

PARTE II

LAS MICORRIZAS

Eduardo Furrázola y Yamir Torres-Arias

GENERALIDADES DE LAS MICORRIZAS

El término micorriza fue empleado por primera vez por el botánico alemán Albert Bernard Frank en 1885, para definir las relaciones simbióticas que se establecen entre ciertos hongos del suelo y las raíces de las plantas. Se conoce que las micorrizas, en sentido general, son responsables en gran medida de la estabilidad y el funcionamiento de los cultivos y los ecosistemas, así como incrementan la productividad de los mismos, favorecen el uso más eficiente de los nutrientes y el agua, la regeneración de las plantas y la sucesión vegetal en ecosistemas naturales o afectados por el hombre (Janos 1980a; 1980b; Allen & Allen 1990; Siqueira & Saggin-Junior 2001; Allen *et al.* 2005; van der Heijden *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2013; Zangaro *et al.* 2013; Frosi *et al.* 2016).

De igual manera en ecosistemas templados, la riqueza y composición de los hongos micorrizógenos arbusculares afecta tanto la productividad de las plantas como las interacciones entre ellas (van der Heijden *et al.* 1998; Bever *et al.* 2001). Por otra parte, las micorrizas garantizan el establecimiento exitoso de las especies forestales en los espacios reforestados al mejorar la habilidad de las plántulas para capturar los recursos del suelo durante el establecimiento temprano de la plantación (Dunabeitia *et al.* 2004; Quoreshi 2008). Se considera que aproximadamente el 86% de las plantas con flores son micorrízicas (Brundrett 2009) y estas asociaciones simbióticas se han agrupado tradicionalmente sobre la base de la anatomía

de las raíces que colonizan; de este modo se reconocen los siguientes tipos de micorrizas:

ECTOMICORRIZAS. Se caracterizan por la penetración intercelular del micelio fúngico en la corteza radicular, originando la “red de Hartig” y el “manto” que se desarrolla alrededor de la raíz colonizada. Este tipo de simbiosis provoca cambios anatómicos evidentes originando como resultado el crecimiento dicotómico de esas raíces.

ECTENDOMICORRIZAS. Son generalmente ectomicorrizas con penetración intracelular. Existen diferencias anatómicas en función de la planta hospedera, de manera que se diferencian los subgrupos de las Pinaceae y de las Ericales (géneros *Arbutus* y *Monotropa*; micorrizas Arbutoides).

ENDOMICORRIZAS. Se caracterizan por la penetración inter e intracelular, pero sin formación de manto ni modificaciones morfológicas evidentes en las raíces. Cumplen con estas condiciones los tipos de micorrizas Ericoides, Orquidoides y las Arbusculares; siendo los dos primeros tipos de distribución restringida a los táxones hospederos que le dan nombre y el tercero, las micorrizas arbusculares, las de más amplia distribución de todos los microorganismos biofertilizadores, tanto geográfica como florísticamente.

De los tipos conocidos (Arbúscular, Ectomicorrizas, Ectendomicorrizas Arbutoide, Monotropoide, Ericoide y Orquidoide), las micorrizas arbusculares

y las ectomicorrizas son las más abundantes y ampliamente distribuidas (Allen *et al.* 2003). Existen reportes de presencia de micorrizas en la planta fósil *Nothia aphylla* encontrada en el yacimiento de Rhynie, Escocia (Krings *et al.* 2007), lo que demuestra que los hongos micorrizógenos coevolucionaron desde hace más de 400 millones de años junto con las plantas vasculares, distribuyéndose de manera diferencial tanto en los grupos vegetales como en las distintas regiones climáticas del planeta.

A continuación vamos a referirnos esencialmente a las ecto y endomicorrizas, y dentro de estas últimas, específicamente a las micorrizas arbusculares por sus potencialidades conocidas para ser empleadas como biofertilizantes, tanto en plantas de sistemas agrícolas como en nativas silvestres de sitios tropicales.

ECTOMICORRIZAS

Las ectomicorrizas se establecen en muchas especies arbóreas de interés económico; sin embargo, presentan una baja frecuencia de aparición en los trópicos, ya que algunas de estas especies vegetales también pueden formar endomicorrizas. Se especula que su surgimiento resulta posterior al de los hongos micorrizógenos arbusculares, pues algunos autores sitúan su aparición entre hace 220 y 150 millones de años (Bruns & Shefferson 2004; Alexander 2006). Existen alrededor de 6000 especies de plantas que forman ectomicorrizas, distribuidas en 26 familias y 145 géneros (aproximadamente 5600 Angiospermas y 285 Gimnospermas), la mayor parte árboles o arbustos (Brundrett 2009).

La simbiosis ectomicorrízica constituye un componente significativo de los ecosistemas boscosos en las zonas

climáticas mediterránea, templada y boreal (Courty *et al.* 2010). De acuerdo con estos autores, en estas regiones los hongos ectomicorrizógenos se encuentran asociados con árboles pertenecientes a las familias Pinaceae, Abietaceae, Fagaceae, Tiliaceae, Betulaceae, Myrtaceae, Salicaceae y Rosaceae, si bien estas dos últimas también pueden asociarse a hongos micorrizógenos arbusculares. En los trópicos se presentan en algunos tipos de bosques dominantes, por ejemplo en las Dipterocarpaceae y algunas especies de Caesalpinioideae (Koele *et al.* 2014).

Por otra parte, las comunidades de hongos ectomicorrizógenos (ECM) contienen una diversidad alta de táxones fúngicos (Taylor & Alexander 2005). Son responsables de esta simbiosis entre 5000 y 6000 especies de los hongos denominados superiores (Tedersoo *et al.* 2010; McGuire *et al.* 2013) pertenecientes a distintas familias, primando las de la clase Basidiomycotina, algunas de Ascomycotina y unos pocos del género *Endogone* de la clase Zigomicotina. De acuerdo con Tedersoo *et al.* (2010) los órdenes Pezizales, Agaricales, Helotiales, Boletales y Cantharellales incluyen el mayor número de linajes fúngicos ectomicorrizicos. Igualmente, cada especie arbórea ectomicorrízica puede albergar potencialmente asociaciones simbióticas con varios centenares de estas especies fúngicas (Courty *et al.* 2010).

La penetración e interacción hongo - planta promueven modificaciones acentuadas del hábito de crecimiento y la morfología de los segmentos de raíces colonizadas, lo que permite la detección a simple vista de las ectomicorrizas. En un pinar, por ejemplo, al remover el suelo o hurgar en el mantillo, se observan

raicillas de pino de color pardo rojizo oscuro asociadas a numerosas “manitos” o racimos laterales en forma de arbolitos (dicotómicamente ramificados) de hasta 1 cm de tamaño que presentan un color y aspecto diferente al de la propia raicilla que lo sustenta (Fig. 16). En Cuba, los colores que se han observado son blancos, rosados o amarillos.

Se conoce que el micelio externo de los hongos ectomicorrizógenos interconecta las raíces pertenecientes a la misma o a diferentes especies arbóreas, y por tanto forma redes micorrízicas en el suelo, las cuales permiten la transferencia neta de carbono y nutrientes entre

las plantas hospederas (Simard & Durall 2004). El aislamiento y mantenimiento de los hongos ectomicorrizógenos se hace necesario tanto para su estudio como para su reproducción masiva y utilización como biofertilizantes. Para el aislamiento, se prefieren los esporocarpos jóvenes (menos contaminados) aunque también puede llevarse a cabo a partir de ectomicorizas, esclerocios, rizomorfos y, en algunos casos, esporas sexuales, para lo cual deben esterilizarse superficialmente. Las ectomicorizas son muy importantes en cualquier ecotecnología que indique su empleo como biofertilizante, pues se presentan mayormente en especies arbóreas

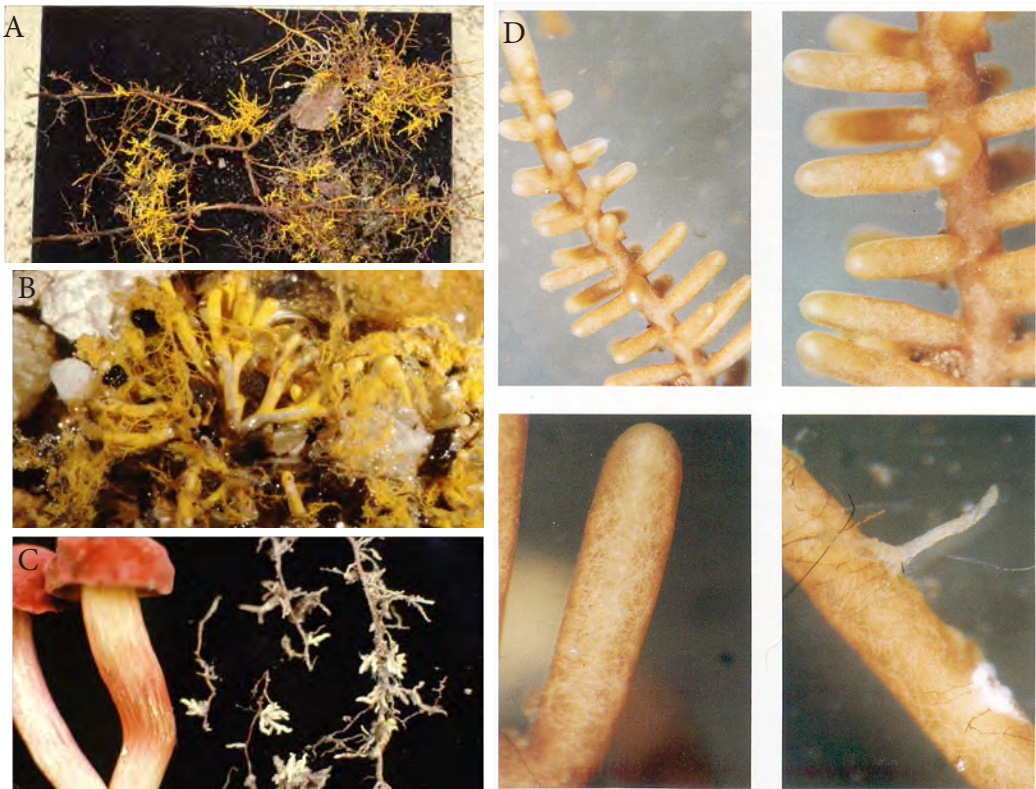


Figura 16. Ectomicorizas en estado natural. A. Racimos amarillos de ectomicorizas de *Austrogautieria* sp. (hipogeos) asociados a raíces de *Uapaca guineensis* producida por *Amanita muscaria*, B. Ectomicoriza de *Pisolithus* spp. (ORS125) asociada a *Pinus caribaea* (Senegal), C. *Tuboseta brunneosetosa* y ectomicoriza de *Uapaca guineense* (Senegal), D. Rasgos morfoanatómicos de una ectomicoriza en *Fagus sylvatica*; cortesía de Daniel Thoen.

de interés económico. Esta importancia se ha acrecentado desde que se demostrara su papel en el establecimiento de bosques artificiales en sitios adversos, con plántulas fundamentalmente de pinos, robles o encinos, que no sobreviven o crecen bien hasta que los hongos indígenas o nativos forman ectomicorrizas en sus raíces.

En la primera década del presente siglo, el Instituto de Ecología y Sistemática llegó a poseer un cepario con 42 especies pertenecientes a 17 géneros ectomicorrizógenos: *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Clavaria*, *Craterellus*, *Coltricia*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Phylloporus*, *Pisolithus*, *Ramaria*, *Rhizopogon*, *Russula*, *Scleroderma*, *Strobilomyces*, *Suillus*

y *Tylophylus*, si bien Minter *et al.* (2001) reportaron la presencia de 35 de estos géneros en Cuba (Fig. 17).

MICORRIZAS ARBUSCULARES (MA)

Las micorrizas arbusculares (MA) constituyen una simbiosis universal entre las especies fúngicas pertenecientes al subphylum Glomeromycotina (C. Walker & A. Schüßler) Spatafora & Stajichthe ubicado dentro del phylum Mucoromycota Doweld (Spatafora *et al.* 2016) y más del 67% de las plantas vasculares (Brundrett 2009). Se conoce que la colonización micorrizica se presenta en el 83% de las plantas dicotiledóneas y el 79% de las monocotiledóneas conocidas (Peterson *et al.* 2004). Se hallan



Figura 17. Hongos ectomicorrizógenos cubanos. A. *Amanita* cf. *flavoconia* var. *inquinata* (S015) asociada a *Quercus cubana* (San Andrés, Pinar del Río), B. *Austroboletus* (S033) bajo *Pinus caribaea* (Pinar de la Guira, Pinar del Río), C. *Cantharellus* sp. (S029) bajo *P. caribaea* (Pinar de la Guira), D. *Craterellus* sp. (S018) bajo *Q. cubana* (San Andrés); cortesía de Daniel Thoen.

presentes, por ejemplo, en todos los árboles en las familias Podocarpaceae, Cupressaceae y Magnoliaceae y en la mayoría de las Rosaceae (Koele *et al.* 2012).

Dichos hongos se encuentran entre los más ampliamente distribuidos sobre la Tierra (Dodd *et al.* 1996). A una escala global, las micorrizas se hallan presentes en todas las regiones del planeta: tropicales, templadas y árticas; comenzando su extensión alrededor del mundo antes de la separación de los continentes y la evolución de las plantas fanerógamas (Hayman 1981). Las micorrizas del tipo arbuscular constituyen la simbiosis micorrizica más extendida sobre el planeta, tanto por el número de los posibles hospederos vegetales, como por su distribución geográfica.

