



Acta Botanica
Mexicana



Sección Especial Restauración

Artículo de revisión

Las micorrizas como una herramienta para la restauración ecológica

Mycorrhizas as a tool for ecological restoration

Silvia Margarita Carrillo-Saucedo¹, Jonathan Puente-Rivera², Saraí Montes-Recinas², Rocío Cruz-Ortega^{2,3}

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre los hongos micorrízicos y las raíces de las plantas. La planta intercambia fotosintetatos por nutrientes, que el hongo obtiene del suelo, como nitrógeno y fósforo. Las plantas micorrizadas son más resistentes a la infección por patógenos, toleran mejor el estrés, y además promueven la conservación del suelo. El objetivo de este trabajo fue revisar aspectos generales del manejo de la simbiosis micorrízica de especies nativas de México, con el fin de usarlas como una herramienta potencial para la recuperación de suelos.

Métodos: Se realizó una revisión exhaustiva de 140 artículos publicados entre los años 1984 y 2019. Se seleccionaron trabajos realizados en México con especies nativas y con información sobre los diferentes métodos de inoculación, y aquellos con conceptos ecológicos importantes. Las bases de datos bibliográficas consultadas fueron Scopus, Web of Science, Crop Protection Compendium Database, Forest Science Database, PubMed y SciELO. Para la búsqueda se utilizaron las siguientes palabras clave: “mycorrhizae”, “endo and ectomycorrhizae”, “ectomycorrhizae and *Pinus*”, “ectomycorrhizae and *Quercus*”, “mycorrhizae inoculation”, “ectomycorrhiza and ecological restoration” y “ectomycorrhiza and Mexico”. También se revisaron protocolos de investigación, tesis o patentes relacionadas.

Resultados clave: Los resultados del análisis de la literatura revisada se estructuraron y se discutieron en seis apartados, incluyendo características generales de la asociación micorrízica, métodos generales de inoculación, complejidad simbiótica, impactos de la micorrización en la restauración de bosques templados, aspectos importantes para el establecimiento de la simbiosis, ejemplos de la utilización de hongos ectomicorrízicos y micorrizas arbusculares en bosques templados.

Conclusiones: La presente revisión subraya la importancia de ahondar en el conocimiento y el potencial que tienen las asociaciones micorrízicas para ser utilizadas en programas de rehabilitación, y/o recuperación ecológica de zonas templadas afectadas o deforestadas.

Palabras clave: ectomicorrizas, micorriza arbuscular, producción de inóculo, recuperación ecológica.

Abstract:

Background and Aims: Mycorrhizae are symbiotic associations between mycorrhiza fungi and plant roots. The plant interchanges photosynthates for nutrients, which the fungus obtains from the soil, such as nitrogen and phosphorus. Mycorrhizae plants are more resistant to infection by pathogens, tolerate stress better, and also promote soil conservation. The main purpose of this work was to analyze the general aspects of mycorrhizal symbiosis of species native to Mexico, to be used as a tool for soil recovery.

Methods: A comprehensive review of 140 original articles, experimental and synthesis papers published between 1984 and 2019 was carried out. Studies performed in Mexico with native species and with information on the different inoculation methods reported, and with ecological relevance were selected. The databases searched were Scopus, Web of Science, Crop Protection Compendium Database, Forest Science Database, PubMed and SciELO. Keywords were: “mycorrhizae”, “endo and ectomycorrhizae”, “ectomycorrhizae and *Pinus*”, “ectomycorrhizae and *Quercus*”, “mycorrhizae inoculation”, “ectomycorrhizae and ecological restoration”, and “ectomycorrhiza and Mexico”. Related research protocols, thesis, or patents were searched.

Key results: The results of the literature review were structured and discussed in six sections, including general characteristics of the mycorrhizal association, general methods of inoculation, symbiotic complex, impact of mycorrhization in temperate ecosystems restoration, important aspects for the symbiosis establishment, as well as some examples of ectomycorrhizae and arbuscular mycorrhizal fungi in temperate forest.

Conclusions: This review highlights the importance of deepening the knowledge of the potential that mycorrhizal association have as a tool in ecological rehabilitation and recuperation of deforested and perturbed temperate zones.

Key words: arbuscular mycorrhiza, ecological recovery, ectomycorrhiza, inoculum production.

¹Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología Funcional, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04360 Cd. Mx., México.

³Autor para la correspondencia: rcruz@ieecologia.unam.mx

Editor de sección: Moisés Méndez Toribio.

Recibido: 16 de julio de 2021.

Revisado: 21 de septiembre de 2021.

Aceptado por Moisés Méndez Toribio: 30 de mayo de 2022.

Publicado Primero en línea: 19 de agosto de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129 (2022).



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Carrillo-Saucedo, S. M., J. Puente-Rivera, S. Montes-Recinas y R. Cruz-Ortega. 2022. Las micorrizas como una herramienta para la restauración ecológica. Acta Botanica Mexicana 129: e1932. DOI: <http://doi.org/10.21829/abm129.2022.1932>

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Las asociaciones micorrízicas (AM) son relaciones simbióticas entre las raíces de las plantas y los hongos del suelo. La evidencia muestra que esta asociación es muy antigua, surge en el Devónico temprano, y fue uno de los factores que permitió que las plantas colonizaran el medio terrestre (Brundrett et al., 2018; Strullu-Derrien et al., 2018). Las AM se encuentran en todos los ecosistemas terrestres, desde los polos hasta los desiertos, y se estima que más de 80% de las plantas presentan este tipo de asociación (Brundrett, 2004; Ma et al., 2018).

Por su estructura, las micorrizas se clasifican en dos grupos principales: endomicorrizas y ectomicorrizas (Smith

y Read, 2010). Las endomicorrizas son aquellas donde el micelio penetra tanto intra como intercelularmente en las células corticales de las raíces (Fig. 1F), p. ej., los hongos micorrízicos arbusculares del Phylum Glomeromycota (Brundrett, 2004). Por otro lado, las ectomicorrizas presentan un micelio que envuelve la raíz y forma un manto (Fig. 2G), p. ej., algunos hongos de los Phyla Basidiomycota, Ascomycota y Mucoromycota (Smith y Read, 2010).

La función principal de esta asociación simbiótica es el intercambio de nutrientes. Por un lado, la planta le da al hongo carbono adquirido vía fotosintética y por otro, el hongo ofrece principalmente nitrógeno y fósforo (Smith y Read, 2010). Es importante destacar que las plantas asig-

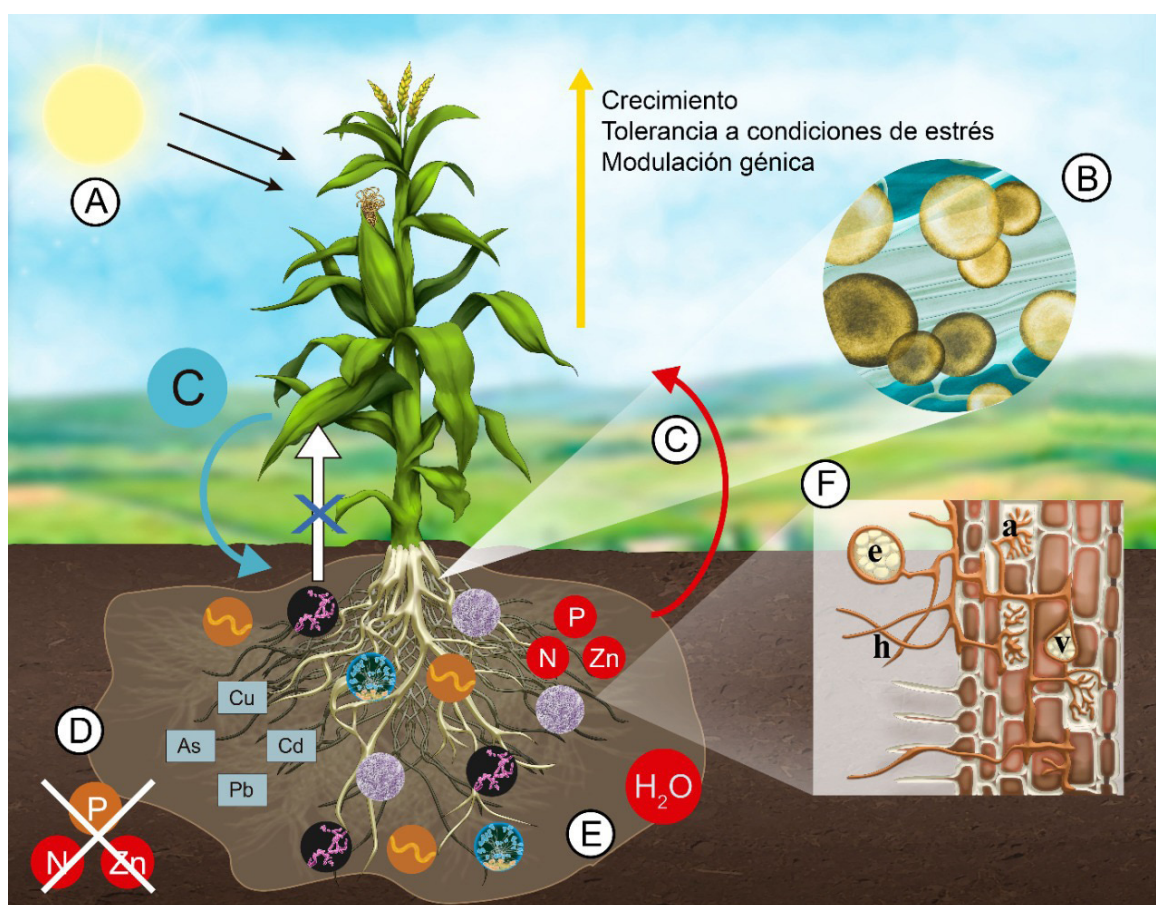


Figura 1: Micorrizas arbusculares y su papel en la nutrición de las plantas. A. Las plantas sintetizan carbono (C) por vía fotosintética, una parte de este es transferido en forma de carbohidratos al hongo a través de las raíces (flecha azul); B. El micelio coloniza la raíz (F), comienza a crecer y aumenta la superficie de absorción de nutrientes de la planta; C. A cambio, el hongo micorrízico arbuscular (HMA) aporta agua y nutrientes como fósforo (P), nitrógeno (N) y zinc (Zn) (flecha roja); D. Los nutrientes pueden estar fuera del alcance de la raíz (elementos tachados); E. Esta asociación en conjunto con el microbioma (p. ej. *Rhizobium* Frank), tiene una función bioacumuladora de metales (cuadros grises) como plomo (Pb), arsénico (As), cobre (Cu) y cadmio (Cd), además de transportar agua; F. Estructuras características de los HMA distinguibles en un corte longitudinal de raíz: espora=e, vesícula=v, arbusculo=a, hifas=h. La asociación con micorrizas arbusculares también puede promover la expresión de algunos genes del HMA involucrados en la mejor adaptación de la micorriza al suelo. Ilustración de Gustavo Armando Rodríguez Sánchez.

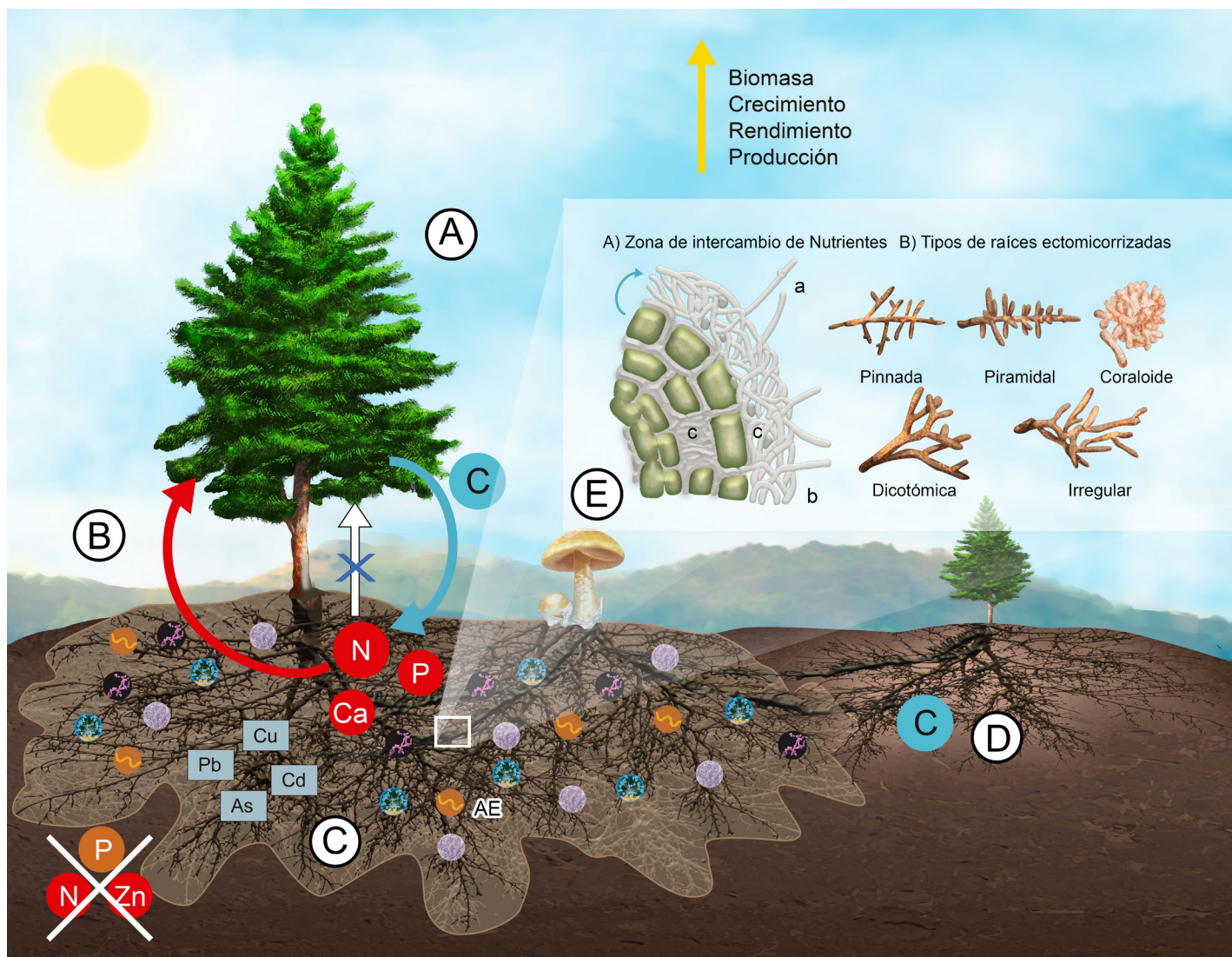


Figura 2: Los hongos ectomicorrízicos y su papel en la nutrición de las plantas. A. Los árboles transfieren carbohidratos (C en círculo azul) producto de la fotosíntesis al hongo ectomicorrízico (HEM) a través de las raíces (flecha azul); B. A cambio el árbol recibe (flecha roja) principalmente fósforo (P) y nitrógeno (N), pero también calcio (Ca), elementos obtenidos a través de “minar” el suelo; C y D. Las plantas micorrizadas, también pueden tener una función bioacumuladora de metales (cuadros grises) como plomo (Pb), arsénico (As), cobre (Cu) y cadmio (Cd), y permitir la transferencia de nutrientes con otras plantas ectomicorrizadas a través de las conexiones miceliarias; E. El intercambio de nutrientes entre la planta y el hongo esta mediado por la actividad enzimática (AE) y se realiza en la periferia de la raíz (recuadro E, inciso A) mediante las siguientes estructuras: hifas extrarradicales (a), manto o vaina del micelio (b) y red de Hartig (c). Las raíces al ser colonizadas por HEM presentan variaciones morfológicas (recuadro E, inciso B). La asociación ectomicorrízica también promueve la expresión de genes tanto del hongo como de la planta involucrados en la mejor adaptación de la micorriza al suelo, lo que favorece la producción de esporas de los HEM. Ilustración de Gustavo Armando Rodríguez Sánchez.

