



Los hongos micorrízicos arbusculares y su rol en los agroecosistemas

Arbuscular mycorrhizal fungi and their role in agroecosystems

 Laura R. Medina-García*

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: Los agroecosistemas son ecosistemas sometidos por el hombre a continuas modificaciones de sus componentes. La relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de estos es muy compleja y los efectos positivos dependen, principalmente, de las interacciones entre los componentes bióticos o entre bióticos y abióticos. Los microorganismos del suelo son esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, la relevancia de la diversidad microbiana de los suelos para el funcionamiento de la agricultura y de los ecosistemas naturales, ha sido identificado como una de las mayores áreas de investigación en la ciencia actual. Dentro de este grupo de microorganismos los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) representan una de las más antiguas y extendidas formas de simbiosis. Las investigaciones más recientes acerca de los HMA, han ampliado el contexto en el cual es vista la simbiosis micorrízica, poniendo gran énfasis en los efectos de esta sobre las comunidades vegetales y el ecosistema en general y, a consecuencia de las múltiples funciones que cumplen los HMA en el ecosistema, el número de estudios ecológicos relacionados con ellos ha aumentado considerablemente en los últimos años. El objetivo de este trabajo consistió en repasar la función de las relaciones micorrízicas en su hábitat.

Palabras clave: ecosistemas, simbiosis, diversidad biológica.

ABSTRACT: Agroecosystems are ecosystems subjected by humans to continuous modifications of their components. The relationship between biodiversity and the functioning of these ecosystems is very complex and the positive effects depend mainly on the interactions between biotic components or between biotic and abiotic components. Soil microorganisms are essential for the functioning of terrestrial ecosystems, and the relevance of soil microbial diversity for the functioning of agriculture and natural ecosystems has been identified as one of the major areas of research in current science. Within this group of microorganisms, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) represent one of the oldest and most widespread forms of symbiosis. The most recent research on AMF has broadened the context in which mycorrhizal symbiosis is viewed, placing great emphasis on its effects on plant communities and the ecosystem in general and, as a consequence of the multiple functions that AMF fulfill in the ecosystem, the number of ecological studies related to them has increased considerably in recent years. The aim of this work was to review the role of mycorrhizal relationships in their habitat.

Key words: ecosystems, symbiosis, biological diversity.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas agrícolas son ecosistemas dinámicos comúnmente manejados para conseguir altas producciones y el mayor rendimiento posible de los cultivos. Estos son

influenciados por factores antropogénicos, como la aplicación de fertilizantes y pesticidas, las labores intensivas de cultivo y el monocultivo. Estas actividades tienen un impacto sobre los microorganismos del suelo, los cuales representan un componente esencial del funcionamiento y sostenibilidad de los agroecosistemas (1).

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

Recibido: 30/11/2020

Aceptado: 25/06/2021

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Los microorganismos constituyen la mayoría invisible de la vida en los suelos, pero a pesar de su abundancia, su impacto en el funcionamiento de los agroecosistemas continúa siendo pobremente entendido. Ellos juegan un papel fundamental en los ecosistemas e influyen un importante número de procesos, entre los que incluyen los ciclos de los elementos como el carbono, el fósforo y el nitrógeno, el incremento de la productividad de los cultivos y la mejora de las propiedades físicas de los suelos (1,2). Un importante grupo de microorganismos del suelo lo constituyen los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Los HMA son frecuentemente descritos como una extensión de las raíces de las plantas que crece fuera de estas hacia el suelo, entregando nutrientes a su huésped a cambio de carbono. Este enfoque, basado en la economía del carbono, es frecuentemente el paradigma dominante que define la asociación entre las plantas y los HMA. Sin embargo, los HMA pueden tener también efectos no relacionados directamente con la nutrición, algunos de estos pueden ser, incluso, tan importantes como la nutrición misma, contribuyendo al incremento de la productividad vegetal e influyendo en la dinámica de las comunidades y ecosistemas.

Incorporar estos efectos no nutricionales en el entendimiento de los HMA, permite una determinación más precisa de las condiciones, bajo las cuales estos pueden favorecer de manera más eficiente a las plantas y, por ende, a la agricultura (3).

LOS AGROECOSISTEMAS

Los agroecosistemas son ecosistemas sometidos por el hombre a continuas modificaciones de sus componentes bióticos y abióticos, con el objetivo de producir alimentos y fibras. Estos se diferencian de los ecosistemas naturales por cuatro características fundamentales (4):

- La simplificación, los agricultores prefieren algunas especies vegetales eliminando a otras plantas y animales.
- El consumo de energía empleado por el hombre en forma de maquinarias, fertilizantes, pesticidas, selección de semillas y otros procesos.
- La biomasa que es removida durante la cosecha, convierte al ecosistema en un sistema abierto que depende de procesos externos, para reintroducir sustancias fertilizantes apropiadas, para sustentar el crecimiento y el desarrollo de nueva biomasa. Los ecosistemas naturales se autofertilizan con los restos de organismos locales.
- La introducción de sustancias que, en dependencia de su dosis o manejo, pueden llegar a ser contaminantes, las cuales, en el caso de la agricultura intensiva, son fertilizantes, pesticidas y otros químicos no biodegradables que se acumulan en el ecosistema con el consiguiente daño.

Los sistemas de cultivo se encuentran en continua adaptación para satisfacer las necesidades de los agricultores en un contexto socioeconómico cambiante

(5). Una parte de la agricultura está desarrollada para incrementar la productividad y satisfacer así la demanda cada vez más creciente de alimentos y fibras, lo que ha conducido a una simplificación excesiva de la diversidad de cultivos, una dependencia creciente del uso de químicos y la disminución del uso de interacciones bióticas beneficiosas (6,7).

Existe una creciente evidencia que sugiere que la fragmentación de los hábitats naturales, unido a los cambios en el uso de la tierra y los altos niveles de agroquímicos, son las mayores causas de la rápida disminución de la biodiversidad en muchos escenarios agrícolas (8-11), con la amenaza potencial de afectar muchos servicios ecológicos como la polinización y el control de plagas.

La relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los agroecosistemas es muy compleja. Los efectos positivos dependen principalmente de las interacciones entre los componentes bióticos o entre bióticos y abióticos. Todas estas interacciones son de gran interés para la agricultura por los servicios que proveen a los agroecosistemas. Estos van desde el control no químico de plagas y enfermedades, hasta la mejora de las condiciones para el desarrollo de los cultivos, resultantes de los cambios en la disponibilidad de los nutrientes y la estructura del suelo. Un componente biótico que juega un papel preponderante en estos beneficios lo constituyen los microorganismos.

LOS MICROORGANISMOS EN LOS AGROECOSISTEMAS

Los microorganismos del suelo son esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres y catalizan transformaciones únicas e indispensables en los ciclos biogeoquímicos del planeta (12,13). La relevancia de la diversidad microbiana de los suelos para el funcionamiento de la agricultura y de los ecosistemas naturales continúa siendo pobremente comprendida (14,15). Desentrañar qué hacen los microorganismos del suelo, ha sido identificado como un área importante de investigación en la ciencias biológicas y agrícolas actuales.

Los microorganismos del suelo tienen un gran impacto sobre la productividad de las plantas. Dentro de esto se pueden distinguir dos mecanismos fundamentales: un efecto directo sobre las plantas, por la vía de los microorganismos asociados a la raíz, ya sean estas asociaciones patogénicas o mutualistas y un efecto indirecto mediante la acción de los microorganismos de vida libre que afectan las tasas de suministro de nutrientes y la repartición de esos recursos (10,14).

La meta principal en los estudios ecológicos de los agroecosistemas es entender los factores que determinan la composición y diversidad de las comunidades vegetales. Factores como la fertilidad del suelo, la posición geográfica y el clima, son conocidos por su influencia sobre la riqueza de las especies de plantas. Existen actualmente crecientes evidencias de que los microorganismos del suelo, en especial aquellos que viven en simbiosis con las plantas también contribuyen a la diversidad vegetal.

La propiedad biológica del suelo que recibe la mayor atención está relacionada con la abundancia relativa de bacterias y hongos en el ecosistema. Las bacterias y los hongos tienen, por lo general, funciones muy distintas y los ecosistemas se hayan con frecuencia caracterizados por tener dominancia fúngica o bacteriana en la comunidad microbiana o una combinación de ambos (16).

No se conoce mucho acerca de la importancia funcional que tiene para la dinámica de la comunidad vegetal esta dominancia bacteriana o fúngica; la idea más extendida es que en ecosistemas donde la cadena de nutrientes tiene una dominancia bacteriana, se realizan las tasas de mineralización de nutrientes y la disponibilidad de estos para las plantas, mientras que en áreas con dominancia fúngica los ciclos de los nutrientes son más lentos y altamente conservadores (16).

Los microorganismos del suelo también regulan la productividad de las plantas mediante variados mecanismos. Los efectos positivos son más comunes en ecosistemas pobres en nutrientes, donde incrementan el suministro de nutrientes limitantes como el N y el P. En estos casos hasta el 90 % del P y el N es proporcionado por los HMA y las bacterias fijadoras de nitrógeno, lo que resalta la importancia de estos en la regulación de la productividad de las plantas. También podemos encontrar efectos negativos de los microorganismos sobre la productividad de las plantas cuando estos actúan como patógenos, compiten con las plantas por los nutrientes o transforman estos en formas inaccesibles para ellas (17).

Varios grupos de microorganismos del suelo también regulan la diversidad de las plantas cambiando las interacciones competitivas o promoviendo el desarrollo de grupos funcionales específicos de plantas. De particular importancia son los microorganismos simbioses los que se asocian con más de 200 000 especies de plantas, que dependen completamente de ellos para su desarrollo y sobrevivencia (2,3).

Para un mejor entendimiento de como la microbiota influencia la diversidad vegetal y su productividad, varios puntos cruciales deben ser dilucidados, principalmente entender como los cambios en la diversidad y composición microbiana influyen la productividad de las plantas y la dinámica de la comunidad vegetal es el mayor reto presente y futuro.

LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

Está ampliamente aceptado que el establecimiento de la vida vegetal en la tierra coincidió con el establecimiento y la profunda influencia de la evolución de una simbiosis mutuamente benéfica entre las primeras plantas terrestres y cierta clase de hongos (18-23).

La mayoría de las plantas terrestres actuales viven en simbiosis con hongos que ocupan sus raíces. Esta simbiosis es conocida como micorriza que proviene de griego mico=hongo y rhiza=raíz. Existen cuatro tipos principales de micorrizas (20), pero el tipo predominante son las micorrizas arbusculares que se encuentran asociada con al menos en 72 % de las angiospermas, algunas briofitas, la mayoría de

los helechos, así como las gimnospermas a excepción de las pináceas (24,25).

EVOLUCIÓN DE LOS HMA

Las micorrizas arbusculares son una de las más antiguas y extendidas formas de simbiosis. Datos paleobotánicos y moleculares sugieren que las primeras asociaciones entre plantas terrestres y un hongo de tipo glomoide, ocurrieron hace más de 460 millones de años (26) de 300 a 400 millones de años antes de la aparición de nódulos en las raíces, producto de la simbiosis con las bacterias fijadoras de nitrógeno. Las investigaciones actuales sobre la historia evolutiva de los HMA y de la simbiosis micorrízica con las plantas se encuentran enfocadas en gran parte en datos genéticos y moleculares (27). Sin embargo, el registro fósil (28), ha hecho una gran contribución a nuestro entendimiento de la distribución de la simbiosis micorrízica en los ecosistemas del pasado (29-37).

Hace más de 410 millones de años, en el período Devónico, se originó Aberdeenshire en el noreste de Escocia, un ecosistema continental complejo y bien desarrollado, que se petrificó a través de la inundación con agua rica en sílice de las aguas termales (38) y ocupa un lugar destacado en este contexto. Este fósil es la evidencia de la presencia de hifas, arbusculos y esporas muy parecidas a los actuales HMA en la temprana planta terrestre *Aglaophyton majus* (31,39,40).