De acuerdo con Gerdemann (1975), con la excepción de algunas familias básicamente ectomicorrízicas (Pinaceae, Betulaceae y Fagaceae), las que forman endomicorrizas con endófitos septados (Orchidaceae y Ericaceae) y unas pocas familias que han sido reportadas como no micorrízicas (Chenopodiaceae, Cruciferae, Fumariaceae, Cyperaceae, Commelinaceae, Urticaceae, y Polygonaceae), la vasta mayoría de las especies restantes forman el tipo de micorriza arbuscular.

Debido a su amplio espectro de hospederos, hay muy pocos ambientes naturales que no contengan especies micorrizógenas arbusculares, siendo dos posibles excepciones las plantas que crecen en ambientes acuáticos y los bosques monoespecíficos densos, estrictamente ectomicorrízicos cuya sombra no permite el desarrollo de un sotobosque. En las zonas templadas tanto las micorrizas ectótrofas como las arbusculares

son frecuentes, mientras que en los trópicos predominan los árboles con micorriza arbuscular.

En Cuba se ha observado una alta diversidad de estos hongos y han sido reportadas 70 de estas especies fúngicas, colectadas en ecosistemas naturales (bosques, sabanas, humedales y dunas costeras), ecosistemas de reemplazo (plantaciones forestales, pastizales) y sistemas agrícolas (de altos y bajos insumos) sustentados en una gran variedad de suelos y vegetación asociada. Estos estudios abarcan el occidente, centro y oriente del país y este número de especies representa el 30,2% de las especies conocidas a nivel mundial. Hasta el momento se han descrito 232 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) (Turrini & Giovannetti, 2011). De ellas, nueve especies han sido recolectadas y descritas en Cuba, lo cual representa un 3,9% de las especies descritas a nivel mundial y un 12,9% de las reportadas en el país. En la década de los 80 del pasado siglo se describieron en Cuba *Fuscutata savannicola*, *Racocetra alborosea*, *Racocetra minuta* y *Scutellospora tricalypta*; y más recientemente *Glomus brohultii*, *Glomus cubense*, *Glomus crenatum*, *Acaulospora herrerae*, *Diversispora varaderana* y *Glomus herrerae* (Ferrer & Herrera 1980; Herrera *et al.* 2003; Furrazola *et al.* 2011; 2013; Rodríguez *et al.* 2011; Błaszowski *et al.* 2015; Torres-Arias *et al.* 2017) (Fig. 18).

La presencia de un hongo micorrizógeno arbuscular no induce cambios visibles en la anatomía de una raicilla, por lo que son difíciles de reconocer en el medio natural. Sin embargo, en el laboratorio pueden ser observados fácilmente después de aplicar técnicas de clarificación y tinción (Fig. 19), que

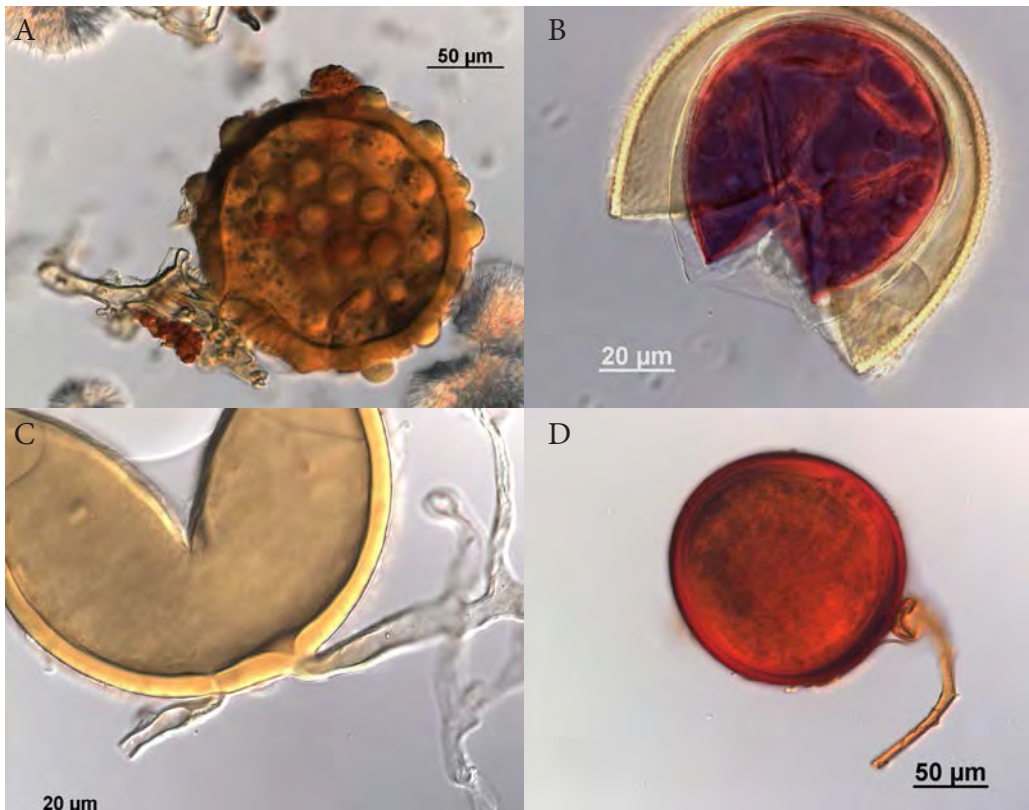


Figura 18. Especies de hongos micorrizógenos arbusculares aisladas en Cuba. A. *Glomus crenatum*, B. *Acaulospora herrerae*, C. *Glomus brohultii*, D. *Racocetra minuta*. Fotos: Eduardo Furrázola.

entre la más ampliamente utilizada resulta la de Phillips & Hayman (1970).

Una vez que la hifa del hongo penetra la epidermis de la raíz, coloniza paulatinamente la zona cortical y pasa a las capas más internas de la corteza, sin llegar a atravesar la endodermis ni penetrar en la estela o meristemo radicular. A este nivel, el recorrido de las hifas infectivas puede ser inter o intracelular, mientras que las hifas mismas son altamente variables en tamaño, irregulares en formas y no septadas. Sin embargo, cuando las condiciones no son favorables o cuando el hongo está muriendo algunos septos se pueden formar. El crecimiento del hongo en el interior de la raíz aumenta tanto en la

dirección de la raíz como hacia las capas más internas de la corteza y tan pronto como se alcanzan las cercanías de la endodermis, comienza la formación de “arbúsculos” en el interior de las células corticales más internas (a los dos o tres días de iniciada la infección). Estos arbúsculos se forman por ramificación dicotómica muy profusa de la hifa que penetra cada una de estas células. La vida del arbúsculo es más o menos corta y de acuerdo con Mosse (1982), varía de una a tres semanas, después de lo cual se colapsa y parte de él se reabsorbe hacia el citoplasma hifal.

Posterior a la formación de los arbúsculos se originan las “vesículas” (Fig. 20), formadas por el hinchamiento de

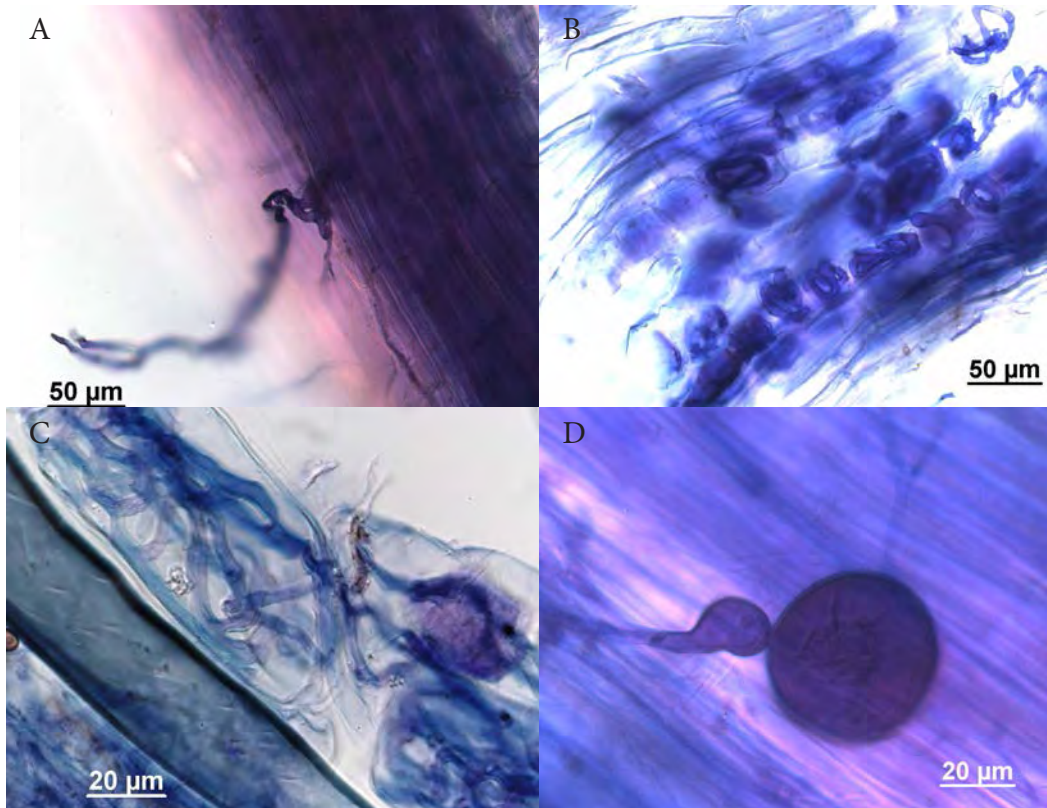


Figura 19. Raíces colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares. A. Apresorio, B. Hifas en forma de ovillos, C. Micorriza arbuscular en *Puya raymondii*, D. Espora en formación. Fotos: Eduardo Furrazola.

una hifa, generalmente terminal, que contienen numerosas gotas de lípidos y son básicamente órganos de almacenamiento del hongo. No todas las especies de hongos micorrizógenos arbusculares forman vesículas, por lo que se ha aceptado de forma general llamarlas simplemente, micorrizas arbusculares.

Otro componente importante de la simbiosis es el micelio externo, que forma una red de micelio estratégicamente distribuida por el suelo de manera que explora en busca del fósforo y otros micrositios ricos en nutrientes a donde la raíz no puede acceder por sí misma. Este fenómeno es lo que convierte a las micorrizas arbusculares en el biofertilizante

más importante. El micelio externo es dimórfico y no septado. Comprende las hifas principales, gruesas y ramificadas dicotómicamente, de ocho a 20 micrones de diámetro (tratadas en la literatura en inglés como *running hyphae*), y mechones de hifas mucho más finas, muy ramificadas, de paredes finas y de duración efímera, que son las encargadas de la absorción.

Las esporas se forman sobre el micelio externo y son órganos de perpetuación asexuales, formados en el extremo o no de una hifa, con características propias que constituyen la única estructura que permite el reconocimiento de las especies de los diferentes

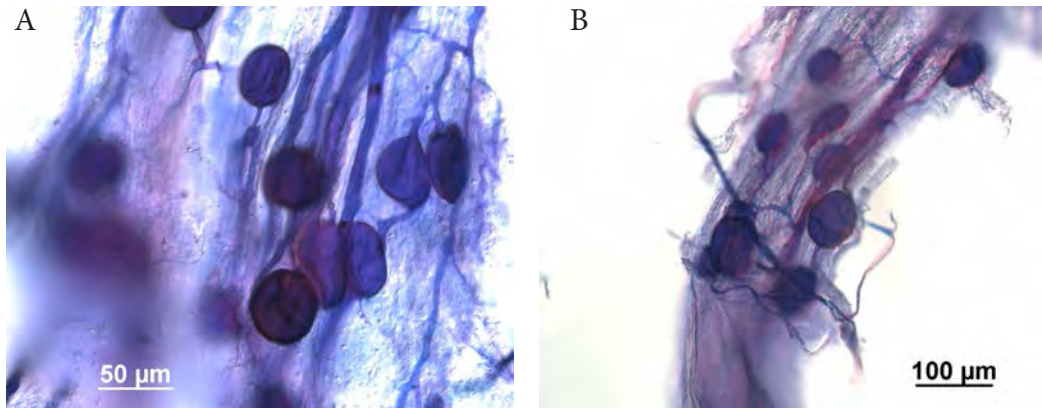


Figura 20. Vesículas de hongos micorrizógenos arbusculares. A. Vesículas en la corteza radical, B. Vesículas y micelio externo del hongo. Fotos: Raquel M. Rodríguez-Rodríguez.

hongos micorrizógenos. Algunas especies forman las esporas más grandes de hongos que se conocen (600 a 800 micrómetros).

Actualmente los hongos micorrizógenos arbusculares se organizan en tres Clases (Archaeosporomycetes, Glomeromycetes, y Paraglomeromycetes), cinco órdenes (Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales y Paraglomerales), 14 familias, 29 géneros y aproximadamente 230 especies, de acuerdo con Oehl *et al.* (2011a). Sin embargo, Redecker *et al.* (2013) consideraron insuficientes algunos de los argumentos aportados por Oehl *et al.* (2011a) para establecer las categorías antes mencionadas y reconocieron solo la clase Glomeromycetes, desconocieron el orden Gigasporales, y consideraron que no existen evidencias suficientes para erigir la familia Sacculosporaceae y seis de los géneros antes reconocidos por Oehl *et al.* (2011a).

Se conoce que en términos nomenclaturales tanto los esquemas de Oehl *et al.* (2011a) como de Schüßler & Walker (2010) fueron publicados de forma válida. No obstante, este es un campo de investigación que concentra el esfuerzo de numerosos especialistas en

la actualidad y los cambios se suceden con una gran celeridad. La disponibilidad de la longitud completa del gen del ARNr y de las secuencias del gen marcador que codifica la proteína (James *et al.*, 2006) así como la evolución de las herramientas genómicas de alta resolución (Spatafora *et al.* 2016; 2017) han permitido establecer el grado de divergencia y clasificación de los principales grupos de hongos.