nan entre 5 y 20% del carbono asimilado vía fotosintética, para formar exudados radicales y así mantener a los simbios de las raíces (Chapin et al., 2011). Para la planta es menos costoso mantener a los simbios que producir raíces (Koide, 1991). Además, las plantas micorrizadas presentan ventajas sobre las no micorrizadas en términos del forrajeo de nutrientes en el suelo, la protección contra patógenos y la reducción del estrés ambiental (Smith y Read,

2010). Sin embargo, la asociación no es tan simple como parece, ya que el sistema suelo es un ambiente complejo. Por ejemplo, una planta puede formar AM con varios tipos de hongos y un hongo puede hacer simbiosis con muchas plantas, lo que vuelve muy complejas las posibles combinaciones (Simard, 2018). Además, se forman redes micorrízicas comunes (Common Mycorrhizal Networks), que son uniones del micelio con distintas plantas (Simard

y Durall, 2004), que influyen en el establecimiento de las plántulas, en la competencia entre plantas y en la diversidad y dinámica de la comunidad vegetal (van der Heijden et al., 1998).

Por otra parte, el papel ecológico que juega la simbiosis tiene implicaciones temporales asociadas con la etapa sucesional de un bosque y con el estado de desarrollo de la planta (Andrade-Torres et al., 2015; Oros-Ortega et al., 2017). En zonas degradadas por el cambio de uso de suelo, las AM juegan un papel importante en la recuperación ecológica. Por ejemplo, se ha demostrado que los hongos micorrízicos participan activamente en la fitoestabilización y en la fitoextracción de metales pesados en suelos de jales mineros (González-Chávez et al., 2005).

Para entender la importancia y complejidad de estas asociaciones es necesario usar métodos de estudio adecuados; estos deben incluir la identificación, aislamiento, cultivo y manejo en vivero de los hongos micorrízicos. También es deseable conocer su importancia económica y ecológica tanto para el mejoramiento de plantas cultivadas, como para la rehabilitación de suelos perturbados y contaminados. En esta revisión se abordan los aspectos generales de las asociaciones micorrízicas y se hace énfasis en el manejo en vivero de las endo y ectomicorrizas, así como en los géneros *Pinus* L., *Quercus* L., y *Juniperus* L., debido a su distribución en el país, su factibilidad de producción en vivero y su utilidad en posibles nuevas estrategias para la recuperación ecológica. Se refieren los géneros de micorrizas más utilizados en trabajos experimentales en vivero, y los que con mayor frecuencia se inoculan directamente en campo, tanto en plantas de interés económico como de interés ecológico, en México, y se revisa el uso potencial de las ectomicorrizas en la recuperación de suelos dañados por la actividad minera.

El objetivo principal de este trabajo fue revisar aspectos generales del manejo de la simbiosis micorrízica de especies nativas de México con el fin de usarlas como una herramienta potencial para la recuperación de suelos.

Materiales y Métodos

Se hizo una revisión exhaustiva de 140 artículos sobre asociaciones micorrízicas, publicados entre 1984 y 2019. De esos, 37 presentaron información de trabajos realizados en

México con especies nativas, 18 aportaron información referente a los métodos de inoculación más utilizada. Las citas restantes (102), se incluyeron por presentar conceptos ecológicos importantes de la simbiosis micorrízica. La búsqueda incluyó tanto trabajos experimentales como de revisión, los cuales fueron recuperados de las bases de datos bibliográficas SCOPUS (2019), Web of Science (WoS, 2019), Crop Protection Compendium Database (CROP, 2019), Forest Science Database (FSD, 2019), PubMed (2019) y SciELO (2019). Las consultas se hicieron de marzo a mayo de 2019. Para las búsquedas se usaron las palabras clave: “mycorrhizae”, “endo and ectomycorrhizae”, “ectomycorrhizae and *Pinus*”, “ectomycorrhizae and *Quercus*”, “mycorrhizae inoculation”, “ectomycorrhizae and ecological restoration” y “ectomycorrhizae and Mexico”. También se incluyeron trabajos en español, como protocolos de investigación, empleando las palabras clave: “micorrizas” y “México”.

Resultados y Discusión

Para cumplir con el objetivo de este manuscrito de revisión, la información revisada fue estructurada en seis apartados: 1) se resumen las características generales de las asociaciones micorrízicas, micorrizas arbusculares y ectomicorrizas; 2) se plantean los métodos generales de inoculación micorrízica; 3) se expone la complejidad simbiótica; 4) se discuten los efectos e impactos de la micorrización en plantas de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus*, con fines de restauración de bosques templados; 5) se sugieren los aspectos a tomar en cuenta para el establecimiento de la simbiosis con plántulas de bosques templados degradados, y 6) se presentan ejemplos de la utilización de hongos ectomicorrízicos y micorrizas arbusculares en bosques templados degradados.

1) Características de las asociaciones micorrízicas

Las asociaciones micorrízicas se clasifican en seis tipos de micorrizas: arbusculares, orquideoides, arbutoides, monotropoides, ericoides y ectomicorrizas (Smith y Read, 2010). Las más importantes por su abundancia y distribución en los ecosistemas son las micorrizas arbusculares y las ectomicorrizas. Si bien ambas asociaciones facilitan el uso eficiente de los nutrientes disponibles en el suelo, cada una se especializa en el intercambio de distintos nutrientes, lo que

impacta en la conservación del suelo y del ambiente (Smith y Read, 2010; ver Cuadro 1).

Hongos micorrízicos arbusculares

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son organismos microscópicos que pertenecen al Phylum Glomeromycota (Schüßler y Walker, 2010) con 342 especies descritas (Shuessler, 2021). Los HMA son biotrofos obligados; es decir, requieren de la planta para completar su ciclo de vida y colonizan 80% de las plantas terrestres (Smith y Read, 2010). Su ciclo presenta dos fases: la intraradical y la extraradical.

La primera comienza cuando el micelio forma un apresorio y penetra las células corticales de las raíces de la planta. Al establecerse la asociación se forman los “arbusculos” (Fig. 1-F, letra a), que son las estructuras características de este grupo y que, además, se encargan del intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta (Giovannetti, 2000; Smith y Read, 2010). Otra estructura presente dentro de la raíz son las “vesículas intraradicales”, las cuales son globulares, de pared gruesa y almacenan aceites (Fig. 1F, letra v) (Giovannetti, 2000; Bonfante y Genre, 2008; Smith y Read, 2010). La fase extraradical ocurre cuando el micelio comienza a salir de la raíz y explora el suelo en búsqueda de nutrientes y agua (Giovannetti, 2000). El micelio extraradical es vasto y cenocítico (sin septos), además contiene cientos de núcleos y produce esporas multinucleadas grandes, en promedio de 40 a 600 μm (Bagyaraj y Stürmer, 2012). Estas esporas presentan paredes gruesas de quitina, son de color hialino a negro y con textura superficial de lisa a alta-

mente ornamentada (Akiyama et al., 2005). Su germinación o ramificación hifal requiere de un diálogo químico coordinado, dinámico y complejo entre moléculas producidas por las plantas, como las estrigolactonas que aumentan la posibilidad de la colonización (Besserer et al., 2006), y la liberación de moléculas metabólicas fúngicas, como el factor MyC que actúa como regulador del crecimiento de la raíz (López-Ráez y Pozo, 2013).

Los HMA se especializan en proporcionar agua y nutrientes minerales, que no están disponibles en el suelo por su mala difusión, como el fósforo (Smith y Read, 2008; Wang et al., 2017a). La extensión del micelio extraradical a través de las partículas del suelo permite que aumente la superficie absorbente de la raíz hasta 10 veces más (Smith y Read, 2010). Debido a su mayor tasa metabólica, los HMA captan, acumulan y controlan el flujo de otros macronutrientes, además del fósforo, como son el nitrógeno, potasio, calcio, y micronutrientes como el zinc, cobre y molibdeno. Estos son movilizados del suelo a la planta hospedera; a cambio de esto, obtienen diversos carbohidratos (Baum et al., 2015; Wang et al., 2017a). Este control nutricional de los HMA ayuda a resolver la deficiencia de estos nutrientes en la planta y participa indirectamente en su tolerancia a factores de estrés abióticos y bióticos (Fig. 1; Turk et al., 2006).

Por otra parte, los HMA contribuyen a mantener la estabilidad de los agregados, ya que secretan una proteína asociada con la glomalina (Glomalin-related soil protein) que tiene un efecto cementante para las partículas minerales y evita su erosión (Rillig, 2004). Además, esta proteína

Cuadro 1: Principales características diferenciales entre micorrizas arbusculares y ectomicorrizas. Cuadro elaborado a partir de la información tomada de Smith y Read (2010) y Strullu-Derrien et al. (2018).

Características	Micorriza arbuscular	Ectomicorriza
Plantas a las que coloniza	La mayor parte de las plantas (herbáceas, árboles, antoceros y hepáticas, etc.)	Coníferas, angiospermas (arbustos, árboles) y algunas hepáticas.
Phylum de hongos asociados	Glomeromycota	Basidiomycota, Ascomycota y Mucoromycota (Endógeno)
Estilo de vida	Biotrofos obligados	Saprótrofos facultativos
Nutrientes que distribuye	Principalmente fósforo	Principalmente nitrógeno
Estructuras de intercambio de nutrientes	Arbusculos	Red de Hartig
Tamaño	Microscópico	Macroscópico

puede encontrarse a diversas profundidades del perfil edáfico y sus tasas de descomposición son lentas, lo que contribuye al almacenamiento de carbono orgánico en el suelo (Wang et al., 2017b).

Ectomicorrizas

Los hongos ectomicorrízicos (HEM) son organismos macroscópicos que pertenecen principalmente a los Phyla Ascomycota, Basidiomycota y, algunos, a Mucoromycota (Brundrett y Tedersoo, 2018). Los organismos de este grupo, además de ser simbioses son saprótrofos facultativos, ya que oxidan la materia orgánica del suelo para obtener carbono, aunque no de forma tan eficiente como los hongos saprótrofos (Lindahl y Tunlid, 2015). Los HEM presentan una estructura típica llamada red de Hartig, que transfiere nutrientes entre las células fúngicas y las vegetales (Fig. 2-E, letra c) y está conectada a las hifas o agregados hifales.

El desarrollo adecuado de la asociación micorrízica modifica la morfología de las raíces de las plantas formando los “tips”, que son engrosamientos de las puntas de las raíces micorrizadas. Este engrosamiento es regulado por la expresión génica de la planta, que puede facilitar la susceptibilidad de la raíz a ser colonizada (Kohler et al., 2015; Gehring et al., 2017). Durante el establecimiento de la asociación micorrízica ocurren cambios que influyen en el éxito de ambos simbioses, p. ej., en la actividad metabólica de la planta y en las interacciones competitivas entre dos o más especies de hongos ectomicorrízicos o al asociarse a una planta (Courty et al., 2010), o con otros simbioses (Simard et al., 1997).

A diferencia de los HMA, las hifas de los HEM crecen y no penetran las células corticales y más bien las envuelven. Entonces, se forma un manto o vaina de micelio que engrosa las células vegetales (“tips”), las cuales pueden ser bifurcadas, nodulares o coraloides (Fig. 2E, letra b) (Smith y Read, 2010). El manto que se forma alrededor de las puntas de las raíces permite que el micelio se extienda. Al extenderse accede a un mayor volumen de suelo y aumenta considerablemente el área de superficie efectiva para la absorción de nutrientes, en contraste con las raíces desnudas (Agrios, 1985; Bonfante y Perotto, 1995; Anderson y Cairney, 2007).

La relación biológica entre los HEM y las plantas es muy importante en ecosistemas templados y boreales. El

revestimiento de micorrizas es característico de la gran mayoría de los árboles de estas regiones y se estima que entre 10,000 y 60,000 especies de plantas son ectomicorrizadas con 20,000 a 25,000 especies de hongos ectomicorrízicos (Rinaldi et al., 2008). Estas asociaciones se forman con 2% de las coníferas, aunque también pueden darse en las angiospermas (Corrales et al., 2018). Sin embargo, ecológicamente la asociación es importante porque cubre grandes extensiones de bosques templados (Policelli et al., 2020). Esta simbiosis contribuye a mantener la biodiversidad de microorganismos en los suelos y el correcto mantenimiento de los ecosistemas por la transferencia de agua y nutrientes, principalmente el nitrógeno, hacia los árboles asociados (Read y Perez-Moreno, 2003).

2) Métodos generales de inoculación micorrízica

Hongos micorrízicos arbusculares

Los métodos de inoculación de HMA se componen de los siguientes pasos (Fig. 3A-G): A) colecta de esporas y B) propágulos micorrízicos, C) aislamiento e identificación, D) lavado y desinfección de esporas, E) propagación de esporas en laboratorio, F) producción masiva de la fuente de inóculo y, G) inoculación y producción en plantas de viveros. Los detalles de cada paso varían en relación con la especie de hongo y de la planta de interés a inocular (Bagyaraj y Stürmer, 2012).