La micorriza de *A. majus* es considerada el ejemplo principal de la evidencia fósil en la historia evolutiva de los sistemas micorrízicos (41-44). Aun la evidencia fósil de Rhynie, contribuye a la hipótesis de que el establecimiento de las plantas en la tierra coincidió y fue influenciada por la evolución de la simbiosis entre las primeras plantas y cierta clase de hongo (18,20,22,23,45-47).

La similitud de las estructuras fósiles con los HMA actuales no tiene que ser necesariamente equivalente con la función que tenían en las antiguas asociaciones fósiles, ya que el rol fúngico en estos ecosistemas primarios pudo haber sido más variado de lo que es en la actualidad o los hongos con morfología similar pudieron haber tenido una funcionalidad más diversa (20). No obstante, se considera en la actualidad que la producción de arbusculos en las raíces de las plantas modernas es un indicador morfológico del establecimiento de una relación micorrízica satisfactoria, siendo probable que un punto de vista similar de la naturaleza simbiótica de los arbusculos en el registro fósil puede ser aceptada.

IMPORTANCIA DE LOS HMA EN EL SISTEMA SUELO-PLANTA

Las investigaciones más recientes sobre los HMA han ampliado el contexto, en el cual es vista la simbiosis micorrízica, poniendo gran énfasis en los efectos de esta sobre las comunidades vegetales y el ecosistema en general. Muchos autores han resaltado la naturaleza multifuncional de los efectos micorrízicos incluyendo la interacción con las bacterias (48,49), el ciclo del carbono (50), el efecto sobre la comunidad vegetal (51), la síntesis tripartita con los micoheterótrofos (52,53) y la mediación de la respuesta de las plantas al estrés (54).

ENTENDIENDO LA FUNCIÓN DE LAS RELACIONES MICORRÍZICAS EN LA NATURALEZA

El mayor logro, en los primeros cien años de investigación de la simbiosis micorrízica, fue entender que es una asociación casi universal presente en prácticamente todas las comunidades terrestres de plantas. Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre las características funcionales de la asociación micorrízica han tenido un enfoque reduccionista y el rol de esta simbiosis en la dinámica de las comunidades vegetales terrestres ha sido obviado en muchas ocasiones.

Intemperismo y solubilización de los minerales

Aunque es bien aceptado que las micorrizas participan en la adquisición de nutrientes que se encuentran en la solución del suelo, existe un creciente interés en la idea que el micelio micorrízico ya sea por sí mismo o en asociación con bacterias u otros hongos, puede liberar nutrientes provenientes de partículas minerales o de la superficie de las rocas a través del intemperismo (55-57).

Mobilización de nutrientes provenientes de sustratos orgánicos

Además de mejorar la adquisición de las plantas de nutrientes minerales muchos HMA pueden jugar un rol significativo en la movilización de nutrientes provenientes de sustratos orgánicos. El efecto más significativo para las plantas lo constituye la movilización de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo que de otra manera no se encontrarían disponibles para las raíces. Se encuentra documentado el secuestro de nitrógeno y fósforo por los HMA a partir de un amplio rango de sustratos orgánicos como son el polen (58), nemátodos muertos (59), colémbolos (60) y micelios saprotróficos (61).

Flujo de carbono

El flujo de compuestos carbonados ricos en energía de las raíces de las plantas a la microbiota edáfica constituye el proceso principal de suministro de carbono a los suelos, teniendo los HMA un papel preponderante en este proceso, al fluir cantidades significativas de carbono a través del micelio micorrízico hacia diferentes componentes del ecosistema del suelo (62).

Biorremediación

Los hongos micorrízicos tienen una variedad de efectos que contribuyen a la mejora de los diferentes tipos de estrés experimentados por las plantas, incluyendo toxicidad por metales, estrés oxidativo, estrés hídrico y efectos de la acidificación del suelo.

Se ha demostrado que la diversidad vegetal y la productividad de las comunidades de pastizales reconstruidas dependen de la presencia de un conjunto rico en especies de HMA (51). El aumento de la diversidad fúngica da como resultado una mayor diversidad de

especies vegetales y una mayor productividad, lo que sugiere que los cambios en la diversidad subterránea de simbiontes micorrízicos pueden generar cambios en la diversidad y productividad del suelo. Es probable que el mecanismo detrás de esto sean los efectos diferenciales de combinaciones específicas de plantas y hongos en el crecimiento de diferentes especies de plantas.

Esto es consistente con la idea que surge de muchos estudios moleculares, de que el grado de especificidad micorrízica puede ser mayor de lo que se suponía hasta ahora. Si la adición de nuevas especies de hongos conduce a un aumento en la supervivencia y el vigor de más especies de plantas que responden a la colonización micorrízica, entonces puede haber un efecto positivo de retroalimentación sobre los hongos micorrízicos, lo que lleva a una utilización más eficiente de los recursos y aumenta la productividad general. Estos efectos sugieren que la diversidad y la productividad de las plantas responden mejor a la identidad de los HMA que a la diversidad de los mismos (25,50).

LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS RIGEN LAS COMUNIDADES MICORRÍZICAS

A consecuencia de las múltiples funciones que cumplen los HMA en el ecosistema, el número de estudios ecológicos relacionados con ellos ha aumentado considerablemente en los últimos años. Estos estudios toman en consideración las comunidades micorrízicas asociadas a diferentes plantas hospederas en diferentes ecosistemas, sin embargo, los estudios que comparen la ocurrencia de especies y comunidades micorrízicas en diferentes tipos de suelo son escasos y se enfocan principalmente en suelos cultivados y en los diferentes usos de las tierras.

Los tipos de suelo han sido reportados como un factor determinante en la composición de las comunidades micorrízicas siendo particularmente relevante en ambientes estresados como los suelos salinos, contaminados con metales pesados y suelos termales (1,3,13,14).

Si el tipo de suelo determina la composición y riqueza de especies de HMA sería esencial conocer el factor determinante que influye sobre las comunidades micorrízicas y si es un solo parámetro o un grupo de propiedades físicas, químicas y biológicas las responsables de esta influencia.