Recientemente, Tedersoos *et al.* (2018) propusieron una clasificación actualizada a nivel de phylum y clases para lograr que los principales rangos taxonómicos sean más informativos. Con base a las estimaciones de tiempo de filogenias y divergencias se adoptó el rango de phylum para Aphelidiomycota, Basidiobolomycota, Calcarisporiellomycota, Glomeromycota, Entomophthoromycota, Entorrhomycota, Kickxellomycota, Monoblepharomycota, Mortierellomycota y Olpidiomycota. Estos autores aceptaron Glomeromycota como phylum según fue propuesto por Schüßler *et al.* (2001), en lugar del subphylum Glomeromycotina propuesto por Spatafora *et al.* (2016). Por otra parte, validaron igualmente los argumentos de Oehl *et al.* (2011b), criterio con el cual coincidimos, y

consideraron como clases dentro de Glomeromycota a Archaeosporomycetes, Glomeromycetes (comprendiendo los órdenes Diversisporales, Gigasporales y Glomerales) y Paraglomeromycetes, con un tiempo medio de divergencia de 384-477 millones de años.

De acuerdo con Oehl *et al.* (2011a), 10 de los géneros que producen micorriza arbuscular tienen exclusivamente esporas del tipo glomoide, uno el tipo gigasporoide, siete el tipo scutellosporoide, cuatro el tipo entrophosporoide, dos el tipo acaulosporoide y uno el tipo pacisporoide; mientras que tres géneros muestran bimorfismo de esporas y un género está asociado a cianobacteria

(*Geosiphon*), el único que no forma micorriza del tipo arbuscular (Fig. 21).

El empleo de los hongos micorrizógenos arbusculares reporta diferentes beneficios para las plantas: 1) cuando el HMA coloniza la corteza radical contrarresta la entrada de fitopatógenos, gracias a su sola presencia física (oposición mecánica), o a sus habilidades para estimular la producción de antibióticos y fitoalexinas (oposición química); 2) mejoran la resistencia de la planta a la sequía, altas temperaturas, salinidad, acidez, u otro estrés del ambiente; 3) gracias a sus características, las hifas externas del hongo se expanden hacia el exterior de la raíz y entrampan una gran cantidad de

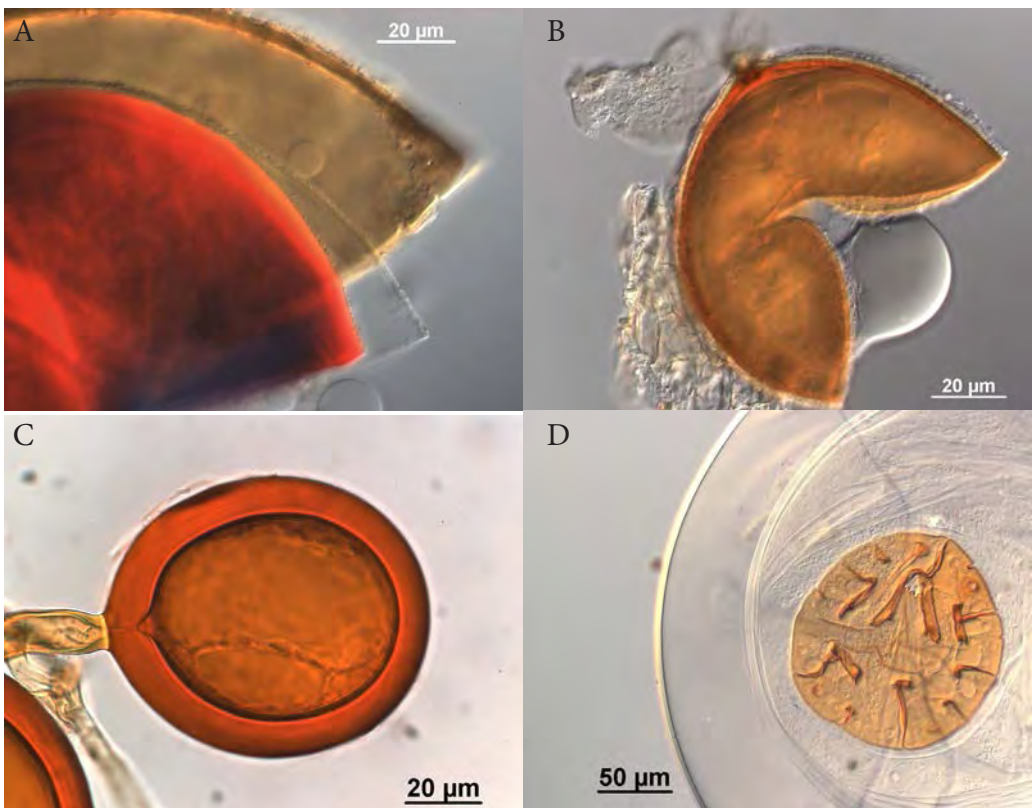


Figura 21. Tipos de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares. A. Tipo acaulosporoide, B. Tipo entrophosporoide, C. Tipo glomoide, D. Tipo scutellosporoide. Fotos: Eduardo Furrazola.

partículas del suelo contribuyendo así a contrarrestar la erosión; 4) este mismo mecanismo incrementa las probabilidades de contactar a otros microorganismos del suelo o los metabolitos exudados por estos, expandiendo su influencia a las raicillas más próximas e 5) incrementa la biomasa vegetal aérea y subterránea (Fig. 22).

Por todo lo antes expuesto, en la actualidad se evidencia un creciente interés de los científicos de diversas regiones del planeta por el empleo de diferentes ecotecnologías que involucren la presencia de estos hongos en las actividades de reforestación y/o recuperación de áreas naturales afectadas por la actividad humana.

LAS MICORRIZAS Y LA SUCESIÓN VEGETAL

Read (1991) estableció que la combinación de los factores edáficos y climáticos encontrados en una posición dada a lo largo de un gradiente latitudinal o altitudinal, selecciona el tipo de micorriza y planta que tenga los atributos funcionales necesarios para permitir el éxito de ambos organismos en tal ambiente. Smith & Read (2008) plantearon que de forma general se acepta que mientras los pioneros herbáceos pueden ser ruderales que carecen de colonización

micorrízica, la invasión de los pioneros arbustivos, particularmente del tipo ectomicorrizógenos, es dependiente de la colonización micorrízica.

Según Smith & Read (2008), en regiones donde la baja disponibilidad de fósforo limita la productividad vegetal de las plantas y este se halla esencialmente en forma inorgánica, las mismas dependen típicamente de las micorrizas arbusculares. Sin embargo, en suelos limitados en fósforo, los cuales logran acumular ciertas formas orgánicas de este y nitrógeno, las micorrizas ericoides y las ectomicorrizas permitirán un mayor acceso a estas fuentes de nutrientes.

La relación entre las micorrizas y la sucesión vegetal, ha motivado la atención de diversos investigadores desde los inicios del pasado siglo. Stahl (1900) observó que diversas plantas herbáceas, principalmente de las familias Chenopodiaceae y Brassicaceae, eran no micótrofas y las mismas fueron reemplazadas en los ecosistemas por especies micótrofas.

Dominik (1951) estableció que en el proceso de sucesión existía una estrecha correspondencia entre la acumulación de materia orgánica generada a lo largo de este fenómeno y la presencia

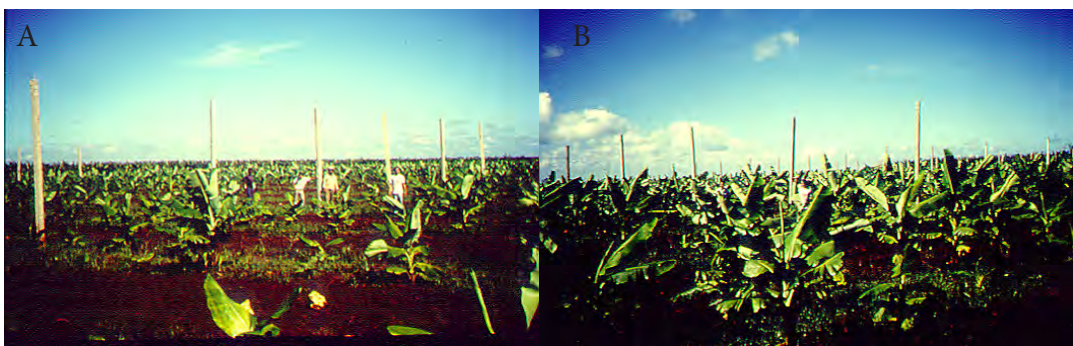


Figura 22. Incremento de la biomasa vegetal por efecto de la inoculación de micorrizas. A. Plantas de plátano con la micorriza nativa, B. Plátano con la adición de biofertilizante micorrizógeno en experiencia desarrollada en la provincia de Matanzas, Cuba. Fotos: Roberto Ferrer.

de micorrizas. Este autor encontró que en los estadios iniciales de algunas dunas costeras arenosas tienden a existir plantas no micorrizadas, mientras que con el ulterior desarrollo del suelo y la acumulación de materia orgánica se producía un incremento de la actividad micorrízica. Coincidiendo con el resultado anterior, Nicolson (1960) observó que plantas creciendo muy próximas al mar en algunas dunas costeras eran frecuentemente plantas no micótrofas como *Salsola kali*, y la infección micorrízica del tipo arbuscular tendía a incrementarse según el número de especies vegetales se hiciera más diverso.

Por otra parte, distintos trabajos realizados en minas de carbón de los Estados Unidos de América y Gran Bretaña en las décadas de los años 60 y 70 de la pasada centuria, como los de Schramm (1966) y Khan (1978), sugirieron que tal actividad minera tiende a eliminar o reducir drásticamente la incidencia de la actividad micorrízica en los suelos, si bien esta puede ser observada en plantas que crecen de forma natural en estos sitios.

De forma general se ha observado que las especies vegetales que se reimplantan en sitios perturbados, entre estos los afectados por la actividad minera (Allen & Allen 1980), son especies no micorrízicas (Reeves *et al.* 1979; Miller 1979; Janos 1980a). De este modo, se asume la hipótesis que las micorrizas juegan un importante papel en la ecología de la sucesión secundaria, ya sea alterando el proceso de la competencia entre las plantas o afectando la diversidad de especies (Janos 1980a; 1980b; Allen & Allen 1988).

Como hemos referido anteriormente, Janos (1980a) enuncia su hipótesis acerca de la influencia de las micorrizas

arbusculares sobre la sucesión vegetal, y en 1985 demostró experimentalmente el hecho de que en realidad las micorrizas arbusculares influyen sobre la sucesión vegetal. Además de elevar en más de tres veces la biomasa de los follajes de las especies estudiadas, la inoculación micorrízica también aumentó en más de dos veces los porcentajes de supervivencia de las cuatro especies vegetales estudiadas sin micorrizas, lo cual significa que las mismas recibieron una contribución adicional por parte de los HMA asociados. Finalmente, Janos (1988) amplió la utilidad de sus hipótesis en tres sentidos: 1) el grado en que las plantas superiores dependen de las micorrizas para su crecimiento, 2) las variaciones de los potenciales de estas plantas para formar dicha simbiosis y 3) la importancia de considerar la existencia de distintas especies de hongos micorrizógenos. Con posterioridad estas hipótesis han sufrido algunas modificaciones en el sentido de que en los diferentes ambientes, la relación entre el estado micorrízico y el estadio sucesional puede variar dependiendo de la humedad y el estado nutricional del sitio (Allen & Allen 1990).

De forma general se asume que si la comunidad que se establece en el sitio perturbado está constituida esencialmente por plantas no micótrofas y la reincorporación de los propágulos micorrízicos al suelo es muy lento, el proceso sucesional puede estancarse y la recuperación del área obstaculizarse seriamente (Cuenca *et al.* 2002). De acuerdo con Brundrett (1991) y Janos (1996), las plantas que conforman los ecosistemas maduros o las últimas fases de la sucesión requieren de micorrizas para su correcto funcionamiento.

Herrera *et al.* (1988) al estudiar el potencial micorrízico de varias formaciones

boscosas cubanas de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, encontraron en un claro de bosque, donde predominaban individuos de *Cecropia schreberiana* y en el talud de un camino con especies del género *Piper*, así como otras especies heliófilas, de seis a 16 veces más propágulos micorrízicos que en los bosques maduros que se hallan sucesionalmente en homeostasis II y se consideran bosques primarios (Tabla 4). De acuerdo con los autores, esto podría deberse a que en los sitios se observa un predominio de especies heliófilas con tasas fotosintéticas muy altas, lo cual garantiza una producción de fotosintatos suficientes para satisfacer las necesidades de la planta hospedera y el hongo, suministro energético que puede ser destinado por este último a la producción de micelio externo, esporas, etc.

especies de hongos glomeromicetos, como por el funcionamiento de la simbiosis, siguen al parecer dos rutas funcionales que parecen estar en dependencia de las tasas de renovación, a su vez, muy influidas en el bosque estudiado por las tensiones hídricas.

Según este criterio, una comunidad de hongos glomeromicetos, con valores altos de endófito arbuscular y bajos de biomasa de micelio externo, puede estar relacionada funcionalmente con micorrizas más costosas para el huésped, pero a la vez más eficientes para el crecimiento vegetal, lo cual representaría la tendencia “exuberante” del funcionamiento micorrízico. Por otra parte, esta tendencia resulta común en sitios tanto con altas tasas fotosintéticas y de renovación, como con mayor disponibilidad de agua y nutrientes.