Los HMA no producen cuerpos fructíferos y las esporas se producen sobre el micelio en el suelo, o dentro de las raíces (Fig. 1A, B) (Smith y Read, 2008). El aislamiento del inóculo se realiza a partir de esporas que se extraen directamente de muestras del suelo obtenidas en campo (Fig. 1A). Primero, se hace un lavado del suelo y este se pasa a través de tamices con diferente apertura de malla (p. ej., 150, 100 y 35 μ m). Lo que se recupera de cada tamiz se lava con agua para quitar las partículas de suelo y se mezcla con una solución de sacarosa al 50%, la cual se agita y se centrifuga. El sobrenadante es transferido a un tamiz más fino (35 μ m) y se enjuaga varias veces para retirar el exceso de sacarosa (Fig. 1C). Después del enjuague la muestra se pasa a una caja de Petri para observar las esporas al microscopio, posteriormente se separan y se recuperan los morfotipos de interés (Trejo-Aguilar, et al., 2008; Bagyaraj y Stürmer, 2012).

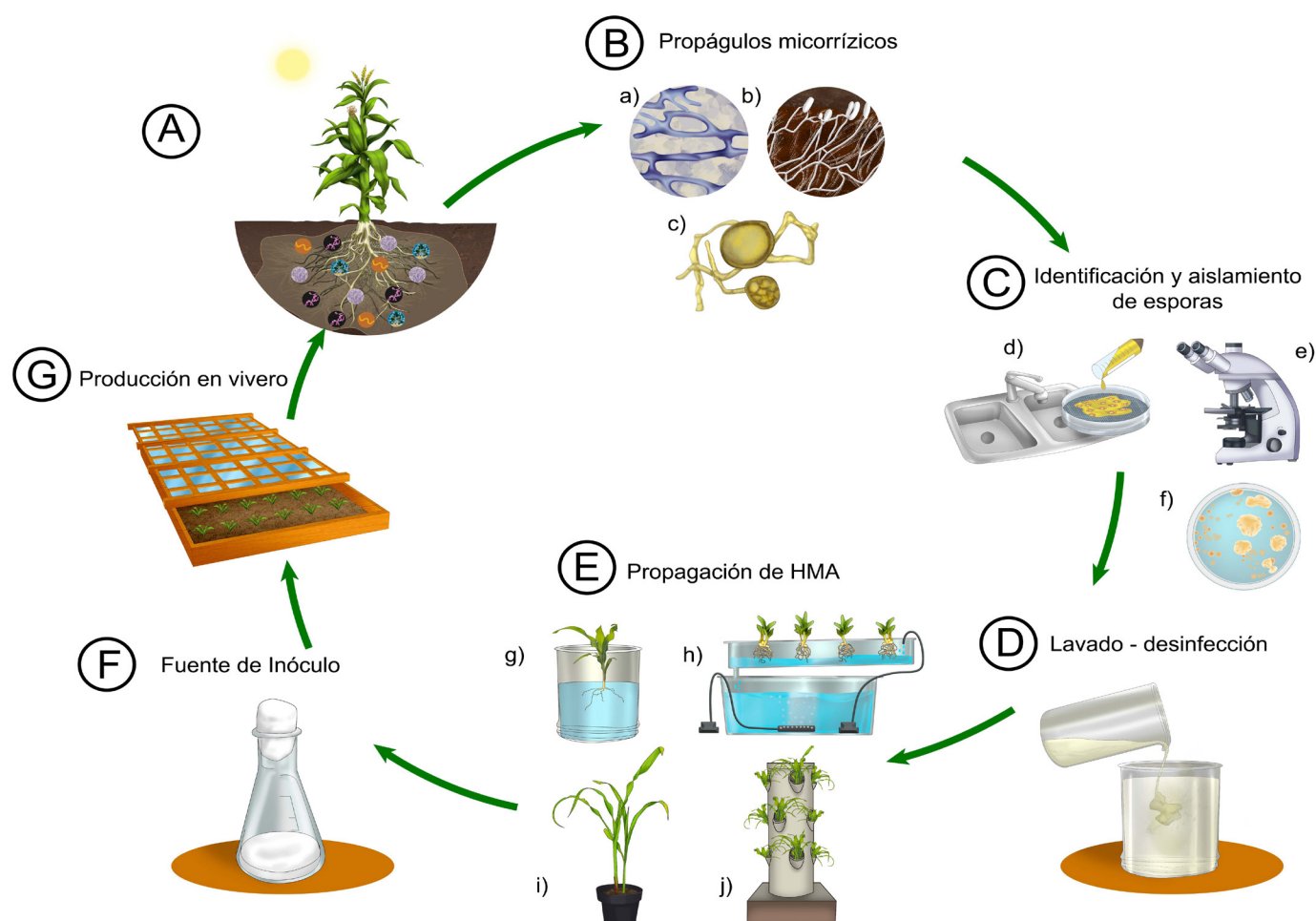


Figura 3: Esquema de producción de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) para su propagación y uso en campo. A. El inóculo proviene directamente de muestras de suelo traídas de campo; B. Los propágulos micorrízicos son a) raíces colonizadas, b) micelio, c) esporas; C. Las esporas de HMA se se identifican y aíslan en tres pasos d) extracción, e) identificación, f) cultivo, y se obtiene la fuente de inóculo (esporas); D. Las esporas se lavan y se desinfectan; E. Una vez lavadas, las esporas son propagadas en diferentes medios que pueden ser g) cultivo en medio acuoso (hidropónico); h) cultivos aeropónico; i) cultivo trampa, j) cultivos en sustrato sólido; F. El inóculo recuperado, se lleva al vivero para su propagación; G. La propagación se realiza en plantas que son susceptibles a la micorrización o también puede llevarse directamente a campo como una fuente de inóculo adicional en suelos que han sido perturbados. Ilustración de Gustavo Armando Rodríguez Sánchez.

Una vez separados los morfotipos, las esporas se desinfectan con métodos establecidos para cada especie de hongo, ya que estos presentan distinta susceptibilidad al proceso (Fig. 1D). Por ejemplo, la desinfección de esporas de *Glomus mosseae* T.H. Nicolson & Gerd. (Cepa INCAM 2) y *Glomus* sp. 1 (Cepa INCAM 4) se realiza con una mezcla de cloramina T-ceftaxilina, que mejora la tasa de germinación de las esporas en soluciones líquidas. Este procedimiento se ha utilizado con éxito para la micorrización de la zanahoria (Fernández et al., 2005).

La propagación de esporas se lleva a cabo utilizando plantas o cultivos trampa (Fig. 3E, letra i). Este método consiste en inocular una pequeña cantidad de las esporas aisladas en plantas que propagan rápidamente estos hongos, como las gramíneas y algunas leguminosas (Aguilar-Ulloa et al., 2016). Asimismo, los cultivos trampa pueden llevarse a cabo en diversos sustratos como turba, perlita, vermiculita, arena, arcilla, arcilla calcinada, materiales vegetales o forestales y las mezclas de algunos de ellos (Morton y Redecker, 2001); se sugiere que estos cultivos sean limitados

en fósforo para favorecer la asociación simbiótica (Johnson et al., 2010). Después de tres a seis meses bajo condiciones controladas, se obtiene la colonización de raíces nuevas, lo que favorece el crecimiento del hongo y su multiplicación. Posteriormente, tras un cambio en las condiciones ambientales se induce la esporulación (Brundrett et al., 1996) y se obtiene el suelo o sustrato con esporas, el cual se coloca en bolsas de plástico (Fig. 3F). El inóculo puede ser utilizado inmediatamente o ser almacenado a 4 °C; sin embargo, se debe considerar que conforme pase el tiempo se reduce la viabilidad de las esporas (Rincón et al., 2001).

Existen otros métodos más sofisticados de producción de esporas; entre ellos, el de medios hidropónicos y el cultivo aeropónico (Fig. 3E, letras g, h). En el primero, se colocan las plantas con sus radículas previamente colonizadas con un hongo micorrízico deseado en una solución nutritiva que se mantiene en aereación continua y manteniendo un pH regulado en el medio para evitar alteraciones ácido/base causadas por los exudados de la planta (Elmes et al., 1984; Fernández-Félix, 2003). El cultivo aeropónico, por otro lado, logra un crecimiento masivo y homogéneo de los HMA y evita la presencia de patógenos presentes en el suelo (Hung y Sylvia, 1988; Sylvia y Jarstfer, 1992). En este método las raíces de una planta, previamente micorrizadas, se colocan en una cámara oscura y son directamente irrigadas a través de un dosificador con una solución nutritiva. Posteriormente, las raíces y propágulos micorrízicos se remueven de la cámara, se cortan segmentos de 1 cm y las esporas se aíslan por tamizado (Fig. 3-C), para su posterior uso (Fernández-Félix, 2003). A pesar de lo innovador y sofisticado de los métodos anteriores, la propagación de inóculo a partir de esporas y cultivos trampa (Fig. 3-E, letra i) es el método más empleado, porque es la forma más cercana a la naturaleza biológica del hongo; además requiere menos implementos técnicos (Baum et al., 2015).

Para evaluar cuál es el método de propagación más adecuado, es importante estimar la densidad de esporas por gramo de inóculo. Este parámetro es importante porque aumenta las posibilidades de la micorrización, lo que se refleja en el crecimiento y desarrollo de la planta micorrizada (Gianinazzi et al., 1990). Para evaluar si la micorrización fue exitosa, se mide el porcentaje de colonización a partir de la segunda semana de inoculación. Para esto, se

tiñen las raíces (generalmente se utiliza el colorante azul tripano) y se observan al microscopio en busca de hifas, vesículas y arbuscúlos (Fig. 1-F, letras a, h, e, v) (Trejo-Aguilar et al., 2008). Un ejemplo de la importancia de la densidad de esporas es el que se ha observado en plantas de *Cucumis sativus* L. (pepino) sometidas a estrés salino (75 y 100 µM de NaCl), las cuales fueron inoculadas con diferente densidad de esporas (1×10^3 y 2×10^3). Los resultados mostraron que con el tratamiento de mayor densidad de esporas (2×10^3) aumentaron la biomasa de la raíz y el peso de los frutos, en ambos tratamientos de estrés salino. En cambio, con la menor densidad (1×10^3 esporas) aumentaron la biomasa de las raíces y de la parte aérea, pero no la de los frutos. Estos resultados muestran el efecto positivo que tiene la inoculación sobre el crecimiento de la planta en condiciones de estrés salino, pero el efecto deseado dependerá de la densidad de esporas empleadas (Haghighi et al., 2017).

Además de los inóculos utilizando una sola especie de HMA, se ha evaluado el efecto de inóculos de varios morfotipos de HMA sobre una planta. Por ejemplo, en cultivos de invernadero de cebolla (*Allium cepa* L.) crecidos en suelos deficientes de fósforo, las plantas aumentaron al doble su biomasa aérea cuando se utilizaron alguna de las siguientes especies: *Funneliformis caledonium* (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler, *F. mosseae* (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüssler, *Rhizophagus manihotis* (R.H. Howeler, Sieverd. & N.C. Schenck) C. Walker & A. Schüßler, *R. irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüßler, *Paraglomus occultum* (C. Walker) J.B. Morton & D. Redecker, *Racocetra fulgida* (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. Souza & Sieverd. y *Acaulospora spinosa* C. Walker & Trappe, todas pertenecientes a Glomeraceae (Gosling et al., 2016). De las combinaciones inoculadas, la de Glomeraceae tuvo mayor impacto en el crecimiento y la absorción de nutrientes en la planta, mientras que la inoculación con *Acaulospora* spp. y *Racocetra* Oehl, Souza & Sieverd, no tuvo impacto significativo comparado con los efectos observados en el tratamiento con Glomeraceae (Gosling et al., 2016). Estos resultados sugieren que el éxito de las inoculaciones se debe a la diversidad funcional del inóculo más que a la de la especie fúngica (López-Gómez et al., 2015).

Hongos ectomicorrízicos

La inoculación con ectomicorrizas en especies forestales como pinos y encinos es de gran importancia para lograr su supervivencia y/o establecimiento de estos últimos en el campo (Agarwal y Sah, 2009). La simbiosis es importante para incrementar la supervivencia y tasa de crecimiento de especies de interés como se ha visto en *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. y *Pinus patula* Schltdl. & Cham. (Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004), *Pinus pringlei* Shaw (López-Gutiérrez et al., 2018) y *Pinus montezumae* Gordon & Glend. (Barragán-Soriano et al., 2018; Rodríguez-Gutiérrez et al., 2019). La micorrización se realiza en los viveros durante la producción de la planta. A pesar de que en México existe escasa información documentada sobre métodos de obtención y aplicación de inóculos para obtener HEM en vivero, se ha logrado la inoculación de diferentes especies vegetales con ectomicorrizas a partir de distintos métodos (Arteaga-León et al., 2018; ver referencias de los Cuadros 2, 3).

En general, la inoculación con HEM se realiza mediante esporas o micelios obtenidos de los cuerpos fructíferos o de muestras de suelo recolectadas en el campo con la ectomicorriza de interés (Fig. 4, A, B). Una vez que se identifica el HEM se cultiva en el laboratorio. La inoculación se realiza a partir de un cultivo previo en monocepa o multicapa de esporas, los cuales utilizan una planta susceptible a la ectomicorrización. Este cultivo de esporas presenta un balance adecuado de nitrógeno y fósforo, y se deja crecer hasta que el hongo produce esporas; de ahí se inocula a la planta de interés (Cerrato y Alarcón, 2001). A continuación, se presentan los tres principales métodos de inoculación en HEM:

(1) Inoculación esporal. En este el inóculo es una suspensión de esporas maduras preparadas por trituración de carpóforos o esporomas maduros y limpios. Es un procedimiento económico y su preparación es relativamente sencilla. Se emplea en hongos que tienen una producción elevada de esporas, como son los géneros *Suillus* Micheli, *Scleroderma* Pers., *Rhizopogon* Fr. y *Pisolithus* Alb. & Schwein; también cuando las esporas toleran períodos largos de almacenamiento a 4 °C (Rincón et al., 2001). El uso de este método requiere conocimientos micológicos mínimos para cosechar los carpóforos cuando las esporas están maduras e inocularlos en las especies vegetales más ade-

cuadas (Quiroz et al., 2009). Se recomienda inocular el sustrato al momento de la siembra y volver a inocular al menos cuatro o cinco veces más, para asegurar la germinación de las esporas y el desarrollo del micelio (Gómez-Hernández et al., 2019). Este es el sistema de inoculación más recomendado para los HEM (Arteaga-León et al., 2018). Una variante de la técnica es el remojar las raíces podadas en una suspensión esporal homogenizada (16 × 108 esporas) (Valdés et al., 2010) y trasplantarlas a recipientes con sustrato previamente esterilizado (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999; Quiroz et al., 2009).

