factor in patients with resected esophageal cancer. *Folia Histochemica et Cytobiologica*. 2011;49(1):90-97.
8. Huancaré Pusari RK. Identificación histopatológica de lesiones inducidas por bioacumulación de metales pesados en branquias, hígado y músculo de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) de cultivo en etapa comercial de la laguna de Mamacocha, área de influencia minera, Cajamarca-Perú. [Tesis de grado]. [Lima-Perú]: Universidad Nacional Mayor de San Marcos; 2014. 127 p.
9. Nanos N, Martín JAR. Multiscale analysis of heavy metal contents in soils: spatial variability in the Duero river basin (Spain). *Geoderma*. 2012;189:554-562.
10. Miranda Lasprilla D, Carranza C, Fischer G. Calidad del agua de riego en la sabana de Bogotá. 1ra ed. Bogotá, Colombia: Gente Nueva; 2008. 234 p.
11. Peris Mendoza M. Estudio de metales pesados en suelos bajo cultivos hortícolas de la provincia de Castellón. [Doctorado]. [España]: Universitat de València; 2005. 327 p.
12. Ker K, Charest C. Nickel remediation by AM-colonized sunflower. *Mycorrhiza*. 2010;20(6):399-406.
13. Acevedo E, Carrasco A, León O, Martínez E, Silva P, Castillo G. Criterios de calidad de suelos y aguas de riego [Internet]. 2005. [cited 20/07/2021]. Available from: http://biblioteca-digital.sag.gob.cl/documentos/medio_ambiente/criterios_calidad_suelos_aguas_agricolas/inicio.htm
14. Janoušková M, Pavlíková D, Vosátka M. Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilisation in soil. *Chemosphere*. 2006;65(11):1959-1965.
15. Entry JA, Rygielwicz PT, Watrud LS, Donnelly PK. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*. 2002;7(1):123-138.
16. Zulfiqar U, Farooq M, Hussain S, Maqsood M, Hussain M, Ishfaq M, et al. Lead toxicity in plants: Impacts and remediation. *Journal of environmental management*. 2019;250:109557.
17. Albert LA. Introducción a la toxicología ambiental. Metepec, México: ECO; 1997. 417 p.
18. Huang D, Gong X, Liu Y, Zeng G, Lai C, Bashir H, et al. Effects of calcium at toxic concentrations of cadmium in plants. *Planta*. 2017;245(5):863-873.
19. Amaral Sobrinho N, Febles González JM, López Y., Guedes J., L. Magalhães M., Zoffoli HJ. Natural content of heavy metals on cattle regions soils of Mayabeque and Artemisa province in Cuba. *Cuban Journal of Agricultural Science*. 2013;47(2):8.
20. Hu Z, Wang C, Li K, Zhu X. Distribution characteristics and pollution assessment of soil heavy metals over a typical nonferrous metal mine area in Chifeng, Inner Mongolia, China. *Environmental earth sciences*. 2018;77(18):1-10.
21. Yongming H, Peixuan D, Junji C, Posmentier ES. Multivariate analysis of heavy metal contamination in urban dusts of Xi'an, Central China. *Science of the total environment*. 2006;355(1):176-186.
22. Musilova J, Arvay J, Vollmannova A, Toth T, Tomas J. Environmental contamination by heavy metals in region with previous mining activity. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*. 2016;97(4):569-575.
23. Mao C, Song Y, Chen L, Ji J, Li J, Yuan X, et al. Human health risks of heavy metals in paddy rice based on transfer characteristics of heavy metals from soil to rice. *Catena*. 2019;175:339-348.
24. Delince W, Valdés Carmenate R, López Morgado O, Guridi Izquierdo F, Balbín Arias MI. Riesgo agroambiental por metales pesados en suelos con Cultivares de *Oryza sativa* L y *Solanum tuberosum* L. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*. 2015;24(1):44-50.
25. Ramos-Garza J, Bustamante-Brito R, Ángeles de Paz G, Medina-Canales MG, Vásquez-Murrieta MS, Wang ET, et al. Isolation and characterization of yeasts associated with plants growing in heavy-metal- and arsenic-contaminated soils. *Canadian journal of microbiology*. 2016;62(4):307-319.
26. Prieto Méndez J, González Ramírez CA, Román Gutiérrez AD, Prieto García F. Contaminación y fitotoxicidad en plantas por metales pesados provenientes de suelos y agua. *Tropical and subtropical Agroecosystems*. 2009;10(1):29-44.
27. Willis A, Rodrigues BF, C Harris PJ. The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2013;32(1):1-20.
28. Lanfranco L, Bonfante P, Genre A. The mutualistic interaction between plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Microbiology Spectrum*. 2016;4(6):727-747.
29. Rivera R, Fernández F, Hernández A, Triana J, Fernández K. El manejo efectivo de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso El Caribe. La Habana, Cuba: Ediciones INCA; 2003.