Con posterioridad, Herrera *et al.* (1997) clasificaron funcionalmente la simbiosis micorrízica arbuscular en bosques primarios de la Sierra del Rosario al estudiar ocho parcelas sucesionalmente diferentes en estos ecosistemas. Ellos concluyeron que las micorrizas arbusculares, tanto por la diversidad de las

Por el contrario, una comunidad de estos hongos con baja ocupación fúngica de las raíces y altas biomásas de micelio externo arbuscular, pudiera estar relacionada funcionalmente con micorrizas menos costosas para el huésped y representaría la tendencia “austera” del funcionamiento micorrízico. En este caso,

Tabla 4. Número de propágulos micorrízicos (dm^3) y porcentajes de colonización micorrízica en varios tipos de bosques de la Sierra del Rosario, Cuba. Modificado de Herrera *et al.* (1988).

Bosques/Sitios	Número de propágulos	Limites de confianza	Porcentaje colonización
Bosques secundarios			
Claro de Vallecito	3452	1362-8750	56,8
Talud	5408	2133-13710	72,8
Bosques maduros			
Majagual	345	136-875	40,4
Las Belotias	345	136-875	40,2
Vallecito	541	213-1371	27,4
Las Peladas	541	213-1371	30,4
Yayal	228	90-577	55,8

esta tendencia se manifiesta en sitios tanto con bajas tasas fotosintéticas y de renovación (típico donde se presentan esteras radicales en el piso del bosque), como con menor disponibilidad de agua y nutrientes.

Estos estudios fueron realizados más detalladamente por Herrera & Furrazola (2002) en seis de los sitios mencionados en el bosque siempreverde de la Sierra del Rosario (Tabla 5). Los sitios, divididos para su estudio en ecosistemas de baja tasa de renovación (PBTR) y de alta tasa de renovación (PATR) fueron escogidos independientemente de sus estados sucesionales o funcionales, de acuerdo a la presencia (PBTR) o ausencia (PATR) de esteras de raíces en el suelo. Dichas esteras ocurren cuando el material vegetal muerto se acumula por bajas tasas de renovación y descomposición. De acuerdo con estos autores, estos resultados muestran que al igual que para todos los organismos vivos, las dos tendencias principales, “exuberante” y “austera”, pueden ser identificadas para el funcionamiento de la simbiosis micorrízica

arbuscular, lo cual se enmarca dentro del *continuum r-K*.

En nuestra región geográfica, Cáceres *et al.* (2011) también analizaron el efecto de la perturbación producida por la realización de conucos sobre las micorrizas arbusculares en un estudio desarrollado en el estado de Amazonas, Venezuela. Ellos concluyeron que el establecimiento de los conucos no ejerció un efecto negativo sobre los HMA, pues no afectó ni el número de esporas, ni la capacidad infectiva del inóculo nativo del suelo estudiado. Esto resulta vital, según los autores, pues se trata de una etapa crítica para la recuperación de los mecanismos de ciclaje y conservación de nutrientes del bosque.

De forma general, puede decirse que la simbiosis micorrízica es un factor muy importante en los procesos sucesionales, pues tanto las plantas micorrizadas como los hongos micorrizógenos presentes en los diferentes estadios sucesionales afectan directa o indirectamente la sucesión, al alterar el suelo y el ambiente en el cual ambos se desarrollan.

Tabla 5. Variables micorrízicas que caracterizan el funcionamiento austero (parcelas de baja tasa de renovación, PBTR) y exuberante (parcelas de alta tasa de renovación, PATR) de la simbiosis micorrízica arbuscular en la Sierra del Rosario, Cuba. HMA, hongo micorrizógeno arbuscular; NS, no significativo; **, significativo $p < 0,01$. Fuente: Herrera & Furrazola (2002).

Variables	PBTR	PATR	Nivel de significación
Fitomasa de raicillas (g)	1,89	0,60	0,0007**
Humus bruto (g.dm ³)	57,92	32,28	0,0498**
Micelio externo (ME) (mg.dm ³)	38852	9713	0,0162**
Micelio interno (MI) (mg.dm ³)	91,64	57,91	0,2324 NS
Relación ME:MI	4,38	1,85	0,0497**
Esporas HMA (número.dm ³)	30082	16664	0,2876 NS

EXPERIENCIAS EN CUBA EN LA PRODUCCIÓN DE INÓCULOS MICORRÍZICOS

A inicios de la década de los años 90 del pasado siglo, el Grupo de Biofertilizantes del Instituto de Ecología y Sistemática (IES), bajo la orientación del Dr. Ricardo A. Herrera, dirigió un programa nacional destinado a implementar el uso de las micorrizas, específicamente el biofertilizante conocido como MicoFert, en los planes agrícolas y forestales del país (Fig. 23). El MicoFert es un fertilizante biológico constituido por substratos orgánico-minerales y una mezcla de cepas de hongos micorrizógenos arbusculares, pues como plantean Castellano & Molina

(1989), definitivamente, ningún hongo podrá generar beneficios en todas las situaciones. Estos hongos actúan en combinación con los demás microorganismos beneficiosos del suelo como una extensión de las propias raicillas, para producir la máxima exploración del mismo y el máximo aprovechamiento del agua y los nutrientes.

En ese período se realizaron 48 experimentos con el empleo del MicoFert, producido en condiciones de campo en la Empresa de Cultivos Varios 19 de Abril en Quivicán, La Habana, combinado en algunos casos con bacterias fijadoras de nitrógeno simbióticas



Figura 23. Producción del biofertilizante micorrizógeno MicoFert. A. Invernadero donde se produce el MicoFert en el Instituto de Ecología y Sistemática (IES), B. Cepas de hongos micorrizógenos arbusculares empleadas para producir el MicoFert, C. Producción de MicoFert en contenedores plásticos en el invernadero del IES, D. Raíces de sorgo (*Sorghum bicolor*) entremezcladas con el substrato al concluir la producción. Fotos: Yamir Torres-Arias.

(*Rhizobium* spp., en el caso de las leguminosas), de vida libre (*Azotobacter* spp. y *Azospirillum* spp.), o microorganismos solubilizadores de fosfatos. Para la inoculación de las plantas fueron empleados hasta 14 tipos de MicoFert certificados correspondientes a otras tantas cepas de HMA (una perteneciente al género *Acaulospora* spp. y las restantes al género *Glomus* spp.). Se emplearon diversas condiciones de siembra (casa de cristal, viveros, o parcelas de campo) y parte de estos resultados pueden ser revisados en Herrera *et al.* (2011). Los experimentos abarcaron 28 especies agrícolas (en total 56 variedades), empleando suelos procedentes de 34 localidades, y pertenecientes a 12 de los tipos principales más distribuidos en Cuba.

Entre los resultados obtenidos, 14 correspondieron a experimentos con frutales, cinco a leguminosas, y ocho a cafetos. Dichos resultados mostraron que al utilizar MicoFert se obtienen incrementos netos de los rendimientos que en general sobrepasan el 50%, con menos del 50% o ningún fertilizante químico, pues se obtuvo como promedio nacional un 63% (-56 a +503%) de incremento neto de los pesos secos de biomasa o rendimientos agrícolas de los cultivos como resultado de un 84% de cepas de HMA efectivas (Fig. 24).

También en años recientes se han realizado otras experiencias en Cuba relativas a la búsqueda de sustratos y hospederos óptimos para la producción de un inóculo micorrizógeno (Ferrer *et al.* 2004; Ley-Rivas *et al.* 2009), o bien a la medición directa de su efecto sobre el crecimiento de diferentes especies de importancia económica tanto de nuestro país como en otros del continente americano (Cruz-Hernández *et al.* 2014; Ley-Rivas *et al.* 2011; 2015;

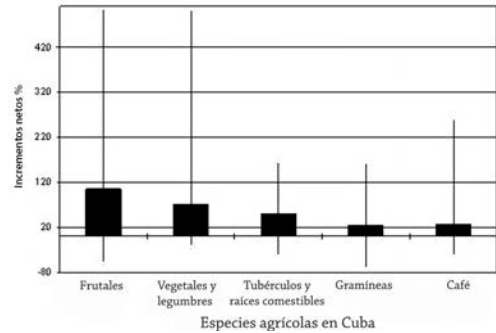


Figura 24. Incrementos netos máximos y promedio obtenidos por grupos de cultivos al aplicar el biofertilizante micorrízico MicoFert en los 48 experimentos desarrollados en Cuba. El incremento neto se calculó según la siguiente fórmula: $IN = (P_i - P_{ni}) / P_{ni} \times 100$; donde P_i , representa el valor de la variable medida en plantas inoculadas y P_{ni} , el valor de la misma variable en plantas noinoculadas para cualquiera de las variables consideradas en el experimento. Elaboración con datos inéditos de Ricardo A. Herrera.

2016; Martín *et al.* 2007; Ojeda *et al.* 2008; 2014; 2015) (Fig. 25). En todos los casos se obtuvieron resultados positivos para mejorar el comportamiento agronómico de las plantas, con el consiguiente ahorro de fertilizantes químicos.

Por otra parte, Torres-Arias *et al.* (2002) desarrollaron una ecotecnología con vistas a la rehabilitación de áreas afectadas por la minería del níquel en Moa, en la zona oriental de Cuba. Dicha propuesta se elaboró sobre cuatro líneas de investigación desarrolladas por el Instituto de Ecología y Sistemática, que son: 1) las habilidades competitivas de las especies forestales; 2) los estudios sobre la reforestación sucesional; 3) las técnicas de reproducción y avivamiento de especies forestales y 4) el empleo de los biofertilizantes.

Los aspectos ecológicos básicos a tener en cuenta para diseñar e implementar la rehabilitación propuesta son: la

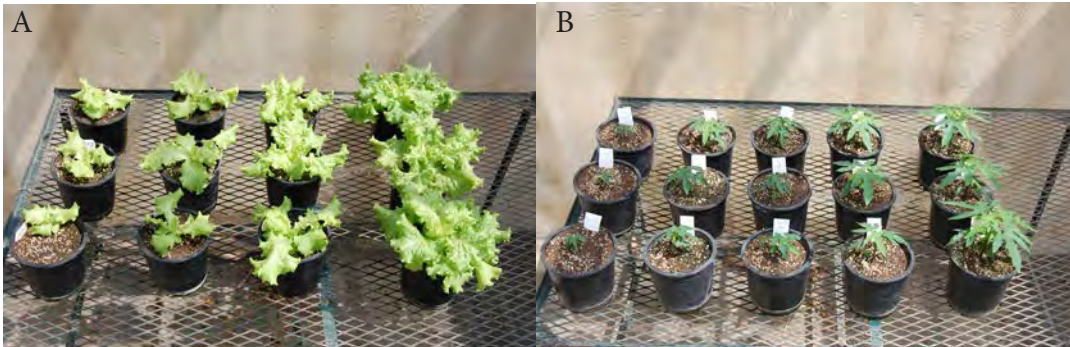


Figura 25. Incremento de la biomasa vegetal por aplicación de hongos micorrizógenos arbusculares en experimentos desarrollados en el Instituto de Ecología y Sistemática. Aplicación de cepas de hongos micorrizógenos arbusculares en A. Lechuga (*Lactuca sativa*) y B. Fruta bomba (*Carica papaya*). A la izquierda, en ambas fotos, testigos sin micorrizas. Fotos: Juan Ley-Rivas.

selección de especies a plantar, la biofertilización, el empleo de plantaciones interactivas (sucesionales), el trasplante de suelo (nucleación), la conservación de los nichos de sucesión y las islas de biodiversidad (corredores biológicos) (Fig. 26), todo ello con el decisivo aporte de la participación ciudadana. No obstante, esta ecotecnología ha sido aplicada a pequeña escala y como estos mismos autores afirman, la misma es un punto de partida en el largo camino para lograr la restauración medioambiental, por lo que hacen falta nuevos escenarios de aplicación a escala regional y continental que permitan seguir perfeccionando la misma.

Por todo lo antes expuesto, la futura comercialización de los inóculos micorrizicos en las regiones tropicales necesitará el desarrollo paralelo de métodos útiles para la caracterización ecológica de las cepas de HMA inoculadas o el manejo de las micorrizas nativas en el campo, con el propósito de asegurar su acción provechosa integrada a otros biofertilizantes o ecotecnologías. Entre estos métodos podemos mencionar:

a) La inoculación de cepas de HMA efectivas para diferentes cultivos,

frutales o árboles que requieren una fase de vivero y que son plantados en lugares soleados, sin el manejo de las especies de HMA nativas.

b) La inoculación de mezclas de cepas de HMA efectivas de acuerdo a su especificidad funcional en cultivos mixtos (policultivos), frutales, etc., sin el manejo de las especies de HMA nativas.

c) Manejo de los HMA nativos, potenciando el efecto de las cepas más efectivas mediante la modificación de la agrotecnia de los cultivos: 1) rotación de cultivos incluyendo las especies vegetales que muestren preferencia por una u otra cepa efectiva para el siguiente cultivo; y 2) un laboreo particular de los suelos intentando controlar aquellos factores que pueden mejorar la infectividad y/o efectividad de la cepa nativa, i.e., la estructura del suelo, aplicación de enmiendas orgánicas o minerales, etc.

d) La inoculación de cepas de HMA efectivas en viveros sombreados con plántulas que serán trasplantadas a lugares sombreados, por ejemplo con café (*Coffea arabica*), cacao (*Theobroma cacao*), etc. Adicionalmente podría ser incluido



Figura 26. Algunos aspectos ecológicos para rehabilitar ecosistemas. 1. Trasplante de suelo, 2. Nichos de sucesión, 3. Islas de biodiversidad (corredores biológicos), 4. Plantaciones interactivas. Fotos: Yamir Torres-Arias.

el manejo de las cepas de HMA nativas que se asocian con las plántulas forestales a ser empleadas para dar sombra o la inoculación de las mismas con las cepas apropiadas a las condiciones de plena exposición solar. La misma tecnología podría ser útil para el enriquecimiento de bosques degradados con especies forestales valiosas, para la cual habría que considerar la cantidad de recepción de la luz en el nivel del suelo dada por las variaciones estructurales del dosel.