Se ha encontrado que diferentes poblaciones de HMA en campos agrícolas colonizaban a mismo hospedero dependiendo de las concentraciones de fósforo en el suelo (63), estableciéndose que el pH del suelo tiene un fuerte efecto sobre las comunidades micorrízicas en agroecosistemas (64). Sin embargo, estos estudios solo consideran un limitado número de propiedades del suelo.

Los enfoques más recientes plantean que los efectos del tipo de suelo sobre las poblaciones de HMA no pueden ser atribuidos a una sola característica edáfica, encontrándose que la influencia de parámetros como la materia orgánica, la textura del suelo, elementos como el zinc y el magnesio entre otros juegan un rol significativo en la composición de la comunidad micorrízica de los agroecosistemas (65-67).

INTERACCIONES BIÓTICAS DE LOS HMA EN EL ECOSISTEMA

Además de aumentar el área de absorción de la planta huésped, las hifas de hongos simbióticos proporcionan un área de superficie aumentada para las interacciones con otros microorganismos y proporcionan una vía importante para la translocación de asimilados de plantas ricas en energía (productos fotosíntesis) al suelo. Las interacciones pueden ser sinérgicas, competitivas o antagónicas y pueden ser de importancia en áreas como la agricultura sostenible (48), el control biológico o la biorremediación.

El grado en que las interacciones entre micelios micorrizógeno y otros microorganismos influyen en diferentes sustratos orgánicos o minerales aún no está claro y se necesitan más experimentos para distinguir entre la actividad de las hifas micorrízicas y las actividades de otros organismos. Los experimentos de Artursson demuestran que la inoculación con un HMA modificó las comunidades bacterianas activas asociadas con el trébol micorrizado y las raíces de trigo (68), lo que sugiere que los hongos micorrízicos pueden influir en la estructura de la comunidad bacteriana.

Estudios detallados que utilizan sistemas *in vitro* muestran que los exudados de HMA tienen el potencial para influir en la vitalidad y la estructura comunitaria de las bacterias micorrizosféricas (69) y este tipo de efecto puede ser significativo en relación con el control biológico de los patógenos de las plantas.

Los enfoques basados en el sondeo de isótopos estables, el análisis de ARN y la metagenómica (70) indican que hay muchos simbioses radiculares no identificados hasta ahora y que las bacterias y los HMA que ocupan las raíces muestran una actividad diferencial en el consumo de C, siendo unos mayores consumidores que otros. Algunos experimentos sugieren que los HMA pueden influir en los conjuntos bacterianos en las raíces, pero que el efecto no es recíproco (71). Los micelios fúngicos de HMA desempeñan claramente un papel importante en los procesos microbianos que influyen en el funcionamiento del ecosistema, pero todavía hay mucho que aprender sobre las interacciones detalladas de los microbios que habitan las raíces y cómo se regulan.

Para entender el funcionamiento de los hongos micorrízicos en los ecosistemas es necesario tener en cuenta todas las posibles interacciones bióticas que ocurren en el suelo. Si bien un número de estas interacciones han sido mostradas como cruciales, algunas como el parasitismo han sido más descuidadas en la ecología de estos y merecen una mayor atención.

ROL DE LOS HMA RESIDENTES E INTRODUCIDOS EN LOS ECOSISTEMAS

La comprensión de las consecuencias potencialmente grandes de la globalización de las distribuciones de especies se ha convertido en un foco importante de los estudios ecológicos durante las últimas décadas. Esta globalización de la biota ha dado lugar a la degradación ecológica (72), pérdidas de biodiversidad y aumento de la homogeneización biótica (73).

Sin embargo, también ha habido enormes beneficios económicos asociados con el movimiento de especies intencionalmente. Por ejemplo, prácticamente toda la producción agrícola es un producto de especies en hábitats no nativos. Aunque no se discute a menudo en la literatura ecológica actual sobre especies invasoras, los beneficios sociales y las ganancias económicas como consecuencia del movimiento de la biota en un esfuerzo por apoyar a las sociedades humanas son considerables.

En este contexto, la tasa y el volumen del movimiento intencional de hongos micorrízicos introducidos está aumentando como consecuencia de la propuesta de aprovechar los organismos benéficos del suelo para una mejor agricultura (74), horticultura (75), la restauración del hábitat (76), la biorremediación (77) y la silvicultura (78,79).

El movimiento intencional de las especies de hongos micorrízicos está creciendo, pero el potencial concomitante de consecuencias ecológicas negativas de las invasiones por hongos micorrízicos es poco conocido. Hasta donde se conoce, no existen casos documentados en los que el movimiento intencional de hongos micorrízicos haya conducido directamente a un problema de especies invasoras persistentes. Sin embargo, es difícil determinar si esta falta de conocimiento se debe a que los problemas no existen o porque no se detectan.

Existe la necesidad de considerar la posibilidad de efectos indeseables tanto manifiestos como sutiles del movimiento de hongos micorrízicos. Las consecuencias indeseables de la inoculación, cuando ocurren, es probable que pasen desapercibidas porque el monitoreo a gran escala de las consecuencias de la inoculación rara vez se lleva a cabo.

Los hongos micorrízicos generalmente se consideran mutualistas, por consiguiente, ha habido poca preocupación por las posibles consecuencias negativas de su introducción. Sin embargo, hay evidencia de que la función micorrízica puede variar (80-82).

La introducción de HMA puede tener un impacto directo sobre las comunidades micorrízicas residentes y un impacto indirecto sobre la composición de la comunidad de plantas residentes. El impacto directo de la introducción de estos hongos sobre las comunidades fúngicas residentes debe ser estudiado con detenimiento ya que existen evidencias de que una vez introducidos son altamente persistentes en sus nuevos ambientes (80).

Incluso teniendo cuidado de introducir solo especies existentes en los ecosistemas el problema puede continuar ya que los nuevos ecotipos pueden superar a los residentes y propagarse más allá del sitio de introducción, y pueden interactuar de manera diferente con huéspedes residentes, comunidades del suelo y condiciones abióticas.