La inoculación esporal ha mostrado buenos resultados con plantas de *Pinus devoniana* Lindl. y *P. pseudostrobus* Gordon & Glend. inoculadas con *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch y *Scleroderma texense* Berg. (Valdés et al., 2010). En ensayos de vivero se han inoculado hasta siete millones de plantas de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, utilizando el sistema de riego con esporas de *Rhizopogon vinicolor* Smith (Castellano y Trappe, 1985). Las plántulas de *P. greggii* Engelm. ex Parl micorrizadas en invernadero mejoraron su crecimiento en altura y diámetro cuando fueron inoculadas con *Geastrum minimum* Schwein, *Boletus barrowsii* Thiers & Smith y *Suillus caeruleus* A.H. Sm. & Thiers; mientras que cuando fueron inoculadas con *Russula xerampelina* Schaeff., la biomasa aumentó (Casique Valdés et al., 2019).

(2) Inoculación miceliar o vegetativa. Este método requiere de un inóculo obtenido a partir de un cultivo puro del hongo micorrízico de interés. El inóculo se obtiene mediante el aislamiento de hifas o micelio de hongos que crecieron en medios de cultivo específicos (p. ej., papa dextrosa, extracto de malta, etc.), en un sustrato de turba de musgo humedecido, o por explantes de tejido vegetativo. Es, posiblemente, el método más efectivo; sin embargo, algunos hongos muestran dificultad para crecer de forma aislada o tienen baja viabilidad después de su aislamiento (Santiago-Martínez y Galindo-Flores, 2003). Por ejemplo, *Rhizopogon vinicolor* Smith es un hongo que crece bien en el medio de cultivo, pero no coloniza las raíces de *Pinus radiata* D. Don cuando se utiliza como inóculo vegetativo (Molina y Trappe, 1994). El éxito de la micorrización con hongos ectomicorrízicos se puede distinguir y cuantificar a partir de las modificaciones morfológicas de las raíces micorrizadas (Fig. 2, recuadro E inciso b).

Cuadro 2: Plantas huésped de bosques templados mexicanos, que forman asociaciones con hongos ectomicorrízicos. HEM=hongos ectomicorrízicos, OTU=Unidad Taxonómica Operativa, ^ano habían sido previamente reportadas en esa zona de estudio; ^bno se habían reportado, encontradas en propágulos.

Planta huésped	HEM asociado	Métodos de identificación	Referencia
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.	<i>Turbinellus floccosus</i> (Schwein.) Earle	Caracterización morfológica y anatómica de las puntas de raíz (tips) micorrizadas; amplificación de ARN de genes ribosomales	Lamus et al., 2015
<i>Pinus culminicola</i> Andresen & Beaman	18 géneros y 25 especies de HEM. 27 cepas incluidos: <i>Genea hispidula</i> Berk. ex Tul. & C. Tul. <i>Rhizopogon</i> sp. <i>Sclerogaster</i> sp. <i>Tuber</i> sp.	Caracterización morfológica macro y microscópica de muestras obtenidas en campo, cultivo a partir de aislamiento en muestras de suelo y cuerpos fructíferos	Garza et al., 2002
<i>Pinus greggii</i> Engelm. ex Parl.	<i>Pisolithus tinctorius</i> E. Fisch.	Caracterización morfológica macro y microscópica de 30 cuerpos fructíferos	Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	14 morfotipos distintos incluidos: <i>Byssocorticium</i> Bondartsev & Singer <i>Piloderma olivaceum</i> (Parmasto) Hjortstam <i>Cortinarius diasemospermus</i> Lamoure <i>Cortinarius mucosus</i> (Bull.) J. Kickx f. <i>Hydnellum conrescens</i> (Pers.) Banker <i>Russula</i> aff. <i>betularum</i> Hora <i>Sebacina vermifera</i> Oberw. <i>Sistotrema confluens</i> Pers. <i>Pseudotomentella</i> Svrček	Caracterización morfológica de raíces micorrizadas, amplificación y secuenciación de la región ITS (rDNA internal transcribed spacers), e identidad taxonómica por similitud nucleotídica en base de datos (GenBank)	Baeza-Guzmán et al., 2017
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	Atheliaceae sp. 1 y sp. 2 <i>Clavulina</i> sp. <i>Inocybe praetervisa</i> Quél. <i>Inocybe</i> sp. 4 <i>Russula abietina</i> Peck <i>Russula</i> sp. 1 Sebacinaceae sp. 1 y sp. 3 Thelephoraceae sp. 2 y sp. 3 <i>Tomentella</i> sp. 1	Identificación directa en campo, muestras de suelo, identificación molecular de OTU	Reverchon et al., 2012
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	27 especies que incluyen a: <i>Cadophora finlandica</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox <i>Geopora</i> sp. ^{a, b} <i>Hebeloma albocolossum</i> M.M. Moser <i>Hebeloma helodes</i> J. Favre ^{a, b} <i>Hebeloma leucosarx</i> P.D. Orton ^{a, b} <i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Quél. <i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell <i>Peziza</i> sp. 1 <i>Peziza</i> aff. <i>ostracoderma</i> Korf. Pezizaceae sp. 1 ^{a, b} ; sp. 2 ^{a, b} ; sp. 4 ^{a, b}	Caracterización morfológica de muestras obtenida en campo y caracterización genética de esporas de muestras de suelo	Garibay-Orijel et al., 2013

Cuadro 2: Continuación..

Planta huésped	HEM asociado	Métodos de identificación	Referencia
	<i>Pulvinula constellatio</i> (Berk. & Broome) Boud. ^b <i>Sebacina</i> sp. 1 ^b , sp. 2 ^b <i>Sordariales</i> sp. 1 ^b , sp. 2 ^b <i>Suillus tomentosus</i> Singer, Snell & E.A. Dick <i>Tuber separans</i> Gilkey ^b		
<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.	<i>Laccaria bicolor</i> (Maire) P.D. Orton	Identificación directa en campo, caracterización morfológica macro y microscópica	Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004
<i>Pinus pseudostrobus</i> Gordon & Glend.	<i>Laccaria proxima</i> (Boud.) Pat.	Caracterización morfológica macro y microscópica de muestras de esporomas	Carrasco-Hernández et al., 2010
<i>Pinus culminicola</i> Andresen & Beaman	18 géneros y 25 especies de HEM. 27 cepas incluidos: <i>Genea hispidula</i> Berk. ex Tul. & C. Tul. <i>Rhizopogon</i> sp. <i>Sclerogaster</i> sp. <i>Tuber</i> sp.	Caracterización morfológica macro y microscópica de muestras obtenidas en campo, cultivo a partir de aislamiento en muestras de suelo y cuerpos fructíferos	Garza et al., 2002
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	14 morfotipos distintos incluidos: <i>Byssocorticium</i> Bondartsev & Singer <i>Cortinarius diasemospermus</i> Lamoure <i>Cortinarius mucosus</i> (Bull.) J. Kickx f. <i>Hydnellum conrescens</i> (Pers.) Banker <i>Piloderma olivaceum</i> (Parmasto) Hjortstam <i>Pseudotomentella</i> Svrček <i>Russula</i> aff. <i>betularum</i> Hora <i>Sebacina vermifera</i> Oberw. <i>Sistotrema confluens</i> Pers.	Caracterización morfológica de raíces micorrizadas, amplificación y secuenciación de la región ITS (rDNA internal transcribed spacers), e identidad taxonómica por similitud nucleotídica en base de datos (GenBank)	Baeza-Guzmán et al., 2017
<i>Quercus glaucescens</i> Bonpl. <i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	<i>Lactarius subplinthogalus</i> Coker <i>Lactarius trichodermoides</i> Montoya Bandala & M. Herrera	Caracterización morfológica macroscópica de basidiomas y descripción de ectomicorrizas obtenidas en campo., amplificación de ITS (ITS1-5.8S-ITS2) y análisis filogenético	Herrera et al., 2018
<i>Quercus</i> sp.	<i>Boletus rubropunctus</i> Peck	Caracterización morfológica macro y microscópica de peridios, raíces ectomicorrizadas, y pustulas; amplificación de ITS (ITS1-5.8S-ITS2) y análisis filogenético	Smith y Pfister, 2009

Cuadro 3: Especies más utilizadas de hongos ectomicorrízicos para inocular plántulas del género *Pinus* L. en viveros forestales, en México. En el cuadro se señalan los métodos a partir de los cuales se obtiene el inóculo y las respuestas de las plantas a la inoculación. Ha=*Hebeloma alpinum* (J. Favre) Bruchet, Ll=*Laccaria laccata* var. *laccata* (Scop.) Cooke, Lt=*Laccaria trichodermophora* G.M. Muell., Lv=*Laccaria vinaceobrunnea* G.M. Muell., Pt=*Pisolithus tinctorius* (Mont.) E. Fisch., St=*Scleroderma texense* Berk., Tt=*Thelephora terrestris* Ehrh. (↑)=Incremento en la respuesta de la planta. N=nitrógeno, P=fósforo, Mg=magnesio, K=potasio, Zn= zinc y Fe=hierro.

Planta huésped	HEM empleado	Métodos de inoculación	Respuesta de la planta al inóculo	Referencias
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	<i>Laccaria bicolor</i> (Maire) P.D. Orton	Inóculo esporal a partir de cuerpos fructíferos crecidos en vermiculita y turba usando medios de cultivo; inoculación líquida directa en plántula	Formación exitosa de micorrizas	Santiago-Martínez et al., 2003
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	<i>Geopora</i> sp. <i>Hebeloma helodes</i> J. Favre <i>Hebeloma leucosarx</i> P.D. Orton <i>Peziza</i> sp. 1 <i>Peziza</i> . aff. <i>ostracoderma</i> Korf Pezizaceae Dumort. sp. 1, sp. 2, sp. 4 <i>Pulvinula constellatio</i> (Berk. & Broome) Boud. <i>Sebacina</i> sp. 1, sp. 2 Sordariales sp. 1, sp. 2. <i>Tuber separans</i> Gilkey	Inóculo proveniente de suelo con banco de esporas recolectadas; inoculación directa de suelo en la plántula	Formación exitosa de la micorriza	Garibay-Orijel et al., 2013
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	<i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell. <i>Suillus tomentosus</i> Singer, Snell & E.A. Dick	Inóculo esporal (concentración 10 ⁶ esporas) procedente de hongos frescos; inoculación directa en plántulas	Formación de ectomicorriza con ramificación coraloides de las raíces de cada planta sin rizomorfos	Galindo-Flores et al., 2015
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	<i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell. <i>Laccaria bicolor</i> (Maire) P.D. Orton <i>Laccaria laccata</i> var. <i>laccata</i> (Scop.) Cooke <i>Laccaria vinaceobrunnea</i> G.M. Muell.	Inóculo obtenido a través de píleos deshidratados y molidos manualmente; inoculación directa en plántulas	Las especies simpátricas (Ll y Lv) mostraron mayor crecimiento y eficiencia en la absorción de nutrientes	Rodríguez-Gutiérrez et al., 2019
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	<i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Qué.	Inóculo a partir de esporomas deshidratados y macerados en un molino; inoculación directa en plántulas	(↑) Calidad fisiológica (↑) Clorofila a y b Mejora el efecto en la interacción con bacterias	Barragán-Soriano et al., 2018



Cuadro 3: Continuación.

Planta huésped	HEM empleado	Método de inoculación	Respuesta de la planta al inóculo	Referencias
<i>Pinus ayacahuite</i> C. Ehrenb. ex Schltdl.	<i>Helvella</i> cf. <i>lacunosa</i> Afzel. <i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Quéf.	Inóculo esporal (concentración 10^6 - 10^8 esporas) a partir de esporomas recolectados en campo; inoculación directa en la plántula, en forma líquida	(↑) Peso total (↑) Contenido de N, P, Mg y Fe en la planta	Arteaga-León et al., 2018
<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham	<i>Laccaria laccata</i> (Scop.) Cooke <i>Suillus pseudobrevipes</i> A.H. Sm. & Thiers <i>Boletus clavipes</i> Pilát & Dermek <i>Laccaria</i> spp. <i>Hebeloma</i> spp.	Inóculo esporal (concentración 10^6 esporas) a partir de cuerpos fructíferos macerados; inoculación directa a la plántula, en forma líquida; inóculo esporal a partir de esporomas deshidratados	(↑) Altura, diámetro y peso total de la planta (↑) % de colonización de raíces (↑) Crecimiento de micelio extramatricial (↑) Diámetro (↑) Biomasa total de la planta (↑) Peso seco del follaje (↑) Peso seco de la parte aérea de la planta	Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004 Perea-Estrada et al., 2009
<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.	<i>Laccaria</i> spp. <i>Hebeloma</i> spp.	Inóculo esporal a partir de esporomas deshidratados; inoculación directa a la plántula, en forma líquida	(↑) Biomasa total de la planta (↑) Peso seco del follaje Raíces cortas	Perea-Estrada et al., 2009
<i>Pinus greggii</i> Engelm. ex Parl.	<i>Suillus pseudobrevipes</i> A.H. Sm. & Thiers.	Inóculo esporal a partir de esporomas deshidratados; inoculación directa a la plántula, en forma líquida	(↑) Peso seco de la parte aérea de la planta (↑) Crecimiento de micelio extramatricial	Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004
<i>Pinus devoniana</i> Lindl. <i>Pinus pseudostrobus</i> Gordon & Glend.	<i>Pisolithus tinctorius</i> (Mont.) E. Fisch. <i>Scleroderma texense</i> Berk.	Inóculo esporal de Pt (concentración 10^7) y St (concentración 10^6) a partir de esporomas en sustrato de turba y vermiculita; inoculación directa a la plántula a partir del sustrato	(↑) % de colonización de raíces (↑) Volumen de la planta (↑) Biomasa total de la planta	Valdés et al., 2010
<i>Pinus pringlei</i> Shaw	<i>Hebeloma alpinum</i> (J. Favre) Bruchet. <i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell. <i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.	Inóculo esporal a partir de píleos deshidratados y molidos Ha y Lt; en Tt, se utilizó sustrato infectado previamente con esporomas del hongo	(↑) Crecimiento y contenido de nutrientes Traslocación de K, Fe y Zn a los vástagos	López-Gutierrez et al., 2018