EXPERIENCIAS EN LA REGIÓN DEL CARIBE SOBRE EL ESTUDIO Y EMPLEO DE LA MA

Distintos países de nuestra región geográfica han realizado esfuerzos significativos en el estudio y/o aplicación de las micorrizas arbusculares como forma de mejorar o estimular la producción vegetal. Entre estos se destacan los ejemplos de Venezuela, México y Colombia.

Como se conoce, la Gran Sabana en Venezuela, ubicada en el estado Bolívar, forma parte del escudo de Guayana y constituye una de las zonas más antiguas de la corteza terrestre. Sus suelos, derivados de las rocas del Precámbrico,

se caracterizan por su acidez y bajo contenido de nutrientes y sostienen de esta forma una vegetación extremadamente frágil, lo cual incrementa significativamente la vulnerabilidad de esta zona a las perturbaciones (Fölster & Dezzeo 1994). Igualmente La Gran Sabana desempeña un importante papel como parte de la cuenca del río Caroní, el cual alimenta la represa del Guri, responsable de la generación del 60% de la energía eléctrica de Venezuela (Cuenca *et al.* 2002).

Por todo lo antes expresado, esta región de la geografía venezolana ha sido ampliamente estudiada, tanto desde el punto de vista de la ecología de sus plantas y las micorrizas arbusculares, como del papel de esta simbiosis en la recuperación de ecosistemas degradados por el hombre. Algunas de estas experiencias serán abordadas a continuación.

Cuenca & Lovera (1992) encontraron que los disturbios reducían la densidad de propágulos de hongos micorrizógenos en suelos de La Gran Sabana y que las especies que colonizaban estos ecosistemas eran esencialmente micótrofas. Por otro lado, estos autores demostraron que especies como la *Brachiaria decumbens* permitían recuperar el potencial de HMA del suelo. También

existen algunos ejemplos de recuperaciones que no han logrado prosperar, pues resulta una acción que necesita, además de cumplir con los principios ecológicos, disponer de diversos recursos materiales y un seguimiento constante por parte de quienes persiguen estos propósitos (Fig. 27).

Años después, Lovera & Cuenca (1996) estudiaron la colonización micorrizica arbuscular en especies de ciperáceas y algunas gramíneas en una sabana natural, y tres ecosistemas de sabana con o sin vegetación ubicados igualmente en La Gran Sabana. Las especies de ciperáceas, las cuales codominaron en el ecosistema junto a las gramíneas, mostraron una alta frecuencia de colonización micorrizica en sus raíces (45% las primeras por 61% las últimas), plantas que hasta ese momento eran consideradas mayormente no micótrofas. Se concluyó que en estos suelos, pobres en nutrientes, la presencia de las micorrizas arbusculares parecía ser un factor clave en su funcionamiento y que el bajo porcentaje de arbusculos observados indicaba que la función micorrizica no se había restablecido a los niveles originales observados en la sabana natural.

Con el objetivo de generalizar los resultados obtenidos hasta ese momento, Cuenca *et al.* (1998) estudiaron el



Figura 27. A. Recuperación de áreas afectadas por la actividad minera en el estado Bolívar, Venezuela. Recuperación del ecosistema con siembra de gramíneas, B. Intento fallido de recuperación de ecosistemas por inadecuada distancia de siembra y la erosión, C. Intento de recuperación fallido por pérdida de plantas por la erosión. Fotos: Yamir Torres-Arias.

papel de las micorrizas arbusculares en la rehabilitación de ecosistemas frágiles degradados ubicados en esta zona. Ellos establecieron una cubierta vegetal sobre un suelo muy pobre, donde demostraron que la introducción de micorrizas junto a la aplicación de bajos niveles de fertilizante jugó un importante papel en la recuperación de ese tipo de áreas degradadas. Igualmente sugirieron que debía crearse una cierta heterogeneidad en estas áreas, basada en las llamadas “islas de fertilidad” propuestas por Allen (1987), lo que no es más que pequeños grupos de plantas fertilizadas e inoculadas con HMA que garanticen el establecimiento de una red hifal en el suelo que permita una colonización acelerada del mismo por las plantas nativas.

En el año 2002, Cuenca y colaboradores desarrollaron una importante experiencia basada en el empleo de arbustos nativos micorrizados en la rehabilitación de áreas degradadas de La Gran Sabana. Empleando un inóculo de *Glomus manihotis*, un inóculo natural de la sabana y el inóculo natural de un arbustal de la región, micorrizaron plantas de *Clusia pusilla* (nativa de los arbustales) a partir de estacas o de semillas en un vivero de la Estación Científica de Parupa. Dichas plantas fueron trasplantadas posteriormente al campo para evaluar

su supervivencia, la altura alcanzada y el ingreso de plantas nativas (o reclutamiento) alrededor de cada planta nodriza de *C. pusilla* (Fig. 28). De forma general, las plantas micorrizadas que fueron igualmente fertilizadas con diferentes dosis de fósforo resultaron significativamente más altas que las plantas provenientes de suelo estéril. Si bien la respuesta de la supervivencia de las plantas a los 11 meses del trasplante definitivo al campo no fue mayor en las plantas micorrizadas sin fertilizar que en el control, cabe destacar que con la cepa *Glomus manihotis* no se produjo la muerte de ninguna planta en el campo.

En cuanto a los datos de reclutamiento de plantas nativas de La Gran Sabana alrededor de las plantas de *C. pusilla* utilizadas como plantas nodrizas a los 21 meses del trasplante, no se observaron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos empleados. Los autores concluyeron que el tratamiento micorrizado y suplementado con fósforo, cuyo inóculo provenía del arbustal (o sea de las mismas condiciones ecológicas que la planta utilizada), fue el que más promovió el crecimiento de *C. pusilla*. Por otra parte, las plantas de *C. pusilla* provenientes de estacas, por tener un mayor porte y biomasa, crearon una mayor turbulencia del viento el cual favoreció el reclutamiento de semillas



Figura 28. Siembra de plantas en La Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela, con el propósito de rehabilitar ecosistemas perturbados por la actividad antrópica. A. Plantas a la espera de ser trasplantadas, B. Planta con hoyo de siembra en recuperaciones efectuadas, C. Siembras con el trasplante de suelo de áreas circundantes. Fotos: Yamir Torres-Arias.

de otras plantas nativas de La Gran Sabana. Finalmente puede decirse que la inoculación de las plantas con HMA aunada a bajas dosis de fertilización fosfórica, podría utilizarse o ser una estrategia a considerar para la reforestación en áreas degradadas por efectos naturales o antrópicos.

Cuenca *et al.* (2003) realizaron pruebas de germinación a varias especies nativas de La Gran Sabana, prepararon inóculos nativos provenientes del suelo de esta región y luego evaluaron la respuesta micorrízica de las especies nativas seleccionadas e inoculadas en dicho suelo. En las pruebas de germinación, las especies que pertenecían al arbustal dieron mejores resultados que las de la sabana por su alta tasa de germinación. Como criterio de evaluación temprana de los inóculos preparados, se escogió la masa seca de las plantas hospedadoras, ya que el número de esporas fue poco consistente a pesar de encontrarse las plantas en las mismas etapas de crecimiento, además de que el criterio del número de esporas podría ser un sesgo en relación a las especies de HMA que esporulan más abundantemente que otras. Subrayaron los autores que el uso de inóculos mixtos de HMA es ampliamente recomendado en este tipo de condiciones, ya que en condiciones naturales las plantas se encontrarán frente a diferentes especies de HMA y esta relación puede favorecer las relaciones hospedero-planta según el tipo de uso de dichos suelos. Indicaron también que la producción de inóculos nativos en viveros es una técnica sencilla y económica, que debería ser aplicada en todos los viveros para poder utilizar nuestros propios recursos biológicos y por ende contribuir en la disminución de fertilizantes químicos (Fig. 29).

También Cáceres & Cuenca (2006), evaluaron la respuesta micorrízica

ante el inóculo *Scutellospora fulgida*, en *Clusia minor* y *Clusia multiflora*, en suelos con pH contrastante (ácido y neutro). Se aplicaron cuatro tratamientos: fertilización con super fosfato triple (SPT) dosis 375 mg/kg, inóculo de *Scutellospora fulgida*, fertilización SPT + inóculo *Scutellospora fulgida* y control. Obtuvieron que la respuesta micorrízica de las especies es altamente dependiente del pH del suelo, ya que en el suelo ácido encontraron una mayor dependencia micorrízica para su crecimiento y obtención del fósforo en dichos suelos. Estos autores hallaron una relación inversa entre el contenido de fósforo y la dependencia, a mayor contenido de fósforo menor dependencia micorrízica y no observaron una respuesta positiva a la inoculación en suelo neutro. Esto pudo deberse a las relaciones de costo-beneficio entre los simbiosistas.

Cuenca *et al.* (2007) presentaron resultados preliminares de un proyecto para producir inoculantes comerciales de HMA a ser utilizados en suelos ácidos y sus resultados en cultivos de lechuga y yuca (*Manihot esculenta*). Indicaron luego de sus resultados que la producción y comercialización de inoculantes requiere de un estudio previo en la parcela donde se aplicarán dichos inóculos, ya que las asociaciones micorrízicas poseen cierta compatibilidad funcional planta-suelo-HMA y el realizar este estudio favorecería la potencialidad tanto del inóculo aplicado como del cultivo. Las micorrizas cumplen un papel importante en la fertilización de suelos pobres en fósforo, condición de muchos suelos tropicales, por lo que ellas podrían utilizarse como herramienta ecológica y productiva en actividades agrícolas.

Flores (2010) realizó un estudio con siete especies de un bosque nublado en Altos de Pipe y su respuesta



Figura 29. Vivero en la Estación Científica de Parupa (Venezuela) donde se produjeron inóculos nativos de micorrizas arbusculares. A. Aspecto general del vivero, B. Interior del vivero con bolsas y cepellones, C. Plantas creciendo en el invernadero, D. Plantas de *Brachiaria* spp. empleadas para reproducir las cepas de hongos micorrizógenos arbusculares. Fotos: Yamir Torres-Arias.

micorrízica ante el inóculo de *Glomus manihotis*, siendo dos especies pioneras (*Oyedea verbesinoides* y *Heliocarpus americanus*), tres tempranas o intermedias (*Vismia ferruginea*, *Palicourea fendleri* y *Hyeronima moritziana*) y dos tardías (*Richeria grandis* y *Guapira olfersiana*). Se aplicaron cuatro tratamientos: fertilización con super fosfato triple (SPT) dosis 375 mg/kg, inóculo de *Glomus manihotis*, fertilización SPT + inóculo *Glomus manihotis* y control. Los resultados obtenidos en las seis especies sugieren que la respuesta micorrízica es mayor en las especies pioneras y dependientes de las micorrizas para el aporte de fósforo, debido a los altos requerimientos de este nutriente y en menor grado de dependencia en las especies

tardías; también que es inversamente proporcional el tamaño de las semillas a la respuesta micorrízica. La autora indicó una pregunta al final del artículo: ¿cuáles serán las mejores combinaciones simbiote-planta hospedera para su aprovechamiento seguro en programas de recuperación de áreas degradadas? A lo que respondió inmediatamente: las combinaciones HMA-planta hospedera, producto de la investigación en las propias comunidades a ser recuperadas.

Durante el desarrollo histórico de los estudios de micorrizas en México, se les enfocó principalmente como una simbiosis, tan es así que es la Sociedad Mexicana de la Simbiosis Micorrízica la que agrupa a los micorrizólogos

mexicanos (Álvarez-Sánchez & Monroy-Ata 2008). De acuerdo con estos autores, recientemente varios grupos de trabajo en ese país han utilizado ya un enfoque más ecológico basado en el mutualismo, que es la interacción donde hay mutuos beneficios. Por lo tanto, el balance beneficio-costos es positivo, beneficios que se reflejan en diferentes parámetros poblacionales como el incremento en la supervivencia y la reproducción (Guadarrama *et al.* 2004).

Entre los esfuerzos desarrollados con estos fines podemos citar el estudio realizado por Ramos-Zapata *et al.* (2009a), quienes estudiaron el efecto de la inoculación con HMA en el establecimiento y desarrollo de plántulas de la palma *Desmoncus orthacanthos*. El estudio fue desarrollado en la selva subperennifolia de la península de Yucatán, y se evaluó la colonización por HMA de las raíces de esta palma distribuidas en la selva secundaria, se estimó el número de propágulos de estos hongos en el suelo, se evaluó el desempeño ecofisiológico de *D. orthacanthos* en condiciones de invernadero y finalmente se evaluó el éxito del establecimiento y la supervivencia de las plántulas inoculadas e introducidas en la selva.

De forma general se observó que el valor promedio de la colonización por HMA osciló entre 6 y 22%, variable que presentó diferencias significativas entre las épocas de muestreo, época seca (marzo) y mitad de las lluvias de verano (septiembre). El número de propágulos infectivos de HMA en el suelo de la selva secundaria fue de 21 propágulos de HMA en 50 mL de suelo para la temporada de lluvias de verano, 8,8 para la temporada de lluvias de invierno y 9,5 para la temporada de sequía sin que existieran diferencias significativas

entre los valores, indicativo de que no se presentó una dinámica estacional.

En relación con otro bioensayo desarrollado por estos autores con esta propia especie, los resultados indicaron que *D. orthacanthos* respondió positivamente a la inoculación con HMA incrementando su masa seca total (Ramos-Zapata *et al.* 2009b), aunque las ventajas de la inoculación desaparecieron a concentraciones de 12 y 24 ppm de fósforo (P) (Fig. 30). Con respecto a la concentración de fósforo en la planta, se encontró la mayor cantidad en el tratamiento micorrizado en todas las concentraciones de P ensayadas; y si bien la concentración de P en el sustrato también influyó sobre la concentración del mismo en los tejidos, no se presentó una interacción entre ambos factores.