Diferentes especies de hongos micorrízicos varían ampliamente en sus respuestas al medio ambiente y en los beneficios que proporcionan a las plantas huésped. Además, se ha demostrado que la hibridación o introgresión entre las poblaciones introducidas y residentes de plantas y animales tiene consecuencias negativas significativas para las poblaciones residente, incluyendo la extinción, especialmente cuando estas poblaciones son pequeñas o raras (83).

Entender cómo los HMA introducidos coexisten con la comunidad micorrízica residente y si realmente lideran los cambios en las producciones agrícolas es la clave para lograr una aplicación exitosa de los HMA en la agricultura. Existen cuatro áreas donde los ecologistas podrían contribuir significativamente a un uso más efectivo de los HMA (84):

- Comprender la capacidad de supervivencia y colonización de los HMA introducidos en presencia de una comunidad micorrízica existente.
- Comprender la adaptabilidad de los HMA a las condiciones ambientales que el hongo no ha experimentado previamente.
- La importancia de la variación genética dentro de los HMA y cómo afecta el crecimiento de las plantas.
- La necesidad de identificar si el efecto de la introducción de HMA sobre el rendimiento de los cultivos es directo o indirecto, a través de cambios en la comunidad micorrízica residente.

LA ADAPTACIÓN

Para ser eficaz, el hongo tiene que adaptarse a un tipo de suelo o cultivo determinado. De hecho, como los altos niveles de nutrientes pueden reducir la colonización micorrízica, pudiera ser más difícil para los HMA establecerse en suelos más ricos en nutrientes. Sin embargo, algunas especies de HMA parecen tener un rango geográfico extremadamente grande, lo que sugiere una falta de especialización a ciertos ambientes como es el caso de las especies *Funneliformis mosseae* y *Rhizophagus irregularis* (85). De hecho, algunos estudios de campo utilizaron con éxito cultivos *in vitro* de *R. irregularis* procedente de suelos áridos de España en suelos ácidos tropicales extremadamente pobres en nutrientes y con una planta (yuca) que el hongo no había experimentado previamente (86).

La colonización y la competencia

Los HMA difieren en las tasas en las que colonizan las raíces de las plantas, así como sus habilidades para competir con otros hongos micorrízicos una vez que están dentro de las raíces. Por ejemplo, se ha demostrado que los aislados de *Glomaceae* tienden a colonizar las raíces significativamente más rápido, en comparación con aislados de *Acaulosporaceae* y *Gigasporaceae*, algunos de los cuales tardaron hasta 5 semanas más que especies de la familia *Glomaceae* (87). Los estudios de interacciones entre especies residentes e introducidas de HMA muestran que los resultados competitivos también varían con los taxones de hongos (88).

Aunque los resultados competitivos a veces pueden depender de las densidades de inóculo relativas iniciales, algunos taxones de hongos micorrízicos son claramente más competitivos que otras especies. La presencia de un hongo en un sistema radicular puede alterar la capacidad de otro para colonizar las raíces, pero esto puede depender de la etapa en el ciclo de vida de los hongos.

Impacto ecológico de la introducción de HMA no residente

Una pregunta obvia es si la introducción de un HMA no residente altera significativamente la diversidad o la composición de la comunidad micorrízica existente. Varios estudios que han utilizado técnicas Metagenómicas ofrecen la primera imagen de la diversidad micorrízica en las comunidades (86). Siendo un desafío mayor la interpretación ecológica de cualquier cambio en la comunidad micorrízica residente. Aunque es probable que una disminución en la diversidad de HMA sea considerada como un impacto ambiental negativo, todavía no se entiende con claridad qué aspectos de la diversidad micorrízica (riqueza, uniformidad) favorecen el crecimiento de los cultivos.

Persistencia e invasividad de los HMA introducidos

Los inoculantes micorrízicos son difíciles de localizar en experimentos de campo. Por lo tanto, en la práctica, ha sido difícil medir la persistencia o la invasividad de un HMA introducido. Otro problema práctico es que las mismas especies de hongos ya pueden estar presentes en la comunidad micorrízicas residentes, lo que significa que un gran número de marcadores moleculares utilizados para rastrear el hongo pueden ya existir en el sitio de campo (59,63,80).

CONCLUSIONES

La introducción de un HMA alóctono es una alteración biótica que pudiera alterar la estructura de la comunidad micorrízica residente. Sin embargo, no hay información sobre si la inoculación micorrízica que da como resultado un mejor rendimiento de los cultivos, es en realidad debido a un efecto directo del hongo, utilizado como inóculo, en la planta o indirectamente, a través de un cambio en la comunidad micorrízica residente. Por lo tanto, es pertinente entender los mecanismos que rigen la composición comunitaria de los HMA, en respuesta a la aplicación de un inóculo micorrízico. Esta es una cuestión ecológica clave que requiere una consideración cuidadosa para un uso ecológicamente sostenible de los HMA. Además, los efectos variables sobre el rendimiento de los cultivos micorrizados, utilizando el mismo inóculo en diferentes agroecosistemas, podrían estar determinados por su efecto indirecto en las comunidades micorrízicas locales, que podrían diferir en estos lugares.

REFERENCIAS

1. Bainard LD, Bainard JD, Hamel C, Gan Y. Spatial and temporal structuring of arbuscular mycorrhizal communities is differentially influenced by abiotic factors and host crop in a semi-arid prairie agroecosystem. *FEMS Microbiology Ecology* [Internet]. 2014;88(2):333-44. Available from: <https://academic.oup.com/femsec/article/88/2/333/470072?login=true>
2. Van Der Heijden MG, Bardgett RD, Van Straalen NM. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in