30. Siqueira JO, Franco AA. Biotecnología do solo: fundamentos e perspectivas. Brasília, Brasil: Ministerio da Educacao e Cultura, ABEAS/ESAL/FAEPE; 1988. 235 p.
31. Rivera R, Fernández F, Fernández K, Ruiz L, Sánchez C, Riera M. Advances in the management of effective arbuscular mycorrhizal symbiosis in tropical ecosystems. *Mycorrhizae in crop production*. 2007;151-196.
32. González PJ, Ramírez JF, Rivera R, Hernández A, Plana R, Crespo G, et al. Management of arbuscular mycorrhizal inoculation for the establishment, maintenance and recovery of grasslands. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*. 2015;49(4):535-540.
33. Simó González JE, Ruiz Martínez LA, Rivera Espinosa R. Manejo de la simbiosis micorrízica arbuscular y el suministro de nutrientes en plantaciones de banano cv.

- FHIA-18 (*Musa AAAB*) en suelo Pardo mullido carbonatado. Cultivos Tropicales. 2015;36(4):43-54.
34. João JP, Rivera-Espinosa R, Martín-Alonso G, Riera-Nelson M, Simó-González J. Sistema integral de nutrición con HMA, abonos verdes y fertilizantes minerales en *Manihot esculenta* Crantz. Cultivos Tropicales. 2017;38(3):117-128.
35. Colangelo EP, Gueriot ML. Put the metal to the petal: metal uptake and transport throughout plants. Current opinion in plant biology. 2006;9(3):322-330.
36. Andrade SAL, Silveira APD, Mazzafera P. Arbuscular mycorrhiza alters metal uptake and the physiological response of *Coffea arabica* seedlings to increasing Zn and Cu concentrations in soil. Science of the Total Environment. 2010;408(22):5381-5391.
37. Sharma P, Dubey RS. Lead toxicity in plants. Brazilian journal of plant physiology. 2005;17:35-52.
38. Küpper H. Lead toxicity in plants met ions. Life Sci. 2017;491-500.
39. Cabral L, Soares CRFS, Giachini AJ, Siqueira JO. Arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of contaminated areas by trace elements: mechanisms and major benefits of their applications. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2015;31(11):1655-1664.
40. Guerrero MG. Estudio de los mecanismos implicados en la homeostasis de metales pesados en el hongo formador de micorrizas arbusculares *Glomus intraradices*: tesis doctoral. Editorial Universidad de Granada; 2005.
41. Chen BD, Li XL, Tao HQ, Christie P, Wong MH. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. Chemosphere. 2003;50(6):839-846.
42. Konieczny A, Kowalska I. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by lettuce grown at two phosphorus levels in the substrate. Agricultural and Food Science. 2016;25(2):124-137-124-137.
43. Rivera-Becerril F, Calantzis C, Turnau K, Caussanel J-P, Belimov AA, Gianinazzi S, et al. Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. Journal of experimental botany. 2002;53(371):1177-1185.
44. Malcová R, Rydlová J, Vosátka M. Metal-free cultivation of *Glomus* sp. BEG 140 isolated from Mn-contaminated soil reduces tolerance to Mn. Mycorrhiza. 2003;13(3):151-7.
45. Jacquot E, van Tuinen D, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V. Monitoring species of arbuscular mycorrhizal fungi in planta and in soil by nested PCR: application to the study of the impact of sewage sludge. Plant and Soil. 2000;226(2):179-188.
46. Bernardo V, Collado F. Efecto del ácido salicílico sobre plantas de pimiento (*Capsicum annuum*) micorrizadas, en presencia de metales pesados en el suelo [phdthesis]. Universidad Nacional de La Plata; 2016.
47. Ortiz-Cano HG, Trejo-Calzada R, Valdez-Cepeda RD, Arreola-Ávila JG, Flores- Hernández A, López-Ariza B. Fitoextracción de plomo y cadmio en suelos contaminados usando quelite (*Amaranthus hybridus* L.) y micorrizas. Revista Chapingo. Serie Horticultura. 2009;15(2):161-168.
48. Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, Freitas H. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. Biotechnology advances. 2012;30(6):1562- 1574.
49. Hildebrandt B, Wust P, Ahlers O, Dieing A, Sreenivasa G, Kerner T, et al. The cellular and molecular basis of hyperthermia. Critical reviews in oncology/ hematology. 2002;43(1):33-56.
50. Kirchman DL, Hanson TE. Bioenergetics of photoheterotrophic bacteria in the oceans. Environmental microbiology reports. 2013;5(2):188-199.
51. de Abreu CB, do Sacramento BL, Alves AT, Moura SC, Pinelli MS, de Azevedo Neto AD. Nutritional and biochemical changes induced by lead in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Semina: Ciências Agrárias. 2016;37(3):1229-1242.
52. Zhan F, Li B, Jiang M, Yue X, He Y, Xia Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance antioxidant defense in the leaves and the retention of heavy metals in the roots of maize. Environmental Science and Pollution Research. 2018;25(24):24338-24347.