Los valores de supervivencia de las plántulas introducidas en el campo fueron diferentes de acuerdo al tratamiento micorrizado o sin micorrizar. Los porcentajes más altos de supervivencia se encontraron en el tratamiento micorrizado con un 93,3% comparado con el 66,6% en las plantas sin micorrizar. De acuerdo con el modelo estadístico empleado (regresión logística binaria), se demostró que las plantas inoculadas tenían una probabilidad siete veces mayor de sobrevivir que las plantas no inoculadas. Igualmente resultó mayor el área foliar en las plantas inoculadas así como el valor de fósforo en el tejido foliar.

Estos resultados demostraron que la asociación con HMA es importante para *D. orthacanthos* en la etapa de plántula. Por consiguiente, es necesario considerar la asociación con los HMA en las prácticas de restauración, ya que la inoculación de estas plantas

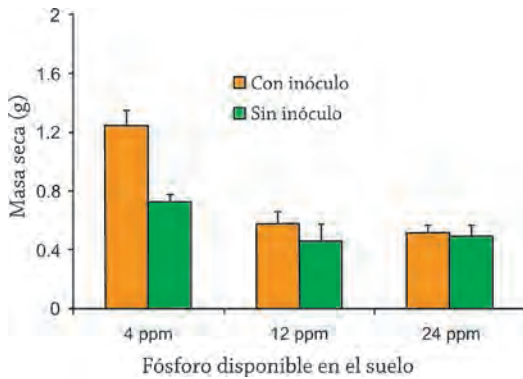


Figura 30. Valores promedio de la masa seca (\pm ES) de plántulas de *Desmoncus orthacanthus*. Fuente: Ramos-Zapata *et al.* (2009b).

con HMA previa a la introducción a los sitios perturbados les brindará ventajas competitivas.

Igualmente, Sánchez-Gallén *et al.* (2009) analizaron el efecto de los HMA en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas demandantes de luz y tolerantes a la sombra plantadas en un potrero derivado de una selva húmeda en la región de los Tuxtlas, Veracruz. Como especies demandantes de luz estudiaron *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnellsmithii*, *Myriocarpa longipes*, *Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum*, mientras que como especies tolerantes a la sombra emplearon *Cordia megalantha*, *Ficus yoponensis*, *F. insipida*, *Nectandra ambigens* y *Rollinia jimenezii*, las cuales crecieron en suelo de selva o pastizal con y sin micorrizas.

Después de permanecer 150 días en una casa de sombra, solo las plántulas de siete especies pudieron ser trasplantadas a dos sitios en un pastizal en donde se sembraron al azar en tres parcelas. Transcurridos 120 días se cosecharon y evaluaron diversas variables como: el área foliar, la masa seca foliar, la masa seca total de la planta y el área foliar específica. Los factores suelo,

micorrización y tipo de especie ensayada generaron diferencias significativas en el área foliar, la masa seca foliar y la masa seca total de la planta. También para el área foliar específica el factor especie generó diferencias significativas; las especies con los valores mayores fueron *P. auritum*, *H. appendiculatus* y *R. jimenezii*. Para la proporción de área foliar los factores que presentaron diferencias significativas fueron el suelo y la especie, mientras que la interacción triple también fue significativa.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, la identidad de las especies resultó fundamental para evaluar el desempeño en término de las variables foliares; la ausencia de HMA y el suelo de la selva fueron también factores muy importantes. En el caso de las especies tolerantes a la sombra se recomendó el uso de los HMA por su importancia en la supervivencia con la excepción de *N. ambigens*. En todos los casos el suelo de la selva se relacionó con respuestas positivas, por lo que los autores concluyeron que debe emplearse el mismo para propagar las plantas en casa de sombra por contener un inóculo de HMA nativo capaz de promover el crecimiento vegetal.

Por otra parte, la riqueza de HMA en México asciende a un aproximado de 95 especies conocidas (Montaño *et al.* 2012). En este abarcador estudio, consistente en la confección de una síntesis histórica y la definición de las prospecciones futuras sobre las investigaciones de las micorrizas arbusculares, los autores definieron que el uso de inóculos micorrízicos en ese país es una actividad relativamente reciente y se halla restringida debido a la naturaleza de simbiontes obligados de estos hongos y el insuficiente apoyo financiero para

la producción de estos inóculos. Según Montaña *et al.* (2012), las principales investigaciones sobre las MA en México deberán dirigirse en los próximos años a esclarecer el rol de esta simbiosis en la alteración de la nutrición de las plantas por otros nutrientes además del P (por ejemplo, N, Mg, K), estudios sobre la estructura del suelo (formación de agregados de suelo), los procesos biogeoquímicos (ciclaje de N y P, flujo y secuestro de C, contaminantes, etc.), y la biogeografía de HMA, todas ellas apoyadas por un incremento de los estudios de biología molecular.

Con relación a estudios similares realizados en Colombia, la Colección de Hongos Micorrízicos Arbusculares del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Colombia) bajo la dirección del Dr. Ewald Sieverding (Institute for Plant Production and Agroecology in the Tropics and Subtropics, Alemania) llegó a ser en la década de los 80 del pasado siglo una de las más importantes del mundo (Cano-Saavedra 1996). De acuerdo con este autor, en 1986 contaba con 1200 accesiones de las cuales 200 habían sido evaluadas en experimentos de invernadero y de campo, en un significativo esfuerzo por introducir estos hongos en la práctica agrícola y forestal.

Un trabajo pionero para la amazonia colombiana en lo referente a la presencia de estos y otros microorganismos del suelo fue el realizado por De la Torre (1993) en el departamento de Caquetá, en el que estudió la abundancia y la distribución de algunas poblaciones microbiológicas en estos suelos, reportando que 65% de la comunidad está representada por bacterias, 25-30% por hongos y 2-14% por actinomicetes. Igualmente se evaluó la ocurrencia de MA, registrando una mayor colonización en especies

vegetales de áreas no intervenidas, seguida de cultivos de coca (*Erythroxylum coca*) y pasto (*Brachiaria decumbens*).

Por otra parte, Salazar (1996) evaluó la presencia de MA bajo diferentes coberturas vegetales (bosque, chagra indígena y pastizales), evidenciándose la mayor presencia de MA en pastizales de *B. decumbens*. Así mismo, Peña-Venegas (2001) evaluó la simbiosis micorrizica bajo diferentes coberturas vegetales en el sur del Trapecio Amazónico, proponiendo un modelo de la dinámica de cambio de este grupo de hongos con relación a la modificación de la cobertura vegetal natural.

En el año 2005, Cardona y colaboradores evaluaron la abundancia de actinomicetes y HMA en suelos bajo coberturas de bosque y pasto, en una zona de colonización de la Amazonia colombiana con tres grados de transformación antrópica en las cercanías de San José del Guaviare (Guaviare). Los suelos de fragmentos ubicados en la zona de intervención antrópica alta presentaron diferencias significativas entre coberturas, registrando valores menores de abundancia de actinomicetes y MA en pastos, lo que se explica por la alta compactación de los suelos. En los fragmentos en la zona de intervención menor no se encontraron diferencias significativas. Se identificaron nueve morfotipos para actinomicetes y diez para MA, siendo los más representativos *Streptomyces* sp. y *Glomus* sp. Los suelos no presentaron diferencias significativas en sus características fisicoquímicas. Se infirió que en zonas de intervención alta estos grupos pueden ser posibles indicadores de procesos de alteración del paisaje.

MICORRIZAS EN VIVEROS FORESTALES

En la naturaleza, las plantas para propagarse necesitan que sus semillas lleguen saludables al suelo, y que allí encuentren buenas condiciones para germinar y crecer. Este período es el más crítico en la vida de la planta. La semilla debe enfrentar cambios de temperatura bruscos, falta de humedad, y después, si consigue germinar, la plántula puede sufrir también la falta de agua, el calor o las heladas, un suelo pobre, ataque de animales, enfermedades, etc. Como se conoce, el vivero es entonces una instalación diseñada para el crecimiento de las plántulas a ser empleadas en distintas actividades, ya sea de índole económica o social.

De cualquier forma, en el vivero deben emplearse tecnologías que aseguren desde la reproducción por semillas o la multiplicación vegetativa de las plantas, hasta su traslado definitivo al sitio en el cual pasarán el resto de su vida. Por lo anterior, el empleo de las micorrizas se considera como una de las tecnologías que garantiza un adecuado desarrollo de las plantas en el vivero, y su presencia y abundancia en las raíces es un importante elemento a considerar al evaluar la salud de la planta y predecir su futuro comportamiento en el campo. Estas experiencias acumuladas a través de tantos años han sido aplicadas en distintas regiones del mundo y en un gran número de especies de interés para proyectos de revegetación vegetal (Orozco *et al.* 1999; Bainard *et al.* 2011; Shi *et al.* 2016).

ECTOMICORRIZAS. Distintos trabajos hacen referencia a las formas de inocular estos hongos a las especies forestales (Marx & Kenney 1982; Molina & Trappe 1982; Castellano & Molina

1989; Le Tacon *et al.* 1994; Quoreshi 2008), asumiéndose de forma general que existen tres formas básicas para su utilización: 1) el inóculo producido en sustrato sólido en mezcla de turba y vermiculita, 2) el inóculo líquido con el micelio del hongo y 3) el inóculo basado en las esporas del hongo.

Como sugieren Marx & Kenney (1982), el empleo de inóculo vegetativo puro del hongo en una mezcla de turba y vermiculita clasifica como una de las técnicas más apropiadas debido a que elimina la presencia de organismos perjudiciales en dicho material. La vermiculita provee un sustrato laminado con buena aireación dentro del cual el micelio se halla protegido y la adición de turba en diferentes proporciones permite ajustar el pH al rango requerido, el cual usualmente se sitúa entre 4,8 y 5,5 (Smith & Read 2008). Según plantean estos autores, la solución nutritiva recomendada tiene una relación C:N de entre 50 y 60 y es añadida en volúmenes suficientes para garantizar que todo el carbono libre sea utilizado por el hongo durante su desarrollo en dicho medio.

El inóculo vegetativo puro es también usado en un inóculo líquido. Este puede ser producido en zaranda o fermentadores y se diluye usualmente antes de su aplicación con agua para obtener una correcta concentración de propágulos por unidad de volumen y es aplicado en los germinadores de semillas o directamente al cuello de la plántula. Su inoculación en plántulas de coníferas ha sido tan efectivo como el empleo de inóculo sólido empleando la mezcla de turba y vermiculita (Quoreshi *et al.* 2005).

Las esporas de *Pisolithus tinctorius*, tanto en suspensiones esparcidas sobre el suelo por el propio sistema de riego o encapsuladas sobre las semillas con

arcilla, han sido empleadas comúnmente en varias regiones del mundo como inóculo fúngico. Por otro lado, las trufas (Ascomicetes) y las falsas trufas (Basidiomicetes) se prestan de manera especial para estas técnicas como plantean Castellano & Molina (1989), dado que sus cuerpos reproductores (principalmente de tejido que sostiene esporas) y sus cuerpos de fructificación pueden ser bastante grandes.

En la actualidad, algunos intentos de producir inóculo ectomicorrízico usando cultivos de raíces transformadas genéticamente con *Agrobacterium rhizogenes* han sido desarrollados por Coughlan & Piché (2005). Otros estudios han mostrado promisorios resultados entrapando células vivas en un gel de alginato con la potencialidad de aportar un nuevo tipo de inóculo (Le Tacon *et al.* 1985; Mauperin *et al.* 1987).

También se ha empleado quitosano para encapsular micelio fúngico y producir un inóculo ectomicorrízico (Quoreshi *et al.* 2005). De acuerdo con estos autores, las ectomicorrizas en cápsulas de quitosano son producidas por el cultivo axénico del hongo en medio líquido, encapsulado dentro de esta sustancia. El quitosano tiene una estructura química parecida a la celulosa y la quitina que son constituyentes de la pared celular de los hongos.

Como planteó Mikola (1970), el inóculo de suelo obtenido debajo de árboles hospederos ha sido utilizado de manera extensiva, particularmente en los países en desarrollo. Parke *et al.* (1983) reportaron un incremento en el crecimiento de *Pseudotsuga menziesii* producidos en contenedor, inoculados con residuos y humus provenientes del sotobosque de árboles de *P. menziesii*. Entre las desventajas de este tipo de inóculo, se

encuentran que las semillas, rizomas de malezas y patógenos potenciales, pueden transportarse de forma accidental hacia el vivero mediante el suelo, así como la calidad del inóculo es inconsistente, debido a los diferentes momentos y fuentes de abastecimiento de suelo.

MICORRIZAS ARBUSCULARES. Las inoculaciones de hongos micorrizógenos arbusculares promueven el crecimiento y la nutrición de las plántulas arbóreas, tanto en los viveros como en su posterior traslado al campo (Lovera & Cuenca 1996; Cuenca *et al.* 2002; Zangaro *et al.* 2008; Moreira *et al.* 2009), propósito fundamental para revegetar sitios perturbados por la actividad antrópica. Por su parte, la ausencia de las asociaciones micorrízicas en las raicillas de las plantas es una de las razones primordiales por las cuales se malogra el establecimiento de las plantaciones forestales y su crecimiento en diversos bosques con bajo potencial de inóculo, sitios afectados por la actividad minera y la recuperación de áreas degradadas.

En términos generales, las micorrizas arbusculares se encuentra con mayor frecuencia en ecosistemas con una alta diversidad de especies, en contraste a ectomicorrizas que predominan en ecosistemas del bosque donde solo algunas especies hospederas están presentes (Smith & Read 2008). Aunque las micorrizas arbusculares a menudo han estado ignoradas por los forestales, son características de árboles valiosos como *Acer*, *Araucaria*, *Podocarpus* y *Agathis*, así como también todas las especies de las familias Cupressaceae, Taxodiaceae, Taxaceae, Cephalotaxaceae y la mayor parte de maderas duras tropicales (Smith & Read 2008). De acuerdo con estos autores, la importancia de considerar los HMA apropiados para los árboles usados en los programas de

reforestación en los ecosistemas templados y tropicales es ahora ampliamente reconocida.