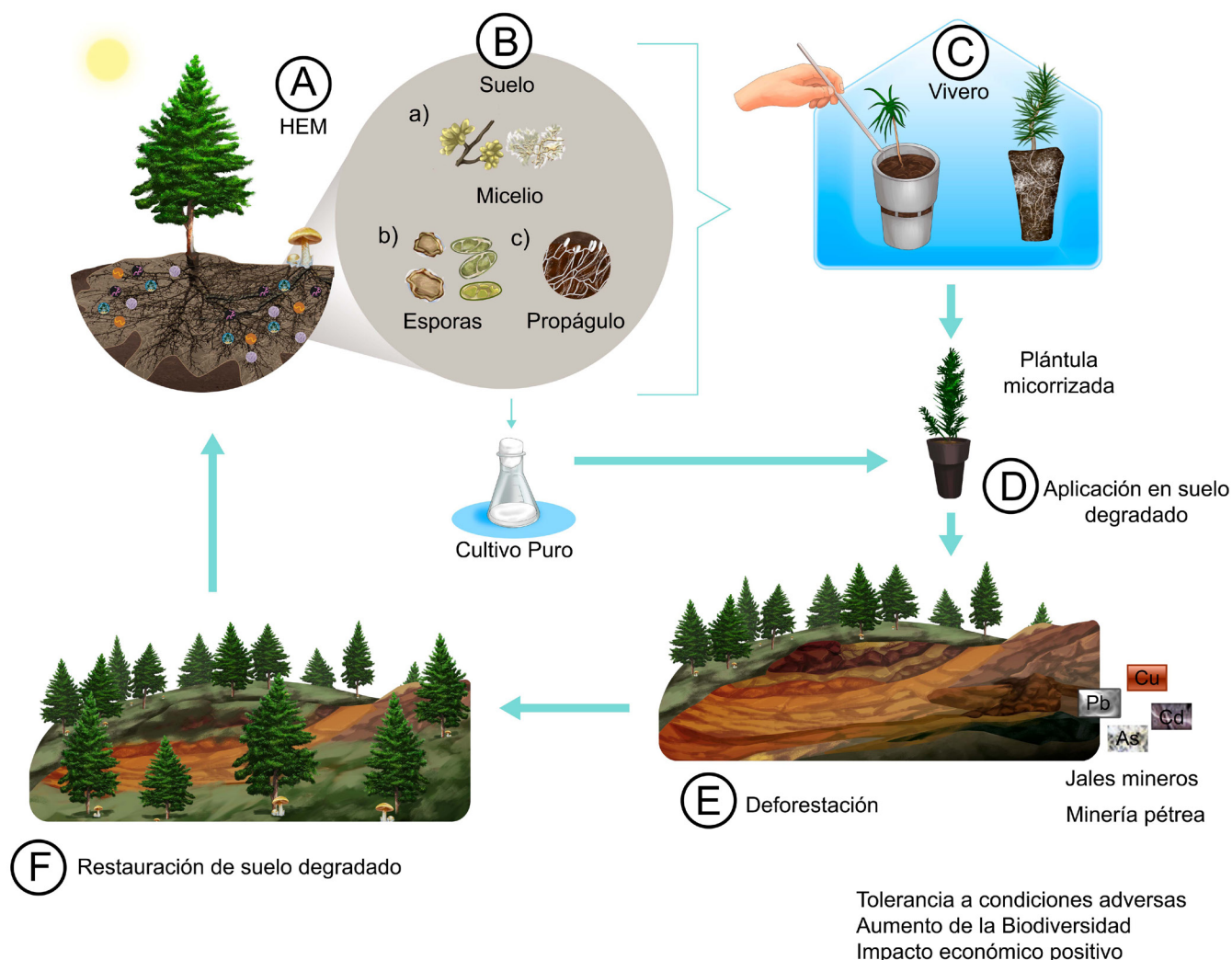


Figura 4: Aplicación de las ectomicorrizas con fines de recuperación ecológica. A. Las especies de hongos micorrízicos se extraen de campo; B. Se identifican las estructuras del hongo asociado a la especie arbórea de interés (conífera nativa) y se realiza una caracterización de las estructuras microscópicas (a=micelio, b=esporas, c=propágulo) de las muestras de suelo; C. El inóculo se aplica directamente sobre la plántula de interés; D. Una vez que la planta es micorrizada se trasplanta a macetas con suelo degradado como una forma de aclimatación; E. Una vez que la planta se adapta a esas condiciones se trasplantan en zonas degradadas (p. ej., áreas deforestadas o jales mineros donde hay presencia de metales pesados como plomo (Pb), cobre (Cu), arsénico (As) o cadmio (Cd); F. La recuperación del suelo por árboles micorrizados ya establecidos también tiene beneficios para el ecosistema, pues ayuda con la restauración del suelo degradado. Ilustración de Gustavo Armando Rodríguez Sánchez.

(3) Inoculación a partir de suelo. Consiste en utilizar como inóculo o propágulos muestras colectadas directamente del suelo, sin hacer una separación previa. El suelo contiene propágulos, que son las estructuras que conforman al hongo (micelios rizomorfos, esporas, esclerocios o trozos de raíces micorrizadas (Fig. 4B)); sin embargo, puede contener organismos patógenos o semillas de especies vegetales no deseadas (Quiroz et al., 2009). En general, el método

presenta buenos resultados, pero es variable en función del sitio de donde se obtiene el inóculo, ya que no se tiene un control sobre los otros agentes que pueda contener el suelo, además de los HEM deseados (Fig. 4A-D). Por otra parte, la extracción de suelo para obtener el inóculo no puede ser considerada como parte de una práctica de manejo sustentable, pues implica la remoción de un recurso no renovable. Por lo anterior, se recomienda utilizar métodos que

promuevan la conservación del suelo, como el manejo del inóculo dentro del sitio a través de plantas propagadoras.

3) Complejidad simbiótica

Entre la planta y el suelo existe una interfase muy específica conocida como micorrizósfera, que es la zona en la que se da la interacción entre el suelo, las raíces de las plantas y las hifas de los hongos (Linderman, 1988). La micorrizósfera es una zona muy compleja y dinámica donde se concentran los exudados de las raíces y de los hongos, los cuales son aprovechados por microorganismos que viven en el suelo (Barea et al., 2002). Las interacciones que se llevan a cabo promueven el ciclaje, la disponibilidad y la captura de nutrientes y esto tiene repercusiones sobre el crecimiento, la salud de la planta y la calidad del suelo (Azcón-Aguilar y Barea, 2015).

La señalización entre los hongos, las plantas y los microorganismos del suelo se lleva a cabo a través de señales químicas liberadas entre los participantes y el desarrollo de estructuras fúngicas especializadas (Brundrett, 2004; López-Ráez et al., 2011). Estas últimas, como se había mencionado, son los arbúsculos y junto con la red de Hartig se especializan en la transferencia de nutrientes y la comunicación química (Brundrett, 2004; Futai et al., 2008; Mello et al., 2013). Luego de que esta se establece, el micelio fúngico se extiende en el suelo formando vías de señalización, entre hongos, plantas de la misma especie, plantas de distintas especies y microorganismos (Jansa et al., 2013), conocidas como “redes micorrízicas comunes” (RMC) o “common mycorrhizal network” (Simard et al., 2012).

Las RMC tienen gran importancia ecológica y evolutiva debido a sus efectos positivos en la supervivencia de hongos, microorganismos y plantas vinculadas (Teste et al., 2009; Tedersoo et al., 2010; Smith et al., 2011; Kennedy et al., 2012; Gorzelak et al., 2015). Sin embargo, también importa el contenido de nutrientes en el suelo (Johnson et al., 2010), el tipo de suelo, y las interacciones con otros organismos (Tedersoo et al., 2010; Smith et al., 2011). En estas redes micorrízicas, su contribución principal consiste en transportar los nutrientes de la interfase suelo-planta y con ello favorecer la dinámica nutricional de los ecosistemas. Por ejemplo, los aminoácidos adquiridos por un simbionte fúngico pueden moverse a través del micelio de la red y dis-

persarse entre plantas vecinas unidas por las RMC (Simard et al., 1997; Smith y Read, 2010). Otro ejemplo es el carbono que se filtra al suelo mediante la rizodepositación y que es capturado por las hifas y llevado a otra planta (Bending et al., 2002). En las plántulas de *Pseudotsuga menziesii* (abeto de Douglas), se ha observado una ganancia neta de carbono de 6%, producto de estas conexiones miceliales (Simard et al., 1997).

Sin embargo, la formación de estas RMC es un proceso complejo, lo cual se debe, por una parte, a que existe cierta preferencia y especificidad de la planta huésped por diversas comunidades de hongos (Kiers et al., 2011) y microorganismos (Rutten y Gómez-Aparicio, 2018), y por otra, a la organización de las comunidades microbianas del suelo que modifican a su vez las características, diversidad y dinámica de la vegetación (Friesen et al., 2011; van der Putten et al., 2013; van der Heijden et al., 2015). Una vez formada la RMC, se promueve la interacción, retroalimentación y adaptación entre las comunidades de plantas y el microbioma edáfico, que favorece procesos ecosistémicos tales como el ciclaje de nutrientes y la formación del suelo (Bauman et al., 2016; Erktan et al., 2018; López-García et al., 2018).

La biocomplejidad de las interacciones ecológicas, como las expuestas, es analizada por modelos ecológicos que buscan entender cuáles factores determinan la presencia de ciertas especies para conservar las funciones de un ecosistema (Johnson et al., 1996). Los modelos que incluyen la presencia de las asociaciones micorrízicas muestran un aumento en la diversidad de especies tanto vegetales como de hongos, lo que puede tener repercusiones en los procesos y/o funciones del ecosistema, como es el caso de la productividad vegetal, p. ej. biomasa, contenido de clorofila, etc. (Hart et al., 2001). La biomasa vegetal aumenta entre 10 y 75% cuando se manipula la riqueza de plantas hospederas (Klironomos et al., 2000), mientras que un aumento en la riqueza de hongos micorrízicos promueve un mejor establecimiento de las plántulas, ya que aumenta la variación genética interespecífica y se favorece la colonización de las raíces (Hart et al., 2001; Young, 2015).

Las interacciones bajo el suelo dependen del contexto ecológico, pues la respuesta de la planta huésped al hongo es variada. Los HMA obtenidos de suelos de diver-

sas ubicaciones geográficas pueden ser inoculados en una planta y cuando esta es trasplantada en otros suelos (con variaciones en textura, pH y niveles de nutrientes), la asociación simbiótica puede generar interacciones positivas o negativas, que pueden reflejarse en un aumento o disminución de la biomasa vegetal (Ji et al., 2013).

Por lo tanto, la búsqueda de mejores alternativas para recuperar terrenos degradados por el cambio de uso del suelo debe considerar la planta, sus simbiontes y las características físicas del suelo (pH, condiciones hídricas; Ji et al., 2013). Por ejemplo, en plantas de *Pinus montezumae*, de un año, que fueron inoculadas con *Hebeloma mesophaeum* Pers. y bacterias promotoras de crecimiento, se observó que su contenido de clorofila *a* y *b* aumentan, y su calidad fisiológica mejora (Barragán-Soriano et al., 2018). Esto ha sido señalado por revisiones recientes para el caso de la restauración de zonas mineras a partir del uso de HMA (Wang, 2017) o la utilización de organismos nativos adaptados a este tipo de zonas degradadas (Koziol et al., 2018). Para lograr esto se vuelve necesario conocer, identificar y aplicar la microbiota adecuada a cada sistema de estudio.

4) Importancia de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus* en la restauración de bosques templados

En México, el deterioro de recursos forestales, particularmente de los bosques templados, y la erosión de los suelos, son fenómenos asociados con el cambio de uso de suelo (p. ej., prácticas silvopastoriles inadecuadas, minería o contaminación química), lo que hace necesario implementar programas de restauración y/o recuperación ecológica. Estos programas deben optimizar el re-establecimiento de la cubierta vegetal, con el fin de recuperar suelos degradados, o bien, utilizarlos para un manejo comercial sostenible (Calva-Soto y Pavón, 2018).

En los bosques templados de México, los géneros *Pinus*, *Juniperus* y *Abies* Mill. son las coníferas más representativas dentro de las gimnospermas. Su importancia radica en que presentan un alto nivel de endemismo (Rzedowski, 2006): de las 94 especies de coníferas registradas en el país, 43 son endémicas, lo que equivale a 46% del total; el género *Pinus* (Pinaceae) tiene 22 especies endémicas; *Juniperus*, 16 y *Abies*, 5 (Gernandt y Pérez-de la

Rosa, 2014). Por otro lado, la angiosperma dominante y de notoria diversidad en estos bosques pertenece al género *Quercus* (Fagaceae), con alrededor de 160 especies en México (González-Espinosa et al., 2012), lo que representa 32% de la diversidad mundial.

Pinus, *Juniperus*, *Abies* y *Quercus* presentan una gran afinidad por la asociación micorrízica; las raíces y copas de sus especies generan las condiciones propicias para el crecimiento de los hongos, ya que mantienen la humedad necesaria para favorecer su desarrollo (Nixon, 2006; González-Espinosa et al., 2012). Particularmente los juníperos y los pinos se reconocen como especies pioneras que recolonizan el suelo gracias a sus características de rápido crecimiento y de adaptación a condiciones edáficas nutricionalmente pobres (Dvorak et al., 1996; Martínez et al., 2007). Ambos son micorrízicos y representan un enorme potencial para utilizarse en programas de reforestación y/o recuperación de sitios degradados (Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004; Garibay-Orijel et al., 2013; Jacobs et al., 2015). Sus principales ventajas radican en su mayor capacidad para absorber nutrientes y agua, y mayor supervivencia y resistencia a patógenos; además, la biomasa generada bajo el suelo por el crecimiento del micelio favorece la formación y retención del suelo (Koele et al., 2009; Turpault et al., 2009; Adams, 2014).

Debido a que numerosas especies de HEM cuentan con esporomas de interés culinario, esto puede representar una estrategia para crear bosques comestibles o alimenticios (Sousa et al., 2012; Boroujeni y Hemmatinezhad, 2015; Gómez-Romero et al., 2015; Peña-Becerril et al., 2016; Gómez-Hernández et al., 2019). Además, *Pinus patula* y *Pinus greggii* son especies forestales de gran importancia económica en México (Dvorak et al., 1996). Lo anterior es relevante en el sentido de promover o propiciar el manejo de especies de importancia económica para la restauración.

A pesar de la importancia de estas especies, tanto plantas como simbiontes potenciales, hay poca investigación con respecto a las HEM que se encuentran en el campo y que se aplican en los viveros para la supervivencia de especies de coníferas. A continuación, se presentará información de: 1) los efectos de las HEM en los bosques templados degradados y 2) ejemplos de la utilización de HEM en bosques degradados.

5) Consideraciones para el establecimiento de la simbiosis en bosques degradados

En la mayoría de los suelos muy alterados no es posible recuperar la vegetación original. Se puede inducir el desarrollo de especies vegetales, preferentemente nativas, que sirvan de protección y sobre todo que permitan conservar y aumentar la fertilidad del suelo. Esto puede hacerse mediante la siembra de plantas micorrizadas previamente y producidas en vivero. También puede lograrse vía la inoculación directa de propágulos micorrízicos en las plántulas creciendo en el bosque (Figs. 3, 4).