- terrestrial ecosystems. *Ecology letters* [Internet]. 2008;11(3):296-310. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
3. Delavaux CS, Smith-Ramesh LM, Kuebbing SE. Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. *Ecology* [Internet]. 2017;98(8):2111-9. Available from: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.1892>
 4. Médiène S, Valantin-Morison M, Sarthou J-P, De Tourdonnet S, Gosme M, Bertrand M, et al. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for sustainable development* [Internet]. 2011;31(3):491-514. Available from: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00930558/document>
 5. Boiffin J, Malézieux E, Picard D. Cropping systems for the future. In: *Crop science: progress and prospects. Papers presented at the Third International Crop Science Congress, Hamburg, Germany, 17-22 August 2000* [Internet]. CABI Publishing; 2001. p. 261-79. Available from: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20013138876>
 6. Altieri MA. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. In: *Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes* [Internet]. Elsevier; 1999. p. 19-31. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444500199500054>
 7. Stoate C, Baldi A, Beja P, Boatman ND, Herzon I, Van Doorn A, et al. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe—a review. *Journal of environmental management* [Internet]. 2009;91(1):22-46. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479709002448>
 8. Robinson RA, Sutherland WJ. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology* [Internet]. 2002;39(1):157-76. Available from: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x>
 9. Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in ecology & evolution* [Internet]. 2003;18(4):182-8. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0169534703000119>
 10. Bianchi FJ, Booij CJH, Tschamntke T. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [Internet]. 2006;273(1595):1715-27. Available from: <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rspb.2006.3530>
 11. Farwig N, Sajita N, Böhning-Gaese K. High seedling recruitment of indigenous tree species in forest plantations in Kakamega Forest, western Kenya. *Forest ecology and management* [Internet]. 2009;257(1):143-50. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378112708006579>
 12. Whitman WB, Coleman DC, Wiebe WJ. Prokaryotes: the unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 1998;95(12):6578-83. Available from: <https://www.pnas.org/content/95/12/6578.short>
 13. van der Heijden MG, Martin FM, Selosse M-A, Sanders IR. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New phytologist* [Internet]. 2015;205(4):1406-23. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13288>
 14. Kennedy AC, Smith KL. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and soil* [Internet]. 1995;170(1):75-86. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02183056>
 15. Cortois R, De Deyn GB. The curse of the black box. *Plant and Soil* [Internet]. 2012;350(1):27-33. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-011-0963-z>
 16. Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, Van Der Putten WH, Wall DH. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* [Internet]. 2004;304(5677):1629-33. Available from: <https://www.sciencedirect.com/doi/abs/10.1126/science.1094875>
 17. Rodriguez R, Redman R. More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of experimental botany* [Internet]. 2008;59(5):1109-14. Available from: <https://academic.oup.com/jxb/article/59/5/1109/538568?login=true>
 18. Pirozynski KA, Malloch DW. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems* [Internet]. 1975;6(3):153-64. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0303264775900234>
 19. Bonfante P, Selosse M-A. A glimpse into the past of land plants and of their mycorrhizal affairs: from fossils to evo-devo. *The New Phytologist* [Internet]. 2010;186(2):267-70. Available from: <https://www.jstor.org/stable/27797545>
 20. Brundrett MC. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist* [Internet]. 2002;154(2):275-304. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
 21. Humphreys CP, Franks PJ, Rees M, Bidartondo MI, Leake JR, Beerling DJ. Mutualistic mycorrhiza-like symbiosis in the most ancient group of land plants. *Nature communications* [Internet]. 2010;1(1):1-7. Available from: <https://www.nature.com/articles/ncomms1105>
 22. The down of symbiosis between plants and fungi | *Biology Letters* [Internet]. [cited 02/11/2021]. Available from: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2010.1203>
 23. Delaux P-M, Radhakrishnan GV, Jayaraman D, Cheema J, Malbreil M, Volkening JD, et al. Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2015;112(43):13390-5. Available from: <https://www.pnas.org/content/112/43/13390.short>
 24. Soudzilovskaia NA, Douma JC, Akhmetzhanova AA, van Bodegom PM, Cornwell WK, Moens EJ, et al. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecology and Biogeography* [Internet]. 2015;24(3):371-82. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.12272>

25. Brundrett MC. 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* [Internet]. 2009;320(1):37-77. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-008-9877-9>
26. Redecker D, Kodner R, Graham LE. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* [Internet]. 2000;289(5486):1920-1. Available from: <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.289.5486.1920>
27. SCHÜBLER A, Schwarzott D, Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research* [Internet]. 2001;105(12):1413-21. Available from: <https://aggie-horticulture.tamu.edu/faculty/davies/students/alarcon/glomeromycota.pdf>
28. Taylor TN, Krings M, Taylor EL. *Fossil fungi* [Internet]. Academic Press; 2014. Available from: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=UR-OAAwAAQ-BAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=Fossil+Fungi&ots=nVliYR-wlqw&sig=ME6qXbg7Odrd2WUqhUnMf8--vsk#v=one-page&q=Fossil%20Fungi&f=false>
29. Stubblefield SP, Taylor TN, Trappe JM. Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. *Science* [Internet]. 1987;237(4810):59-60. Available from: <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.237.4810.59>
30. Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 1994;91(25):11841-3. Available from: <https://www.pnas.org/content/91/25/11841.short>
31. Taylor TN, Kerp H, Hass H. Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2005;102(16):5892-7. Available from: <https://www.pnas.org/content/102/16/5892.short>
32. Phipps CJ, Taylor TN. Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *Mycologia* [Internet]. 1996;88(5):707-14. Available from: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00275514.1996.12026707>
33. Stockey RA, Rothwell GW, CURRAH RS. Mycorrhizal association of the extinct conifer *Metasequoia milleri*. *Mycological Research* [Internet]. 2001;105(2):202-5. Available from: <https://www.cambridge.org/core/journals/mycological-research/article/abs/mycorrhizal-association-of-the-extinct-conifer-metasequoia-milleri/654AD48163712BEF82F6564A8260D24D>
34. Strullu-Derrien C, Rioult J-P, Strullu D-G. Mycorrhizas in Upper Carboniferous Radiculites-type cordaitalean rootlets. *New Phytologist* [Internet]. 2009;561-4. Available from: <https://www.jstor.org/stable/30224781>
35. Krings M, Taylor TN, Taylor EL, Dotzler N, Walker C. Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids. *New Phytologist* [Internet]. 2011;191(2):311-4. Available from: https://www.researchgate.net/profile/Michael-Krings/publication/51112856_Arbuscular_mycorrhizal-like_fungi_in_Carboniferous-arborescent-lycopsids/links/5a1c2d93a6fdcc50adee909d/Arbuscular-mycorrhizal-like-fungi-in-Carboniferous-arborescent-lycopsids.pdf
36. Schwendemann AB, Decombeix A-L, Taylor TN, Taylor EL, Krings M. Morphological and functional stasis in mycorrhizal root nodules as exhibited by a Triassic conifer. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2011;108(33):13630-4. Available from: <https://www.pnas.org/content/108/33/13630.short>
37. Harper CJ, Taylor TN, Krings M, Taylor EL. Arbuscular mycorrhizal fungi in a voltzialean conifer from the Triassic of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* [Internet]. 2015;215:76-84. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034666715000238>
38. Kerp H, Trewhin N. The Rhynie and Windyfield cherts, Early Devonian, Rhynie, Scotland. In 2018. Available from: https://www.researchgate.net/publication/322488750_The_Rhynie_and_Windyfield_cherts_Early_Devonian_Rhynie_Scotland
39. Kidston R, Lang WH. XXXIII.-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. 1921 [cited 02/11/2021]; <https://doi.org/10.1017/s0080456800016045>
40. Walker C, Harper CJ, Brundrett MC, Krings M. Looking for arbuscular mycorrhizal fungi in the fossil record: an illustrated guide. In: *Transformative Paleobotany* [Internet]. Elsevier; 2018. p. 481-517. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128130124000206>
41. Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* [Internet]. 2008;6(10):763-75. Available from: <https://www.nature.com/articles/nrmicro1987>
42. Martin R, Pohlers S, Mühlischlegel FA, Kurzai O. CO2 sensing in fungi: at the heart of metabolic signaling. *Current genetics* [Internet]. 2017;63(6):965-72. Available from: <https://ins.lu/publication/co2-sensing-in-fungi-at-the-heart-of-metabolic-signaling/>
43. Rimington WR, Pressel S, Duckett JG, Field KJ, Bidartondo MI. Evolution and networks in ancient and widespread symbioses between Mucoromycotina and liverworts. *Mycorrhiza* [Internet]. 2019;29(6):551-65. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00572-019-00918-x>
44. Strullu-Derrien C, Kenrick P, Pressel S, Duckett JG, Rioult J-P, Strullu D-G. Fungal associations in H orneophyton 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* [Internet]. 2014;203(3):964-79. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.12805>
45. Bonfante P, Anca I-A. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annual review of microbiology* [Internet]. 2009;63:363-83. Available