Como los hongos que producen las MA son simbiontes obligados y no pueden crecer sin la presencia de una planta, su reproducción se hace vegetativamente en macetas u otros recipientes de distintos volúmenes. Ellos se multiplican por la germinación de las esporas o por el desarrollo del micelio a través del suelo y las raíces. A partir de estos cultivos en macetas las esporas fúngicas y las raíces colonizadas por el hongo funcionan como el inóculo inicial que se emplea para la producción de plántulas inoculadas en los viveros.

Según Vosátka *et al.* (2008), están emergiendo mercados específicos para los HMA y los hongos ectomicorrícicos para su aplicación en bancos potencialmente grandes de árboles de rápido crecimiento (e.g., sauce, álamo y aliso) en Europa como plantaciones de biomasa. Un sector similar de mercado comprende plantaciones extensivas de árboles de crecimiento rápido para madera en los trópicos cultivados en claros de bosque tras la tala del bosque lluvioso y hay un mercado creciente para inóculo endomicorrícico en plantaciones de *Acacia*, especies de Podocarpaceae y muchos otros. Otro sector importante donde pudieran aplicarse estos inóculos resulta la recuperación de paisajes donde los suelos son usualmente infértiles, compactados o aún contaminados; en especial en sitios donde la asistencia postsiembra, i.e., la fertilización o la irrigación es difícil, como en cuestas empinadas o al borde de carreteras principales, donde existen niveles bajos o ninguna cepa nativa del hongo micorrízico.

El número de pequeñas a medianas compañías alrededor del mundo

produciendo inóculos de hongos micorrizógenos se ha incrementado durante la última década. De acuerdo con los autores ya mencionados, justo en Europa existían en ese momento de 10 a 20 compañías produciendo y distribuyendo activamente productos micorrízicos y consideraban como uno de los aspectos más importantes en este momento a tener en cuenta, en relación a estas producciones, la necesidad urgente de un mejor control sobre la producción y almacenamiento de los inóculos basados en HMA antes de la venta del producto.

Por otra parte, como plantearon Gianinazzi & Vosátka (2004), el desarrollo de una industria productora de inóculos de HMA comprende no solo el desarrollo del necesario el conocimiento tecnológico (*know-how*), sino también la habilidad para responder a requerimientos específicos legales, éticos, educacionales y comerciales. Según estos autores, la mayoría de las compañías que operan en el mercado compiten con similares tecnologías manufacturadas para el uso de los HMA, empleando cultivos hidropónicos abiertos en macetas, varios tipos de substratos porosos que promueven el desarrollo del micelio en las cavidades porosas de la zeolita, arcilla expandida, atapulgita, vermiculita, etc. Otras técnicas también han sido propuestas, incluyendo sistemas de cultivo aeropónico. El otro sistema comercial actualmente empleado se basa en cultivo aséptico *in vitro*, metodología desarrollada y empleada por la compañía Premiere Tech en Canadá.

Como puede comprenderse, toda esta diversidad de inóculos que se producen a nivel mundial crea la necesidad de establecer serios controles de calidad, que garanticen que el inóculo sea efectivo a la hora de estimular la producción de biomasa vegetal, que los mismos no

posean patógenos capaces de afectar el desarrollo de las plantas inoculadas, y una viabilidad que permita un tiempo prudencial de almacenamiento al usuario si precisa de este antes de emplear dicho inóculo. Por su parte, Cuenca *et al.* (2002) plantearon que la producción de inóculos de HMA en la escala necesaria para resolver los problemas de grandes extensiones cultivadas o deforestadas, es aún un reto para la ciencia. Para la reproducción de los inóculos micorrízicos obtenidos por estos autores en la experiencia realizada en la estación Científica de Parupa (ECP) se utilizaron cestas plásticas de aproximadamente 41 litros de capacidad, las cuales se llenaron con un sustrato previamente esterilizado que consistió en dos partes de suelo orgánico, una parte de suelo de la sabana de los alrededores de la ECP y arena cuarcítica (1/8 v/v). En este experimento además, se utilizaron arbutos nativos de La Gran Sabana, previamente micorrizados, para recuperar las áreas degradadas y evaluar su efecto en el reclutamiento de otras especies nativas de esta región.

De forma general, la comercialización de los inóculos basados en HMA ha estado limitada no solo por los problemas relacionados con los contaminantes sino además porque ha sido abordada sin una visión ecológica. Uno de los estudios más realistas sobre la comercialización de estos inóculos fue desarrollado por Ewald Sieverding en el CIAT, Colombia, en la década de los años 80 del pasado siglo, principalmente para la yuca (Sieverding 1991). Para países tropicales la comercialización de inóculos de HMA incluyendo solo raicillas colonizadas libres de suelo, de cualquier forma que hayan sido obtenidas no resultaría económicamente factible. Las prácticas en los trópicos han

demostrado que la comercialización de estos inóculos micorrízicos tiene que basarse en el tipo de suelo o sustrato donde se han reproducido previamente los propágulos de los HMA (las raicillas colonizadas, el micelio externo del hongo y las esporas).

Poca información existe sobre la efectividad de la simbiosis o potenciales infectivos, las habilidades competitivas de las diferentes especies fúngicas, y aún menos alrededor de las relaciones ecológicas del inóculo fúngico introducido con el que existe naturalmente y sus consecuencias para los HMA en ecosistemas naturales o alterados por el hombre.

COMBINACIÓN DE BIOFERTILIZANTES

El término rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV) se emplea regularmente para describir a las bacterias que habitan la rizosfera de las plantas y que pueden tener un efecto positivo sobre los cultivos (Dileep & Dubet 1992). Numerosas investigaciones hacen mención acerca de bacterias específicas que promueven interacciones entre HMA y plantas, hasta tal punto que estas últimas pueden considerarse el tercer miembro en esta simbiosis (Azcón-Aguilar *et al.* 1998; Nazir *et al.* 2010). Se conoce que el citoplasma de las esporas de los HMA contiene algunas estructuras intracelulares similares a bacterias designadas por el término "bacterias como organismos" (BLO por sus siglas en inglés) frecuentemente localizadas en las vacuolas (Bonfante *et al.* 1994; Cruz 2004).

De igual manera, la presencia de comunidades microbianas de vida libre estimula la formación de micorrizas, efecto que también puede ser inducido por

cepas específicas de bacterias aisladas de las raíces micorrízicas. Estas bacterias han sido nombradas “bacterias ayudantes de la micorrización” (*mycorrhization helper bacteria*, MHB, por sus siglas en inglés) (Garbaye 1994), aunque los mecanismos por los que esta actividad tiene lugar no han sido elucidados plenamente.

Las cepas conocidas hasta la fecha pertenecen a varios grupos y géneros bacterianos tales como Proteobacterias gram-negativas (*Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* y *Rhizobium*), Firmicutes gram-positivos (*Bacillus*, *Brevibacillus* y *Paenibacillus*) y Actinomycetes gram-positivos (*Rhodococcus*, *Streptomyces* y *Arthrobacter*) de acuerdo con Frey-Klett *et al.* (2007). En un importante estudio, que confirma la presencia de bacterias en el interior de las esporas de los HMA, Bianciotto *et al.* (2003) describieron morfológica y molecularmente un endosimbionte bacteriano (Proteobacteria) viviendo en el citoplasma de esporas tanto dormantes como en germinación y en el micelio simbiótico de *Gigaspora margarita*, *Scutellospora persica* y *Scutellospora castanea*, al que llamaron “*Candidatus Glomeribacter gigasporarum*”.

Probablemente el tipo de interacción más importante entre las micorrizas arbusculares y otros microorganismos benéficos sea la que involucra a bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico y en especial a aquellas capaces de fijar nitrógeno en simbiosis con la planta hospedadora (Azcón-Aguilar & Barea 1996). En Cuba, los trabajos pioneros sobre este tema se abordaron por Velazco *et al.* (1993) quienes observaron *Acetobacter diazotrophicus* (actualmente *Gluconoacetobacter*) en

el interior de esporas del género *Glomus*. También Martínez & Hernández (1995) comprobaron que las bacterias del género *Azotobacter* poseen un complejo enzimático capaz de reducir el nitrógeno del aire a amonio para ser asimilado por las plantas y aportar sustancias bioestimuladoras del crecimiento tales como citoquininas, auxinas, giberelinas, aminoácidos y vitaminas.

En lo que respecta a la combinación de rizobacterias y HMA, Hernández & Hernández (1996) encontraron que la inoculación de semillas de soya (*Glycine max*) con la cepa *Rhizobium japonicum* ICA 8001 y *Glomus clarum* sin aplicación de fertilizante, evidenció un efecto positivo sobre el desarrollo vegetativo y provocó un incremento considerable del rendimiento del cultivo. Pijeira *et al.* (1996) concluyeron que la aplicación de un inoculante micorrizógeno combinado con inoculantes nitrofixadores y AZOFERT (*Bradyrhizobium japonicum*) mejora la nodulación de las plantas y estimula el crecimiento vegetativo aumentando la eficiencia de *B. japonicum*.

Igualmente, Pulido (2002) y Riera (2003) utilizaron la combinación de estas rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal con HMA, en busca de un incremento del rendimiento de distintos cultivos (Tabla 6). Más recientemente, Mirabal (2008a; 2008b) reseñó las distintas comunidades microbianas asociadas a estos hongos y la presencia de levaduras en el interior de las esporas de *Glomus mosseae*, respectivamente.

De forma general, los principales biofertilizantes microbianos utilizados en la agricultura de Cuba con cepas bacterianas son: el DIMARGON (basado en la utilización de *Azotobacter chroococcum*, y producido por el Instituto Nacional

Tabla 6. Valores de masa seca ($t \cdot ha^{-1}$) obtenidos del empleo combinado de hongos micorrizógenos arbusculares y rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal en plántulas de tomate y cebolla al finalizar la fase de semillero. Medias con letras distintas difieren significativamente ($p < 0,05$). EE, error estándar de las medias. Tomado de Pulido (2002).

Tratamientos	Tomate	Cebolla
Testigo absoluto	1,21 g	0,85 d
Testigo de producción	2,51 cd	2,26 a
<i>Glomus clarum</i>	1,77 f	1,70 c
<i>Glomus fasciculatum</i>	1,68 f	1,70 c
<i>Azotobacter chroococcum</i>	1,75 f	2,28 a
<i>Burkholderia cepacia</i>	1,78 f	-
<i>Azospirillum brasilense</i>	2,30 de	1,96 b
<i>G. clarum</i> + <i>A. chroococcum</i>	2,06 e	2,40 a
<i>G. clarum</i> + <i>B. cepacia</i>	2,09 e	-
<i>G. clarum</i> + <i>A. brasilense</i>	2,88 b	1,98 b
<i>G. fasciculatum</i> + <i>A. chroococcum</i>	2,74 bc	1,96 b
<i>G. fasciculatum</i> + <i>B. cepacia</i>	2,51 cd	-
<i>G. fasciculatum</i> + <i>A. brasilense</i>	3,16 a	1,93 b
EE (\pm)	0,08***	0,04***

de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical); la FOSFORINA (empleando *Pseudomonas fluorescens*, y elaborado por el Instituto de Suelos); el BIOFERT, que cuenta con la incorporación de cepas de *Rhizobium* sp., igualmente creado por el Instituto de Suelos; el BIOMAS (ácido indolacético obtenido de la fermentación del *Rhizobium*, y desarrollado por el Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar); el BRADYRHIZOBIUM (creado a partir de cepas de *Bradyrhizobium* sp., por del Instituto de Investigaciones de Pastos y Forrajes); el AZOSPIRILLUM (*Azospirillum*) también del Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar; y por último el AZOFERT (*Bradyrhizobium*) para el cultivo de la soya, el RHIZOBIUM para el caso de los frijoles y el AZOSPIRILLUM sp., para gramíneas, todos

producidos por el Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. En gran medida estos productos se obtienen gracias a la fermentación aeróbica de la estirpe microbiana en medios de cultivos específicos para este fin.

En relación con el empleo de los HMA, existen el MicoFert producido por el Instituto de Ecología y Sistemática y el ECOMIC, producido por el Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. Ambos productos han probado su efectividad en una gran cantidad de especies de interés agrícola en Cuba y otros países de la región del Caribe (Rivera *et al.* 2003; Herrera *et al.* 2011).

APLICACIÓN DE MICORRIZAS DE FORMA RÁPIDA Y SENCILLA

Una vez conocidas las múltiples ventajas que representa para las plantas su asociación con los hongos micorrizógenos del suelo, resulta importante analizar el proceso mediante el cual se puede garantizar la presencia de estos hongos en las raíces de dichas plantas. Existe mucha información disponible sobre la forma de inocular estos hongos en los diferentes sustratos sobre los que crecen las plantas en los viveros; pero a continuación pretendemos exponer un método que de forma rápida, sencilla, y con el empleo de pocos recursos permita el éxito de la micorrización en esta etapa crucial de desarrollo del vegetal.

APLICACIÓN DE ECTOMICORRIZAS EN VIVEROS DE PINOS. Inicialmente deben ser estudiadas profundamente las características edáficas, climáticas, etc., de las áreas que finalmente serán repobladas con las plántulas producidas en el vivero. Conviene conocerse la clasificación morfológica de los suelos, su textura, pH y contenidos nutrimentales más relevantes. De acuerdo con lo anterior, los propágulos micorrizógenos iniciales serán colectados en pinares establecidos sobre suelos de la misma familia o grupo de suelos sobre el que se sembrará la plántula inoculada.