Primero, hay que seleccionar correctamente los hongos ectomicorrízicos para la inoculación de las plántulas. Este paso es importante porque si la cepa no es la conveniente, o las especies no son compatibles, se puede afectar negativamente el crecimiento y biomasa de las plántulas (Barroetaveña et al., 2012). En un experimento en el que se utilizaron especies de hongos y plantas simpátricas se observa una mayor eficiencia en la acumulación de nutrientes y biomasa que en especies alopátricas (Rodríguez-Gutiérrez et al., 2019).

Por otro lado, también debe tomarse en cuenta la capacidad intrínseca de las plantas para establecer asociaciones simbióticas con la microbiota endógena o con propágulos micorrízicos en zonas con remanentes de bosques conservados (Aradottir y Hagen, 2013). Como se mencionó en la sección tres, la asociación simbiótica es compleja y depende del hospedero, los simbioses potenciales y las características del suelo (Ji et al., 2013).

Además, es necesario considerar la presencia de propágulos micorrízicos en zonas con un grado de deforestación o cercanos a la matriz del bosque. Aún en terrenos en los que se ha eliminado la cobertura vegetal y se ha perdido la mayor parte del suelo, se han encontrado diversos propágulos micorrízicos (González-Chávez, 2005). Estos propágulos, al estar sometidos a condiciones de estrés presentan ventajas porque ya están adaptados a estas condiciones (González-Chávez et al., 2005; Koziol et al., 2018).

Finalmente, el uso de hongos potenciales para colonizar plantas forestales debe considerar la capacidad de los hongos para colonizar sus raíces, así como los efectos positivos hacia las plantas (Brundrett, 2004; Kjoller, 2006).

La consecución de estas plantas micorrizadas en vivero y su uso probado (Cuadros 2, 3) muestran que el éxito de los programas de inoculación con ectomicorrizas en plantas forestales debe basarse en especies nativas, tanto de hongos como de plantas (Policelli et al., 2020). Lo anterior está relacionado con un aumento en la supervivencia y las tasas de crecimiento de los árboles, condición necesaria para que el trasplante y supervivencia en campo se vuelvan factibles en términos de recuperación ecológica (Cruz-Ulloa, 1999).

Por ello, es importante definir las especies nativas de hongos de los bosques degradados, susceptibles de recuperación. El tener opciones de inóculo de especies nativas representa uno de los mayores retos en la investigación en el área de micorrizas; no solo en México, también a nivel mundial (Molina et al., 2005). Si esto no es considerado, se presenta el riesgo de que el hongo inoculado *in vitro* o en vivero, una vez en el campo, sea desplazado por otros más adaptados al medio, debido a las complejidades de la interacción micorrízica ya mencionada (Molina et al., 2005).

6) Ejemplos de la utilización de hongos ectomicorrízicos y micorrizas arbusculares en bosques templados degradados

La riqueza de HEM nativos es una cualidad positiva para las plantas. En *Pinus rudis* Endl. y *P. ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltdl., se identificaron 13 géneros que micorrizados favorecen su cultivo en vivero (Bran et al., 1998). Por otra parte, se ha observado que *P. culminicola* Andresen & Beaman presenta una gran diversidad endógena de HEM en sus raíces, como es el caso de ascomicetos productores de esporas muy pequeños, los cuales han sido identificados a través de unidades taxonómicas operacionales (OTUs, por sus siglas en inglés) (Garibay-Orijel et al., 2013). En la práctica silvícola de *P. culminicola* se han recuperado y almacenado diversas estructuras fúngicas (p. ej., carpóforos; Garza et al., 2002), con las que se podrían realizar otros estudios de efectividad micorrízica (Garibay-Orijel et al., 2013; Cuadro 2).

En condiciones de vivero se han obtenido y propagado plántulas de algunas especies de *Pinus* con HEM (ver referencias en Cuadro 3) donde el inóculo esporal es el mé-

todo más empleado, porque favorece la supervivencia y el desarrollo de las plántulas en etapas tempranas, pues facilita la absorción y el transporte de nutrientes y agua. Los HEM que se obtienen de vivero pueden ser reintroducidos directamente al hábitat degradado y así mejorar la supervivencia de las plantas en el campo; o bien las plántulas, una vez micorrizadas, pueden ser trasplantadas, ya que están mejor adaptadas a las condiciones ambientales locales (Ortega-Larrocea, 2015).

El éxito del uso directo de esporas de HEM con fines de recuperación ecológica dependerá de su longevidad y resistencia. Por ejemplo, las esporas provenientes de sitios degradados tienen mayor capacidad de reintegrarse al ecosistema porque están mejor adecuadas a las condiciones (Buscardo et al., 2010). En el caso de los ascomicetos, a pesar de producir esporomas pequeños, subepígeos o hipógeos, estos son resistentes y longevos (Garibay-Orijel et al., 2013). Sin embargo, no se debe olvidar la estructura cambiante de las comunidades arbóreas. El crecimiento, edad y tamaño de los árboles, modulan la riqueza, diversidad, composición y abundancia de esporas de HEM; ya sean nativos o introducidos (Bonet et al., 2004; Fernández-Toirán et al., 2006).

Los efectos benéficos de la reinserción, en áreas perturbadas, de ectomicorrizas propagadas en viveros ya han sido descritos. Franco y colaboradores (2014) observaron un mayor crecimiento de plántulas de *Pinus pinaster* Ait. inoculadas con *Laccaria* sp., *Rhizopogon* sp. y *Suillus bovinus* Gray y *Pisolithus* Alb. & Schwein. Los inóculos de estas especies de HEM fueron obtenidos cinco años después de reforestar áreas quemadas. Estos resultados indican la persistencia de estas micorrizas aún después del evento de fuego, y de su capacidad de fomentar la presencia de otras comunidades de HEM además de las inoculadas.

Otro ejemplo de la utilización de HEM, es la que se lleva a cabo en suelos contaminados con metales. En lugares conocidos como “presas de jales” (residuos de la explotación minera) se presentan elementos potencialmente tóxicos (EPT; por ej., arsénico y plomo, entre otros), con efectos nocivos tanto para la salud humana como para las plantas. Los EPT presentes en los residuos o presas de jales impiden que se establezcan o desarrollen las plantas (Ortega-Larrocea, 2015). Estos lugares pueden ser estabi-

lizados mediante la reforestación de plántulas con micorrizas que toleran tales condiciones adversas. Lo anterior permite recobrar parte de la cobertura vegetal del lugar a partir de la colonización de plantas micorrizadas y reducir los efectos adversos causados por la minería, ya que se promueve la formación de suelo (Ortega-Larrocea, 2015). El micelio de los hongos micorrízicos es capaz de acumular altas concentraciones de metales como el cobre y el arsénico, lo cual significaría menor toxicidad para la planta huésped (González-Chávez et al., 2005; Ortega-Larrocea, 2015).

En otro experimento, se inocularon especies de *Pinus densiflora* Siebold & Zucc. y *Quercus variabilis* Blume, separadamente con tres especies de HEM (*Pisolithus* sp., *Cenococcum geophilum* Fr., *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke), y se trasplantaron a jales mineros con altas concentraciones de cobre; se demostró que después de seis meses las plántulas inoculadas mostraban altas tasas de supervivencia y crecimiento, absorbieron más nutrientes, y acumularon más cobre y zinc en las raíces que en los brotes (Zong et al., 2015). Estos datos demuestran la importancia de las ectomicorrizas para mejorar la supervivencia y el rendimiento, en general, de plántulas del género *Pinus* en condiciones de contaminación del suelo, como son las presas de jales mineros (Zong et al., 2015).

Las especies del género *Juniperus* también se han utilizado en labores de restauración; sin embargo, se han estudiado poco las asociaciones micorrízicas que establecen. Entre las especies utilizadas destacan *Juniperus comitana* Martínez y *Juniperus deppeana* var. *gamboana* (Mart.) R.P. Adams., que también son especies endémicas y vulnerables en México, de acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2022). Otro grupo de especies son las que se encuentran en zonas de vegetación secundaria en jales mineros como *Juniperus deppeana* Steud., *Juniperus flaccida* Schltdl. y *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl., las cuales también aportan materia prima a pobladores locales (Zamora-Serrano et al., 2012).

A pesar de la importancia de estas plantas en labores de restauración, durante la búsqueda de información para este trabajo no se encontraron investigaciones detalladas en México de especies de hongos nativos que

formen asociaciones micorrízicas con *Juniperus* para emplearse en estrategias de recuperación ecológica. Sin embargo, para España, trabajos con *Juniperus oxycedrus* L. en simbiosis con una mezcla de HMA *Glomus intraradices* N.C. Schenck & G.S. Sm., *Glomus deserticola* Trappe, Bloss & J.A. Menge y *Glomus mosseae* (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe, demostraron una estimulación en el crecimiento y en los contenidos de nitrógeno y fósforo en los brotes. Además, se incrementó la actividad de las enzimas peroxidasa y superóxido dismutasa, indispensables para la eliminación de peróxido de hidrógeno y del radical superóxido; esta mayor actividad de enzimas antioxidantes podría contribuir a tolerar condiciones de estrés hídrico (Alguacil et al., 2006).

Estos resultados muestran la importancia de identificar especies nativas de hongos micorrízicos que pudieran estar asociados con especies de plantas mexicanas, como *Juniperus comitana* y *J. deppeana* var. *gamboana*. Por otra parte, la presencia de estas especies en condiciones ambientales adversas permitiría su utilización como potenciales remediadoras (Fig. 4E-H).

Conclusiones

La complejidad de la asociación simbiótica hace necesario identificar las especies que forman micorrizas de manera natural en el campo.

El método de inoculación por esporas tanto de endo como de ectomicorrizas es uno de los más efectivos. Otra práctica común es el uso directo de suelo; sin embargo, esta práctica tiene repercusiones negativas sobre los ecosistemas.

La variedad de las especies de HEM y sus efectos en la planta son específicos, por lo que se sugiere seguir evaluando métodos que sean más adecuados para cada especie. El éxito de la asociación y de su producción en viveros requiere el uso de técnicas adecuadas.

La búsqueda de nuevas metodologías con la finalidad de obtener técnicas de inoculación específicas y adecuadas, permitirán un manejo efectivo y sostenible, que presente los mejores resultados en viveros forestales. De este manera, las micorrizas obtenidas tendrán mayor potencial de utilización en la repoblación forestal y recuperación ecológica.

Contribución de autores

RCO y SMR concibieron y diseñaron la revisión del tema. SMCS y JPR revisaron los artículos y escribieron el manuscrito. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Esta revisión forma parte de los objetivos del proyecto de problemas nacionales financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Proyecto PN 2015-218: "Estrategia de rehabilitación ecológica empleando biodiversidad nativa, en bosque templado afectado por actividad minera pétrea y agropecuaria". JPR y SMR recibieron una beca posdoctoral por parte del proyecto PN 2015-218, con número de becario 29116 y 42629, respectivamente.

Agradecimientos

Agradecemos a Gustavo Armando Rodríguez Sánchez por la elaboración de las ilustraciones y a Verónica Montserrat Rodríguez Sánchez, por el apoyo en los cambios realizados a las mismas. También agradecemos los comentarios y sugerencias, a los dos revisores y a los editores. Estos cambios hicieron mejorar sustantivamente el manuscrito.

Literatura citada

- Adams, R. 2014. Junipers of the world: the genus *Juniperus*. 4th ed. Trafford Publishing Co. Bloomington, USA. 422 pp.
- Agarwal, P. y P. Sah. 2009. Ecological importance of ectomycorrhizae in world forest ecosystems. *Nature and Science* 7(2): 107-116.
- Agrios, G. N. 1985. Fitopatología. Editorial Limusa. México, D.F., México. 756 pp.
- Aguiar-Ulloa, W., P. Arce-Acuña, F. Galiano-Murillo y T. J. Torres-Cruz. 2016. Aislamiento de esporas y evaluación de métodos de inoculación en la producción de micorrizas en cultivos trampa. *Revista Tecnología en Marcha* 29(7): 5-14. DOI: <https://doi.org/10.18845/tm.v29i7.2700>
- Akiyama, K., K. Matsuzaki y H. Hayashi. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435(7043): 824-827. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature03608>



- Alarcón, A. y R. Ferrera-Cerrato. 1999. Manejo de la micorriza arbuscular en sistemas de propagación de plantas frutícolas. *Terra Latinoamericana* 17(3): 179-191.
- Alguacil, M., F. Caravaca, P. Diaz-Vivancos, J. A. Hernández y A. Roldán. 2006. Effect of arbuscular mycorrhizae and induced drought stress on antioxidant enzyme and nitrate reductase activities in *Juniperus oxycedrus* L. grown in a composted sewage sludge-amended semi-arid soil. *Plant and Soil* 279(1): 209-218. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-005-1238-3>
- Anderson, I. C. y J. W. G. Cairney. 2007. Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier. *FEMS Microbiology Reviews* 31(4): 388-406. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2007.00073.x>
- Andrade-Torres, A., I. Oros-Ortega, L. Solís-Ramos, R. Guzmán-Olmos, L. Lara-Pérez, L. Sánchez-Velásquez y V. Rodríguez. 2015. Simbiosis ectomicorrízica y diversidad de hongos ectomicorrízicos en dos estados sucesionales del bosque de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schltdl. & Cham., del Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz. In: Pineda-López, M. R., L. R. Sánchez-Velásquez y J. C. Noa-Carranza (eds.). *Ecología, biotecnología y conservación del género Abies en México, estudios de Abies en México*. Editorial Académica Española. Saarbrücken, Alemania. Pp. 81-105.
- Aradottir, A. y D. Hagen. 2013. Ecological restoration: approaches and impacts on vegetation, soils and society. *Advances in Agronomy* 120: 173-222. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407686-0.00003-8>
- Arteaga-León, C., J. Pérez-Moreno, D. Espinosa-Victoria, J. J. Almaraz-Suárez, H. Silva-Rojas y A. Delgado-Alvarado. 2018. Ectomycorrhizal inoculation with edible fungi increases plant growth and nutrient contents of *Pinus ayacahuite*. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(4): 1089-1099. DOI: <http://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2235>
- Azcón-Aguilar, C. y J. M. Barea. 2015. Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 25(2): 372-396. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000035>
- Baeza-Guzmán, Y., R. Medel-Ortiz y R. Garibay-Orijel. 2017. Caracterización morfológica y genética de los hongos ectomicorrízicos asociados a bosques de *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Cofre de Perote, Veracruz. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1): 41-48. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.027>
- Bagyaraj, J. y S. Stürmer. 2012. Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). In: Moreira, F., E. Huising y D. Bignell (eds.). *Manual de Biología de Suelos Tropicales*. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F., México. Pp. 217-41.
- Barea, J., R. Azcón y C. Azcón-Aguilar. 2002. Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie van Leeuwenhoek* 81(1): 343-51. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020588701325>
- Barragán-Soriano, J., J. Pérez-Moreno, J. Almaraz-Suárez, M. Carcaño-Montiel y K. Medrano-Ortiz. 2018. Inoculation with an edible ectomycorrhizal fungus and bacteria increases growth and improves the physiological quality of *Pinus montezumae* Lamb. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24(1): 3-16. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.01.010>
- Barroetaveña, C., V. Bassani y M. Rajchenberg. 2012. Inoculación micorrízica de *Pinus ponderosa* en la Patagonia Argentina: colonización de las raíces, descripción de morfotipos y crecimiento de las plántulas en vivero. *Bosque (Valdivia)* 33(2): 163-169. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002012000200006>
- Baum, C., W. El-Tohamy y N. Gruda. 2015. Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Scientia Horticulturae* 187: 131-141. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.03.002>
- Bauman, D., O. Raspe, P. Meert, J. Degreef, J. Ilunga-Muledi y T. Drouet. 2016. Multiscale assemblage of an ectomycorrhizal fungal community: the influence of host functional traits and soil properties in a 10-ha miombo forest. *FEMS Microbiology Ecology* 92(10): fiw151. DOI: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw151>
- Bending, G. D., E. J. Poole, J. M. Whipps y D. J. Read. 2002. Characterisation of bacteria from *Pinus sylvestris*-*Suillus luteus* mycorrhizas and their effects on root-fungus interactions and plant growth. *FEMS Microbiology Ecology* 39(3): 219-227. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00924.x>
- Besserer, A., V. Puech-Pagès, P. Kiefer, V. Gomez-Roldán, A. Jauneau, S. Roy, J. Portais, C. Roux, G. Bécard y N. Séjalon-Delmas.