- from: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.micro.091208.073504>
46. Weiblen GD, Treiber EL. Evolutionary origins and diversification of mutualism. *Mutualism* [Internet]. 2015;37-56. Available from: <https://geo.cbs.umn.edu/Weiblen&Treiber2015.pdf>
 47. Johansson JF, Paul LR, Finlay RD. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS microbiology ecology* [Internet]. 2004;48(1):1-13. Available from: <https://academic.oup.com/femsec/article/48/1/1/557906?login=true>
 48. Frey-Klett P, Garbaye J, Tarkka M. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New phytologist* [Internet]. 2007;176(1):22-36. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x>
 49. Abbas F, Hammad HM, Ishaq W, Farooque AA, Bakhat HF, Zia Z, et al. A review of soil carbon dynamics resulting from agricultural practices. *Journal of environmental management* [Internet]. 2020;268:110319. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479720302541>
 50. Van Der Heijden MG, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* [Internet]. 1998;396(6706):69-72. Available from: <https://www.nature.com/articles/23932>
 51. Leake J, Johnson D, Donnelly D, Muckle G, Boddy L, Read D. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* [Internet]. 2004;82(8):1016-45. Available from: <https://cdnsicencepub.com/doi/abs/10.1139/b04-060>
 52. Bidartondo MI. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New phytologist* [Internet]. 2005;167(2):335-52. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2005.01429.>
 53. Finlay RD. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of experimental botany* [Internet]. 2008;59(5):1115-26. Available from: <https://academic.oup.com/jxb/article/59/5/1115/541125?login=true>
 54. Landeweert R, Hoffland E, Finlay RD, Kuyper TW, van Breemen N. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in ecology & evolution* [Internet]. 2001;16(5):248-54. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S016953470102122X>
 55. ROGER DF. Integrated nutrient cycles in boreal forest ecosystems-the role of mycorrhizal fungi. *Fungi in biogeochemical cycles* [Internet]. 2006;(24):28. Available from: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=NR8CcP1ultkC&oi=fnd&pg=PA28&dq=Integrated+nutrient+cycles+in+boreal+forest+ecosystems-the+role+of+mycorrhizal+fungi&ots=lgEYusqXAc&sig=a3vFb595flGTjBaet481KbsU33M#v=onepage&q=Integrated%20nutrient%20cycles%20in%20boreal%20forest%20ecosystems-the%20role%20of%20mycorrhizal%20fungi&f=false>
 56. Wallander H. External mycorrhizal mycelia: the importance of quantification in natural ecosystems. *New Phytologist* [Internet]. 2006;240-2. Available from: <https://www.jstor.org/stable/3694560>
 57. Read DJ, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-a journey towards relevance? *New phytologist* [Internet]. 2003;157(3):475-92. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
 58. Perez-Moreno J, Read DJ. Nutrient transfer from soil nematodes to plants: a direct pathway provided by the mycorrhizal mycelial network. *Plant, Cell & Environment* [Internet]. 2001;24(11):1219-26. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-3040.2001.00769.x>
 59. Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* [Internet]. 2001;93(6):1186-94. Available from: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00275514.2001.12063251>
 60. Lindahl B, Stenlid J, Finlay R. Effects of resource availability on mycelial interactions and 32P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology* [Internet]. 2001;38(1):43-52. Available from: <https://academic.oup.com/femsec/article/38/1/43/539204?login=true>
 61. Finlay RD, Clemmensen KE. Immobilization of carbon in mycorrhizal mycelial biomass and secretions. In: *Mycorrhizal mediation of soil* [Internet]. Elsevier; 2017. p. 413-40. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128043127000231>
 62. Gosling P, Mead A, Proctor M, Hammond JP, Bending GD. Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytologist* [Internet]. 2013;198(2):546-56. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.12169>
 63. Hazard C, Gosling P, Van Der Gast CJ, Mitchell DT, Doohan FM, Bending GD. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *The ISME journal* [Internet]. 2013;7(3):498-508. Available from: <https://www.nature.com/articles/ismej2012127>
 64. Alguacil M del M, Torres MP, Montesinos-Navarro A, Roldán A. Soil characteristics driving arbuscular mycorrhizal fungal communities in semiarid Mediterranean soils. *Applied and Environmental Microbiology* [Internet]. 2016;82(11):3348-56. Available from: <https://journals.asm.org/doi/full/10.1128/AEM.03982-15>
 65. Carrenho R, Trufem SFB, Bononi VLR, Silva ES. The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica* [Internet]. 2007;21:723-30. Available from: <https://www.scielo.br/j/abb/a/H9sxsxck9gnsnpD5kbwTqCj/abstract/?lang=en>
 66. Borie F, Rubio R, Morales A. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregation. In: *segundo simposio*