2006. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology* 4(7): e226. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040226>
- Bonet, J., C. Fischer y C. Colinas. 2004. The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 203(1-3): 157-175. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.063>
- Bonfante, P. y A. Genre. 2008. Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. *Trends in Plant Science* 13(9): 492-98. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.07.001>
- Bonfante, P. y S. Perotto. 1995. Tansley review no. 82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist* 130(1): 3-21.
- Boroujeni, D. S. y B. Hemmatinezhad. 2015. Review of application and importance of ectomycorrhiza fungi and their role in the stability of ecosystems. *Biosciences Biotechnology Research Asia* 12(1): 153-58.
- Bran, M. C., R. Flores-Arzú, E. Rodríguez y F. Culajay. 1998. Hongos ectomicorrícicos asociados a *Abies guatemalensis*, *Pinus rudis* y *P. ayacahuite* de la Sierra de Los Cuchumatanes y su aprovechamiento para la producción de planta forestal micorrizada (Fase I), Informe técnico final, Dirección General de Investigación (DIGI). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala, Guatemala. 23 pp.
- Brundrett, M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews* 79(3): 473-495. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1464793103006316>
- Brundrett, M. y L. Tedersoo. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220(4): 1108-1115. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Brundrett, M. C., C. Walker, C. J. Harper y M. Krings. 2018. Fossils of arbuscular mycorrhizal fungi give insights into the history of a successful partnership with plants. In: Krings, M., C. Harper, N. Cuneo y G. Rothwell (eds.). *Transformative Paleobotany*. Academic Press. London, UK. Pp. 461-480. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813012-4.00019-X>
- Brundrett, M. C., N. L. Bougher, B. Dell, T. S. Grove y N. Malajczuk (eds.). 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture* (Vol. 32). Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia. 374 pp. <http://hdl.handle.net/102.100.100/229176?index=1> (Consultado Octubre, 2019).
- Buscardo, E., S. Rodríguez-Echeverría, M. P. Martín, P. De Angelis, J. Santos Pereira y H. Freitas. 2010. Impact of wildfire return interval on the ectomycorrhizal resistant propagules communities of a Mediterranean open forest. *Fungal Biology* 114(8): 628-636. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2010.05.004>
- Calva-Soto, K. y N. Pavón. 2018. La restauración ecológica en México: una disciplina emergente en un país deteriorado. *Madera y Bosques* 24(1): e2411135. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2411135>
- Carrasco-Hernández, V., J. Pérez-Moreno, V. Espinosa-Hernández, J. Almaraz-Suárez, R. Quintero-Lizaola y M. Torres-Aquino. 2010. Caracterización de micorrizas establecidas entre dos hongos comestibles silvestres y pinos nativos de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 1(4): 567-77.
- Carrera-Nieva, A. y G. López-Ríos. 2004. Manejo y evaluación de ectomicorrizas en especies forestales. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 10(2): 93-98.
- Casique Valdés, R., R. Mendoza Villarreal, F. Galindo García, S. González Morales y S. Sanchez Peña. 2019. Improved parameters of *Pinus greggii* seedling growth and health after inoculation with ectomycorrhizal fungi. *Southern Forests: a Journal of Forest Science* 81(1): 23-30. DOI: <http://doi.org/10.2989/20702620.2018.1474415>
- Castellano, M. A. y J. M. Trappe. 1985. Ectomycorrhizal formation and plantation performance of Douglas-fir nursery stock inoculated with *Rhizopogon* spores. *Canadian Journal of Forest Research* 15(4): 613-617. DOI: <https://doi.org/10.1139/x85-100>
- Cerrato, R. y A. Alarcón. 2001. La microbiología del suelo en la agricultura sostenible. *CIENCIA ergo-sum. Revista Científica Multidisciplinaria de Prospectiva* 8(2): 175-183.
- Chapin, F. S., P. Matson y P. M. Vitousek. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (2nd ed.). Springer Science & Business Media. New York, USA. 548 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- Corrales, A., T. W. Henkel y M. E. Smith. 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics - biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist* 220(4): 1076-1091. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15151>

- Courty, P. E., M. Buée, A. G. Diedhiou, P. Frey-Klett, F. Le Tacon, F. Rineau, M. P. Turpault, S. Uroz y J. Garbaye. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry* 42(5): 679-698. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.12.006>
- CROP. 2019. Crop Protection Compendium Database. CABI. <https://www.cabi.org/cpc/> (consultado abril, 2019).
- Cruz-Ulloa, B. 1999. Micorrización en la conservación de los bosques. *CIENCIA ergo-sum* 6(2): 159-164.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka y J. K. Donahue. 1996. Three-year survival and growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics and subtropics. *Forest Ecology and Management* 83(1-2): 123-131. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03673-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03673-3)
- Elmes, R. P., C. M. Hepper, D. S. Hayman y J. O'Shea. 1984. The use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots grown by the nutrient film technique as inoculum for field sites. *Annals of Applied Biology* 104(3): 437-441. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1984.tb03025.x>
- Erktan, A., M. L. McCormack y C. Roumet. 2018. Frontiers in root ecology: recent advances and future challenges. *Plant Soil* 424: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3618-5>
- Fernández-Félix, M. 2003. Factibilidad biológica de la micorrización "in vitro" de papa, *Solanum tuberosum*. Informe Científico Final. Instituto de Ciencias Agrícolas. La Habana, Cuba. 94 pp.
- Fernández, F., J. M. Dell' Amico, K. Fernández, I. de la Providencia y A. Morte. 2005. Inoculantes de hongos micorrízicos arbusculares de *Glomus mosseae* y *Glomus* sp1 en medio líquido. *Cultivos Tropicales* 26(4): 29-36.
- Fernández-Toirán, L. M., T. Ágreda y J. M. Olano. 2006. Stand age and sampling year effect on the fungal fruit body community in *Pinus pinaster* forests in central Spain. *Canadian Journal of Botany* 84(8): 1249-1258. DOI: <https://doi.org/10.1139/b06-087>
- Franco, A. R., N. R. Sousa, M. A. Ramos, R. S. Oliveira y P. M. L. Castro. 2014. Diversity and persistence of ectomycorrhizal fungi and their effect on nursery-inoculated *Pinus pinaster* in a post-fire plantation in Northern Portugal. *Microbial Ecology* 68(4): 761-772. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0447-9>
- Friesen, M. L., S. S. Porter, S. C. Stark, E. J. von Wettberg, J. L. Sachs y E. Martinez-Romero. 2011. Microbially mediated plant functional traits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 23-46. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145039>
- FSD. 2019. Forest Science Database. CABI. <https://www.cabi.org/forestsience> (consultado mayo, 2019).
- Futai, K., T. Taniguchi y R. Kataoka. 2008. Ectomycorrhizae and their importance in forest ecosystems. In: Anwar Z., M. Sayeed y K. Futai (eds.). *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer. Dordrecht, Holanda. Pp. 241-285. DOI: http://doi.org/10.1007/978-1-4020-8770-7_11
- Galindo-Flores, G., C. Castillo-Guevara, A. Campos-López y C. Lara. 2015. Caracterización de las ectomicorrizas formadas por *Laccaria trichodermophora* y *Suillus tomentosus* en *Pinus montezumae*. *Botanical Sciences* 93(4): 855-863. DOI: <http://doi.org/10.17129/botsci.200>
- Garibay-Orijel, R., E. Morales-Marañón, M. Domínguez-Gutiérrez y A. Flores-García. 2013. Caracterización morfológica y genética de las ectomicorrizas formadas entre *Pinus montezumae* y los hongos presentes en los bancos de esporas en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84(1): 153-169. DOI: <http://doi.org/10.7550/rmb.29839>
- Garza, F., J. García, A. Estrada y H. Villalón. 2002. Macromicetos, ectomicorrizas y cultivos de *Pinus culminicola* en Nuevo León. *Ciencia UANL* 5(2): 204-210.
- Gehring, C., C. M. Sthultz, L. Flores-Rentería, A. V. Whipple y T. G. Whitham. 2017. Tree genetics defines fungal partner communities that may confer drought tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(42): 11169-11174. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1704022114>
- Gernandt, D. y J. Pérez-de la Rosa. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(Supl. 1): S126-133. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Gianinazzi, S., A. Trouvelot y V. Gianinazzi-Pearson. 1990. Conceptual approaches for the rational use of VA endomycorrhizae in agriculture: possibilities and limitations. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 29(1-4): 153-161.

- Giovannetti, M. 2000. Spore germination and pre-symbiotic micelial growth. In: Kapulnik, Y. y D. Douds (eds.). *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and Function*, Chapter 3. Springer. Dordrecht, The Netherlands. Pp. 47-68. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-017-0776-3_3
- Gómez-Hernández, M., K. G. Ramírez-Antonio y E. Gándara. 2019. Ectomycorrhizal and wood-decay macromycete communities along development stages of managed *Pinus patula* stands in Southwest Mexico. *Fungal Ecology* 39: 109-116. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.12.007>
- Gómez-Romero, M., R. Lindig-Cisneros y E. del Val. 2015. Efecto de la sequía en la relación simbiótica entre *Pinus pseudostrobus* y *Pisolithus tinctorius*. *Botanical Sciences* 93(4): 731-740. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.193>
- González-Chavez, Ma.C. 2005. Recuperación de suelos contaminados con metales pesados utilizando plantas y microorganismos rizosféricos. *Terra Latinoamericana* 23(1): 29-37.
- González-Chávez, M., J. Pérez-Moreno y R. Carrillo-González. 2005. El sistema planta-microorganismo-suelo en áreas contaminadas con residuos de minas. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. 161 pp.
- González-Espinosa, M., J. Meave, N. Ramírez-Marcial, T. Toledo-Aceves, F. Lorea-Hernández y G. Ibarra-Manríquez. 2012. Los bosques de niebla de México: conservación y restauración de su componente arbóreo. *Ecosistemas* 21(1-2): 36-54.
- Gorzelak, M. A., A. K. Asay, B. J. Pickles y S. W. Simard. 2015. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants* 7: plv050. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>
- Gosling, P., J. Jones y G. Bending. 2016. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management. *Mycorrhiza* 26(1): 77-83. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0651-6>
- Haghighi, M., S. Mohammadnia, Z. Attai y M. Pessarakli. 2017. Effects of mycorrhiza inoculation on cucumber growth irrigated with saline water. *Journal of Plant Nutrition* 40(1): 128-137. DOI: <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1201499>
- Hart, M., R. Reader y J. Klironomos. 2001. Biodiversity and ecosystem function: alternate hypotheses or a single theory? *Bulletin of the Ecological Society of America* 82(1): 88-90.
- Herrera, M., L. Montoya y V. M. Bandala. 2018. Two *Lactarius* species (subgenus *Plinthogalus*) in ectomycorrhizal association with tropical *Quercus* trees in eastern Mexico. *Mycologia* 110(6): 1033-1046. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1521685>
- Hung, L. y D. Sylvia. 1988. Production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculum in aeroponic culture. *Applied and Environmental Microbiology* 54(2): 353-357. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.54.2.353-357.1988>
- Jacobs, D. F., J. A. Oliet, J. Aronson, A. Bolte, J. M. Bullock, P. J. Donoso, S. M. Landhäusser, P. Madsen, S. Peng, J. M. Rey-Benayas y J. C. Weber. 2015. Restoring Forests: What constitutes success in the twenty-first century? *New Forests* 46: 601-614. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9513-5>
- Jansa, J., P. Bukovská y M. Gryndler. 2013. Mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts-or just soil free-riders? *Frontiers in Plant Science* 4: 134. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00134>
- Ji, B., C. Gehring, G. W. T. Wilson, R. Miller, L. Flores-Rentería y N. C. Johnson. 2013. Patterns of diversity and adaptation in Glomeromycota from three prairie grasslands. *Molecular Ecology* 22(9): 2573-2587. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.12268>
- Johnson, K. H., K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz y D. J. Vogt. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 11(9): 372-377. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10040-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10040-9)
- Johnson, N. C., G. W. T. Wilson, M. A. Bowker, J. A. Wilson y R. M. Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(5): 2093-2098. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0906710107>
- Kennedy, P. G., D. P. Smith, T. R. Horton y R. J. Molina. 2012. *Arbutus menziesii* (Ericaceae) facilitates regeneration dynamics in mixed evergreen forests by promoting mycorrhizal fungal diversity and host connectivity. *American Journal of Botany* 99(10): 1691-1701. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200277>

- Kiers, E. T., M. Duhamel, Y. Beesetty, J. A. Mensah, O. Franken, E. Verbruggen, C. R. Fellbaum, G. A. Kowalchuk, M. M. Hart, A. Bago, T. M. Palmer, S. A. West, P. Vandenkoornhuys, J. Jansa y H. Bücking. 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333(6044): 880-882. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1208473>
- Kjøller, R. 2006. Disproportionate abundance between ectomycorrhizal root tips and their associated mycelia. *FEMS Microbiology Ecology* 58(2): 214-224. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00166.x>
- Klironomos, J. N., J. McCune, M. Hart y J. Neville. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3(2): 137-141. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00131.x>
- Koele, N., M. P. Turpault, E. E. Hildebrand, S. Uroz y P. Frey-Klett. 2009. Interactions between mycorrhizal fungi and mycorrhizosphere bacteria during mineral weathering: budget analysis and bacterial quantification. *Soil Biology and Biochemistry* 41(9): 1935-1942. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.06.017>
- Kohler, A., A. Kuo, L. G. Nagy, E. Morin, K. W. Barry, F. Buscot, B. Canbäck, C. Choi, N. Cichocki, A. Clum, J. Colpaert, A. Copeland, M. D. Costa, J. Doré, D. Floudas, G. Gay, M. Girlanda, B. Henrissat, S. Herrmann, J. Hess, N. Högborg, T. Johansson, H. Khouja, K. LaButti, U. Lahrmann, A. Levasseur, E. Lindquist, A. Lipzen, R. Marmesse, E. Martino, C. Murat, C. Y. Ngan, U. Nehls, J. M. Plett, A. Pringle, R. A. Ohm, S. Perotto, M. Peter, R. Riley, F. Rineau, J. Ruytinx, A. Salamov, F. Shah, H. Sun, M. Tarkka, A. Tritt, C. Veneault-Fourrey, A. Zuccaro, Mycorrhizal Genomics Initiative Consortium, A. Tunlid, I. V. Grigoriev, D. Hibbett y F. Martin. 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47(4): 410-415. DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.3223>
- Koide, R. T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytologist* 117(3): 365-386. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00001.x>
- Kozioł, L., P. Schultz, G. House, J. Bauer, E. Middleton y J. Bever. 2018. The plant microbiome and native plant restoration: the example of native mycorrhizal fungi. *BioScience* 68(12): 996-1006. DOI: <https://doi.org/10.1093/biosci/biy125>
- Lamus, V., S. Franco, L. Montoya, A. R. Endara, L. A. Caballero y V. M. Bandala. 2015. Mycorrhizal synthesis of the edible mushroom *Turbinellus floccosus* with *Abies religiosa* from central Mexico. *Mycoscience* 56(6): 622-626. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.myc.2015.07.001>
- Lindahl, B. D. y A. Tunlid. 2015. Ectomycorrhizal fungi-potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205(4): 1443-1447. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13201>
- Linderman, R. G. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78(3): 366-371.
- López-García, Á., M. Gil-Martínez, C. M. Navarro-Fernández, R. Kjøller, C. Azcón-Aguilar, M. Domínguez y T. Marañón. 2018. Functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities is reduced by trace element contamination. *Soil Biology and Biochemistry* 121: 202-211. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.021>
- López-Gómez, B. F., A. Alarcón, R. Quintero-Lizaola y A. Lara-Herrera. 2015. Selección de cepas de hongos micorrízicos arbusculares en dos sistemas de producción de Chile. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 6(6): 1203-1214. DOI: <https://doi.org/10.29312/remexca.v6i6.567>
- López-Gutiérrez, A., J. Pérez-Moreno, F. Hernández-Santiago, E. Uscanga-Mortera, A. García-Esteva, V. M. Cetina-Alcalá, M. R. Cardoso-Villanueva y B. Xoconostle-Cázares. 2018. Nutrient mobilization, growth and field survival of *Pinus pringlei* inoculated with three ectomycorrhizal mushrooms. *Botanical Sciences* 96(2): 286-304. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1239>
- López-Ráez, J. A. y M. J. Pozo. 2013. Chemical signalling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: biotechnological applications. In: Aroca, R. (ed.). *Symbiotic Endophytes*. Soil Biology 37. Springer-Verlag. Berlin, Alemania. Pp. 215-232. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-39317-4_11
- López-Ráez, J. A., M. J. Pozo y J. M. García-Garrido. 2011. Strigolactones: a cry for help in the rhizosphere. *Botany* 89(8): 513-522. DOI: <https://doi.org/10.1139/b11-046>
- Ma, Z., D. Guo, X. Xu, M. Lu, R. Bardgett, D. Eissenstat, M. Luke y L. O. Hedin. 2018. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature* 555(7694): 94-97. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature25783>

- Martínez, A. J., P. Sainos, E. Lezama Delgado y G. Angeles-Álvarez. 2007. El tamaño sí importa: los frutos grandes de *Juniperus deppeana* Steud. (sabino) son más susceptibles a depredación por insectos. *Madera y Bosques* 13(2): 65-81. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2007.1321229>
- Mello, A., G. Ding, Y. Piceno, C. Napoli, L. Tom, T. DeSantis, G. Andersen, K. Smalla y P. Bonfante. 2013. Truffle brûlés have an impact on the diversity of soil bacterial communities. *PLoS ONE* 8(4): e61945. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061945>
- Molina, M., L. Mahecha y M. Medina. 2005. Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 18(2): 162-175.
- Molina, R. y J. Trappe. 1994. Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*: I. Host associations, host-specificity and pure culture syntheses. *New Phytologist* 126(4): 653-675. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02961.x>
- Morton, J. y D. Redecker. 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. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063147>
- Nixon, K. C. 2006. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: Kappelle, M. (ed.). *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol. 185. Pp. 3-13. Springer. Berlin, Alemania. DOI: https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7_1
- Oros-Ortega, I., A. Andrade-Torres, L. Lara-Pérez, R. Guzmán-Olmos, F. Casanova-Lugo, L. Sáenz-Carbonell y I. Córdova-Lara. 2017. Ectomycorrhizal ecology, biotechnology and taxonomy for the conservation and use of *Abies religiosa* in temperate areas of Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 23(3): 411-426. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.11.060>
- Ortega-Larrocea, P. 2015. El suelo: hábitat de interacciones maravillosas. *Biodiversitas* 122: 10-13.
- Peña-Becerril, J., A. Monroy-Ata, M. Orozco-Almanza y E. García-Amador. 2016. Establishment of *Mimosa biuncifera* (Fabaceae) inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi in greenhouse and field drought conditions. *Revista de Biología Tropical* 64(2): 791-803. DOI: <http://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.20289>
- Perea-Estrada, V., J. Pérez, L. Villarreal-Ruiz, A. Trinidad-Santos, M. Bauer, V. Cetina y L. Tijerina. 2009. Humedad edáfica, nitrógeno y hongos ectomicorrízicos comestibles en el crecimiento de pino. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32(2): 93-102.
- Policelli, N., T. R. Horton, A. T. Hudon, T. R. Patterson y J. M. Bhatnagar. 2020. Back to roots: The role of ectomycorrhizal fungi in boreal and temperate forest restoration. *Frontiers in Forests and Global Change* 3: 97. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00097>
- PubMed. 2019. Advanced search. National Library of Medicine, National Center for Biotechnology Information. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/> (consultado mayo, 2019).
- Quiroz, I., E. García, M. González, P. Chung y H. Soto. 2009. Vivero Forestal: Producción de plantas nativas a raíz cubierta. Biblioteca digital del Instituto Forestal (INFOR). Santiago, Chile. <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/17366> (consultado, mayo 2021).
- Read, D. y J. Perez-Moreno. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-a journey towards relevance? *New Phytologist* 157(3): 475-492. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x>
- Reverchon, F., M. Ortega-Larrocea, G. Bonilla-Rosso y J. Pérez-Moreno. 2012. Structure and species composition of ectomycorrhizal fungal communities colonizing seedlings and adult trees of *Pinus montezumae* in Mexican neotropical forests. *FEMS Microbiology Ecology* 80(2): 479-487. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01314.x>
- Rillig, M. 2004. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science* 84(4): 355-363. DOI: <https://doi.org/10.4141/S04-003>
- Rinaldi, A., O. Comandini y T. Kuyper. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33: 1-45.
- Rincón, A., I. Alvarez y J. Pera. 2001. Inoculation of containerized *Pinus pinea* L. seedlings with seven ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 11(6): 265-271. DOI: <https://doi.org/10.1007/s005720100127>
- Rodríguez-Gutiérrez, I., D. Ramírez-Martínez, R. Garibay-Orijel, V. Jacob-Cervantes, J. Pérez-Moreno, M. Ortega-Larrocea y E. Arellano-Torres. 2019. Sympatric species develop more efficient ectomycorrhizae in the *Pinus-Laccaria* symbiosis.

- Revista Mexicana de Biodiversidad 90: e902868. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2868>
- Rutten, G. y L. Gómez-Aparicio. 2018. Plant-soil feedbacks and root responses of two Mediterranean oaks along a precipitation gradient. *Plant and Soil* 424(1): 221-231. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3567-z>
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 504 pp.
- Santiago-Martínez, M. y G. Galindo-Flores. 2003. El manejo de los hongos ectomicorizógenos en vivero y campo. In: Estrada-Torres, A. y M. G. Santiago-Martínez (eds.). *Avances en el estudio de la micorriza en el estado de Tlaxcala, México*. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México. Pp. 56-67.
- Santiago-Martínez, G., A. Estrada-Torres, L. Varela y T. Herrera. 2003. Crecimiento en siete medios nutritivos y síntesis *in vitro* de una cepa de *Laccaria bicolor*. *Agrociencia* 37(6): 575-584.
- Schüßler, A. y C. Walker. 2010. The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. In: Schüßler, A. y C. Walker. *The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich and Oregon State University*. Gloucester, UK. www.amf-phylogeny.com (consultado septiembre, 2021).
- SciELO. 2019. Scientific Electronic Library Online. <https://scielo.org/es/> (consultado marzo, 2019).
- SCOPUS. 2019. SCOPUS database. Elsevier B.V. <https://www.scopus.com/home.uri> (consultado marzo, 2019).
- Shuessler, A. 2021. Glomeromycota PHYLOGENY. Darmstadt, Alemania. <http://www.amf-phylogeny.com/> (consultado septiembre, 2021).
- Simard, S. 2018. Mycorrhizal networks facilitate tree communication, learning, and memory. In: Baluska, F., M. Gagliano y G. Witzany (eds.). *Memory and Learning in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer. Cham, Alemania. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0_10
- Simard, S. y D. Durall. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82(8): 1140-1165. DOI: <https://doi.org/10.1139/b04-116>
- Simard, S., D. Perry, M. Jones, D. Myrold, D. Durall y R. Molina. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388(6642): 579-582. DOI: <https://doi.org/10.1038/41557>
- Simard, S., K. Beiler, M. Bingham, J. Deslippe, L. Philip y F. Teste. 2012. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* 26(1): 39-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.01.001>
- Smith, M., T. Henkel, M. Catherine-Aime, A. Fremier y R. Vilgalys. 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytologist* 192(3): 699-712. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03844.x>
- Smith, M. y D. Pfister. 2009. Tuberculate ectomycorrhizae of angiosperms: The interaction between *Boletus rubropunctus* (Boletaceae) and *Quercus* species (Fagaceae) in the United States and Mexico. *American Journal of Botany* 96(9): 1665-1675. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900058>
- Smith, S. y D. Read. 2008. Growth and carbon economy of arbuscular mycorrhizal symbionts. In: *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. Elsevier. London, UK. 117 pp.
- Smith, S. y D. Read. 2010. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd. ed. Elsevier. London, UK. 803 pp. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>
- Sousa, N., M. Ramos, A. Franco, R. Oliveira y P. Castro. 2012. Mycorrhizal symbiosis affected by different genotypes of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil* 359(1): 245-253. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1196-5>
- Strullu-Derrien, C., M. Selosse, P. Kenrick y F. Martin. 2018. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist* 220(4): 1012-1030. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15076>
- Sylvia, D. y A. Jarstfer. 1992. Sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 58(1): 229-232. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.58.1.229-232.1992>
- Tedersoo, L., A. Sadam, M. Zambrano, R. Valencia y M. Bahram. 2010. Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *The ISME Journal* 4(4): 465-471. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.131>
- Teste, F., S. Simard, D. Durall, R. Guy, M. Jones y A. Schoonmaker. 2009. Access to mycorrhizal networks and roots of

- trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology* 90(10): 2808-2822. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-1884.1>
- Trejo-Aguilar, D., R. Zulueta Rodríguez y L. Lara Capistrán. 2008. Manual de prácticas para el estudio de la simbiosis micorrizógena arbuscular. Textos Universitarios, Universidad Veracruzana. Xalapa, México. 138 pp.
- Turk, M., T. Assaf, K. Hameed y A. Al-Tawaha. 2006. Significance of mycorrhizae. *World Journal of Agricultural Sciences* 2(1): 16-20.
- Turpault, M. P., N. Claude y C. Christophe. 2009. Rhizosphere impact on the dissolution of test minerals in a forest ecosystem. *Geoderma* 153(1-2): 147-154. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.07.023>
- UICN. 2022. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). <https://www.iucnredlist.org/es/> (consultado mayo, 2022).
- Valdés, M., E. Ambriz, A. Camacho y A. Fierros. 2010. Inoculación de plántulas de pinos con diferentes hongos e identificación visual de la ectomicorriza. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1(2): 53-63. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v1i2.637>
- van der Heijden, M., F. Martin, M. Selosse y I. Sanders. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205(4): 1406-1423. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- van der Heijden, M., J. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglou, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemkem y I. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396(6706): 69-72. DOI: <https://doi.org/10.1038/23932>
- van der Putten, W., R. Bardgett, J. Bever, T. Bezemer, B. Casper, T. Fukami, P. Kardol, J. Klironomos, A. Kulmatiski, J. Schweitzer, K. Suding, T. van de Vooede y D. Wardle. 2013. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology* 101(2): 265-276. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- 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: <https://doi.org/10.1080/10643389.2017.1400853>
- Wang, W., J. Shi, Q. Xie, Y. Jiang, N. Yu y E. Wang. 2017a. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Molecular Plant* 10(9): 1147-1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>
- Wang, W., Z. Zhong, Q. Wang, H. Wang, Y. Fu, Y. y X. He. 2017b. Glomalin contributed more to carbon, nutrients in deeper soils, and differently associated with climates and soil properties in vertical profiles. *Scientific Reports* 7(1): 1-13. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12731-7>
- WoS. 2019. Web of Science. Clarivate Analytics. <https://clarivate.com/webofsciencelgroup/solutions/web-of-science/> (consultado marzo, 2019).
- Young, J. 2015. Genome diversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology* 26: 113-119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.06.005>
- Zamora-Serrano, C., F. Cruz y J. López. 2012. Tecnología para la preservación de *Juniperus comitana* Mart. y *J. deppeana* var. *gambona* (Mart.) R.P. Adams. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(11): 91-98. DOI: <https://doi.org/10.29298/RMCF.V3I11.520>
- Zong, K., J. Huang, K. Nara, Y. Chen, Z. Shen y C. Lian. 2015. Inoculation of ectomycorrhizal fungi contributes to the survival of tree seedlings in a copper mine tailing. *Journal of Forest Research* 20(6): 493-500. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10310-015-0506-1>