- internacional suelos, ecología y medioambiente universidad de la frontera (15) [Internet]. 2008. Available from: <http://www.agren.cl/schcs/boletines/23/files/assets/downloads/publication.pdf#page=32>
67. Artursson V, Finlay RD, Jansson JK. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental microbiology* [Internet]. 2006;8(1):1-10. Available from: <https://sfamjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1462-2920.2005.00942.x>
68. Toljander JF, Lindahl BD, Paul LR, Elfstrand M, Finlay RD. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS microbiology ecology* [Internet]. 2007;61(2):295-304. Available from: <https://academic.oup.com/femsec/article/61/2/295/602305?login=true>
69. Vandenkoornhuise P, Mahé S, Ineson P, Staddon P, Ostle N, Cliquet J-B, et al. Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2007;104(43):16970-5. Available from: <https://www.pnas.org/content/104/43/16970.short>
70. Singh S, Pandey A, Kumar B, Palni LMS. Enhancement in growth and quality parameters of tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] through inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi in an acid soil. *Biology and Fertility of Soils* [Internet]. 2010;46(5):427-33. Available from: https://www.researchgate.net/publication/225471684_Enhancement_in_growth_and_quality_parameters_of_tea_Camellia_sinensis_L_O_Kuntze_through_inoculation_with_arbuscular_mycorrhizal_fungi_in_an_acid_soil
71. Mack RN, Simberloff D, Mark Lonsdale W, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications* [Internet]. 2000;10(3):689-710. Available from: [https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BI-CEGC\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BI-CEGC]2.0.CO;2)
72. McKinney ML, Lockwood JL. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution* [Internet]. 1999;14(11):450-3. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0169534799016791>
73. Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M-N, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* [Internet]. 2010;20(8):519-30. Available from: <https://www.icia.es/icia/download/Agroecolog%C3%ADa/Material/Agroecology.pdf>
74. Azcón-Aguilar C, Barea JM. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens-an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* [Internet]. 1997;6(6):457-64. Available from: <http://tarjomefa.com/wp-content/uploads/2018/11/F1143-TarjomeFa-English.pdf>
75. Miller RM, Jastrow JD. The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. *Mycorrhizae in sustainable agriculture* [Internet]. 1992;54:29-44. Available from: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/asaspecpub54.c2>
76. Leyval C, Joner EJ, Del Val C, Haselwandter K. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for bioremediation. In: *Mycorrhizal technology in agriculture* [Internet]. Springer; 2002. p. 175-86. Available from: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-0348-8117-3_14
77. Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture [Internet]. Vol. 32. Australian Centre for International Agricultural Research Canberra; 1996. Available from: https://www.researchgate.net/profile/B-Dell/publication/227365112_Working_with_Mycorrhizas_in_Forestry_and_Agriculture/links/53eb31430cf28f342f451ac4/Working-with-Mycorrhizas-in-Forestry-and-Agriculture.pdf
78. Duponnois R, Colombet A, Hien V, Thioulouse J. The mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and rock phosphate amendment influence plant growth and microbial activity in the rhizosphere of *Acacia holosericea*. *Soil biology and Biochemistry* [Internet]. 2005;37(8):1460-8. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0038071705000271>
79. Johnson NC, Graham JH, Smith FA. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *The New Phytologist* [Internet]. 1997;135(4):575-85. Available from: <https://www.cambridge.org/core/journals/new-phytologist/article/abs/functioning-of-mycorrhizal-associations-along-the-mutualism-parasitism-continuum/68CE8DB003B18F6E16F32B68535AB5E2>
80. Klironomos JN. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* [Internet]. 2003;84(9):2292-301. Available from: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/02-0413>
81. Jones MD, Smith SE. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany* [Internet]. 2004;82(8):1089-109. Available from: <https://cdns.csciencepub.com/doi/abs/10.1139/b04-110>
82. Rhymer JM, Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression. *Annual review of ecology and systematics* [Internet]. 1996;27(1):83-109. Available from: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
83. Rodriguez A, Sanders IR. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. *The ISME journal* [Internet]. 2015;9(5):1053-61. Available from: <https://www.nature.com/articles/ismej2014207>
84. Rosendahl S. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* [Internet]. 2008;178(2):253-66. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x>
85. Ceballos I, Ruiz M, Fernández C, Peña R, Rodríguez A, Sanders IR. The *in vitro* mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. *PLoS One* [Internet]. 2013;8(8):e70633. Available from: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0070633>

86. Hart MM, Reader RJ. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* [Internet]. 2002;153(2):335-44. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x>
87. Hepper CM, Azcon-Aguilar C, Rosendahl S, Sen R. Competition between three species of *Glomus* used as spatially separated introduced and indigenous mycorrhizal inocula for leek (*Allium porrum* L.). *New Phytologist* [Internet]. 1988;110(2):207-15. Available from: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00254.x>
88. Öpik M, Zobel M, Cantero JJ, Davison J, Facelli JM, Hiiesalu I, et al. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* [Internet]. 2013;23(5):411-30. Available from: https://www.researchgate.net/publication/235669401_Global_sampling_of_plant_roots_expands_the_described_molecular_diversity_of_arbuscular_mycorrhizal_fungi