El proceso de micorrización en el vivero requerirá siempre de tres pasos fundamentales: 1) recolecta de los propágulos iniciales en los pinares seleccionados de acuerdo con los tipos de suelo; 2) inoculación de los propágulos iniciales a “canteros de multiplicación de inóculo” con el fin de aumentar el potencial micorrizógeno y 3) inoculación de las plántulas de producción con el suelo procedente

de los canteros de multiplicación de inóculo.

Recolecta de los propágulos iniciales. Se seleccionarán tantos pinares para coleccionar propágulos como suelos distintos existan en las áreas a repoblar. Los pinares serán seleccionados sobre la base de su estado de conservación y características productivas (pinares con pinos *PLUS*, o bien plantaciones con un desarrollo notable). Ya en el pinar, será localizado un sitio con abundancia de ectomicorrizas vivas, rizomorfo, micelio y/o cuerpos fructíferos (si estos fueron previamente identificados).

El propágulo inicial será colectado en forma de mezcla de las estructuras micorrizógenas observadas unidas al suelo circundante hasta 10 cm de profundidad, e incluyendo los componentes orgánicos en proceso de descomposición que presentan síntomas de micorrización. Se eliminarán las piedras, restos orgánicos no descompuestos, etc. Entonces lo colectado se envasará en un saco de yute o kenaf (o de tela) y conservará a la sombra hasta su utilización dentro de los tres días siguientes a la colecta. Si existieran condiciones en el vivero, sería preferible guardar las muestras colectadas en un cuarto frío (4-10°C).

Teniendo en cuenta que cada plántula-bolsa del vivero de producción deberá ser inoculada con aproximadamente 50 ml de suelo proveniente del cantero de multiplicación y que este último deberá ser sembrado con plántulas de pino separadas entre sí por 10 cm, podrá calcularse el volumen de propágulos inicial que se necesita coleccionar en el pinar.

Montaje de los canteros de multiplicación. El área a utilizar para el establecimiento

de estos canteros podrá ser techada si se utiliza la infraestructura de un vivero establecido previamente; de lo contrario, el área escogida puede ser al aire libre. De no existir techo sería conveniente el establecimiento de cortinas rompevientos de arbustos o árboles de tres o más metros de altura alrededor del área de producción.

El suelo que sea utilizado para el montaje de los canteros de multiplicación, deberá ser previamente tamizado empleando una malla de 0,5 a 1,0 cm de poro. Este procedimiento, que se utiliza normalmente en todos los viveros, y cuyas ventajas son conocidas, impedirá además que en los canteros existan terrones que contribuyan a disminuir el volumen de inóculo a obtener.

En el montaje del cantero podrán utilizarse las técnicas tradicionales de cultivo en vivero a raíz desnuda sin incluir variaciones. Sin embargo, debe tenerse la seguridad de que el suelo para los canteros no haya sido previamente fertilizado ni haya recibido la aplicación de pesticidas; en caso contrario, deberá contarse con la información suficiente para poder decidir si puede o no ser utilizado. Además, será necesario siempre contar con el análisis químico del suelo a utilizar.

El tamaño del cantero dependerá de la cantidad de plántulas que serán inoculadas en él (la profundidad del mismo no será mayor de 15 cm). Ya preparados los canteros de multiplicación, deberán ser esterilizados con Basamid a razón de 45 g por metro cuadrado de cantero. El tiempo de tapado con manta de polietileno, así como los procedimientos de aplicación y posterior aireación después de destapar, seguirán las instrucciones para otros cultivos. El suelo deberá tener

durante la aplicación un nivel de humedad adecuado (suelo húmedo, pero desgranado y suelto). Si el suelo está demasiado seco o demasiado húmedo, la esterilización no será efectiva; sin embargo, deberá garantizarse el libre drenaje de los excesos de agua de riego.

Para garantizar el éxito de la micorrización, deberán utilizarse plántulas de 3 a 5 cm de altura germinadas con anterioridad, que serán transplantadas e inoculadas en los canteros simultáneamente. Para el transplante e inoculación de las plántulas, serán abiertos en los canteros los huecos necesarios para distribuir las a 10 cm de separación una de otra. Se depositarán 50 ml del propágulo inicial previamente colectado, y se sembrará la plántula de pino para, al final, fijarla aporcando alrededor de su cuello el suelo circundante. En todo caso, deberá procurarse que el tiempo de exposición al sol del inóculo aplicado sea el mínimo posible, y si se utiliza algún implemento, este será lavado de un inóculo a otro. Para la operación de siembra e inoculación, el suelo deberá estar húmedo pero suelto (no mojado), de manera que no se dificulte el trabajo. Al final será regado todo el cantero.

Si son varios los canteros a montar, convendrá cuidarse que no se desequen las plántulas del primero por esperar a sembrar el último. Debido a esto, los pasos a seguir serán los siguientes:

- a) Preparación de la cama de semillas en suelo esterilizado en autoclave o con Basamid. Si se esteriliza en autoclave, se hará sin presión, esterilizando a vapor fluente (válvula de escape del vapor abierta) durante una hora cada día en tres días consecutivos.
- b) Preparación de los canteros de multiplicación cuando ya se sepa que las

plántulas estarán listas en un plazo de una semana.

c) Recolecta del suelo en el pinar uno o dos días después de haber destapado los canteros luego de la esterilización con el Basamid.

Garantizando estos pasos, las plántulas tendrán el tamaño adecuado, el propágulo inicial estará fresco y se evitarán pérdidas de tiempo innecesarias. Por ende, se asegurará de forma efectiva el proceso de micorrización.

Las plántulas en crecimiento (sembradas a 10 cm de separación) serán regadas con agua corriente según sea necesario. Solo si se presentan síntomas de déficit de nutrientes serán aplicadas fórmulas de fertilización nitrogenada u otra; pero diluidas en agua y en pequeñas dosis repartidas en el tiempo a lo largo del proceso de multiplicación. La utilización de plaguicidas, fungicidas, etc., será siempre consultada al personal con más experiencia en el estudio de las micorrizas. Se entiende por pequeñas dosis aquellas que no pasan de 50 mg/ litro (50 ppm) si se trata de nitrógeno o potasio (o de calcio o magnesio si fuera el caso), o las que no pasan de 10 mg/ litro (10 ppm) si se trata de fósforo. Las cantidades se refieren a los elementos puros, o sea N, P, K, Ca, o Mg, no a sus combinaciones (P_2O_5 , K_2O , etc.).

Periódicamente, siguiendo las normas establecidas para raíz desnuda, será pasado un alambre para desprender las raíces de profundidades por debajo de los 15 cm establecidos. Los canteros de multiplicación permanecerán durante seis a nueve meses en los viveros. Su instalación y siembra deberá ser planificada de manera que su desmonte y procesamiento para ser utilizado como

inoculante coincida con la preparación del vivero de producción. Finalmente, si la cama de semillas inicial necesita ser tapada con aserrín, este deberá ser esterilizado siguiendo las instrucciones mencionadas para el suelo de semillero o cama.

Siguiendo las instrucciones señaladas se garantizará la multiplicación de los propágulos micorrizógenos, de manera que las plántulas de producción podrán contar así con un inoculante certificado. Los técnicos especializados siempre deberán emitir un certificado de garantía para los inóculos producidos en los canteros.

Cuando se decida que el cantero debe ser deshecho para preparar el inoculante (ya para ese entonces deberán estar preparadas y esterilizadas las bolsas con tierra en el vivero de producción), se procederá en la forma siguiente:

- a) Cortar cuidadosamente todas las plántulas de pino por el cuello.
- b) Arrancar la raíz principal y/o laterales gruesas dejando en el suelo todas las raicillas micorrizadas. Esto puede hacerse simplemente ordeñando las laterales lignificadas.
- c) Picotear y remover todo el suelo del cantero de manera que pueda ser pasado por un tamiz con malla de 0,5 a 1,0 cm. Las raicillas y micorrizas que quedan adheridas al tamiz serán incorporadas de nuevo al suelo tamizado que será homogeneizado utilizando palas antes de ser utilizado para inocular bolsas del vivero de producción. Para evitar el tener que homogeneizar volúmenes de suelo demasiado grandes, los canteros pueden ser desechos y procesados por partes. En caso de que se formen terrones, deberán ser desbaratados para

tamizar la mayor cantidad posible de inóculo.

Inoculación de las plántulas de producción. La preparación del vivero de producción, procesamiento del suelo, llenado de las bolsas, etc., se realizará siguiendo las normas establecidas, exceptuando aquellas que atenten contra el proceso de micorrización. Si se utilizan mezclas con materia orgánica, tanto esta como el suelo serán enviados a un laboratorio de análisis químico con suficiente antelación al llenado de las bolsas para conocer sus principales características físico-químicas. Suelos o materiales orgánicos con cantidades excesivas o desbalanceadas de nutrientes (exceso de un elemento químico con relación a otro) serán descartados. Serán seleccionados aquellos suelos con concentraciones nutritivas consideradas bajas. Sobre todo deberá tenerse en cuenta que la concentración de fósforo no sea mayor de 20 mg/kg de suelo (20 ppm).

Todas las bolsas deberán ser esterilizadas con algún esterilizante de manera que se garantice la muerte de la cebolleta (*Cyperus rotundus*), los hongos micorrizógenos naturales (impidiéndose así probables competencias con el inoculante) y otras semillas y patógenos. Si se desea continuar utilizando la técnica de siembra tradicional, antes de la colocación de las semillas en las bolsas serán añadidos a cada una 50 cm³ de suelo proveniente de los canteros de multiplicación. La inoculación será realizada el día anterior o preferiblemente el mismo día de la siembra. A continuación las semillas serán tapadas (si esta fuera la norma establecida) con aserrín, en cuyo caso este deberá ser esterilizado. La esterilización del aserrín puede realizarse en el momento de la aplicación del Basamid y simplemente colocándolo

bajo la manta antes de la aplicación. El riego de agua y la aplicación de fertilizantes y pesticidas seguirán las instrucciones descritas en el epígrafe Montaje de los canteros de producción.

APLICACIÓN DE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES EN VIVEROS. En cuanto a las micorrizas arbusculares, son válidas las instrucciones iniciales que aparecen en el epígrafe referido a la utilización de las ectomicorrizas, en lo referente a las características edáficas de las áreas a repoblar. Al igual que en el caso de las ectomicorrizas, el proceso de micorrización en el vivero requerirá siempre de tres pasos fundamentales: 1) recolecta de los propágulos iniciales de acuerdo con los tipos de suelos; 2) multiplicación de inóculo con el fin de aumentar el potencial micorrizógeno arbuscular y 3) inoculación de las plántulas de producción con el suelo procedente de los canteros de multiplicación del inóculo.

Recolecta de los propágulos iniciales. La selección de las áreas donde serán recolectados los propágulos iniciales requiere de un estudio particular en el caso de las micorrizas arbusculares. En las áreas a repoblar, serán buscadas con anterioridad aquellas zonas que conservan la vegetación original. También pueden ser utilizados sitios con los mismos tipos de suelos donde se haya cultivado en los últimos años yuca, leguminosas y maíz (especies regularmente micótrofas obligatorias), y a la vez que no hayan empleado fertilizantes. En este último caso, si las dosis utilizadas fueron bajas (compárese con las cifras dadas en párrafos anteriores) podrán ser utilizadas para recolectar propágulos. Se ha demostrado en nuestro laboratorio que el potencial micorrizógeno (infectividad) de los suelos con vegetación secundaria es mayor que los de aquellos que

presentan el bosque original (también ver [Tabla 4](#)).

La prioridad para recolectar propágulos será en resumen la siguiente: a) sitio con vegetación secundaria; b) sitio con cultivo de yuca, maíz o leguminosas, sin o con poca fertilización y c) sitio con bosque original. Se recuerda que el tipo de suelo donde se colecten los propágulos iniciales deberá ser similar al del área que será repoblada.

Para la recolecta de los propágulos, tanto de los sitios de vegetación con bosques como en los cultivos, serán obtenidas las muestras provenientes de los primeros 10-15 cm de suelo. Se tratará siempre de recuperar la mayor cantidad posible de raicillas (raíces más finas presentes en los suelos, de aproximadamente 2 mm de diámetro) y suelo adherido a las mismas. Teniendo en cuenta que cada plántula-bolsa de vivero de producción deberá ser inoculada con 10-20 ml de suelo proveniente del cantero de multiplicación, y que el cantero de multiplicación deberá ser sembrado con semillas de maíz o sorgo separadas entre sí por 10 cm, podrá calcularse el volumen de propágulo inicial que se necesita recolectar. El resto de las instrucciones descritas en este epígrafe para las ectomicorrizas es válido para el caso de las micorrizas arbusculares.

Esta propuesta parte del principio esbozado por Gaur & Adholeya (2004), quienes han argumentado que las cepas de HMA nativas encontradas naturalmente en suelos altamente contaminados con metales pesados son más tolerantes que las que no son aisladas de suelos con estas características. También Rowe *et al.* (2007) han sugerido que los inóculos de campo colectados localmente son más efectivos que los

inóculos comerciales para el establecimiento de especies vegetales características de las etapas finales de la sucesión. Siguiendo este mismo principio, otros estudios han demostrado que los HMA nativos pueden funcionar mejor en los suelos de los cuales ellos han sido aislados (Caravaca *et al.* 2003; Göhre & Paszkowski 2006).

Montaje de los canteros de multiplicación. Al igual que en el caso anterior, podrá ser utilizada la técnica tradicional de cultivo a raíz desnuda, solo que en estos canteros serán sembradas semillas de maíz o sorgo, debido a lo cual el paso previo de una cama de plántulas necesario para el caso de los pinos no será empleado.

Si se desea también pueden fabricarse canteros de concreto, fibrocemento, madera, etc; pudiendo colocarse en el fondo una malla de polietileno resistente, u otro material, que los mantenga aislados de la superficie del suelo, para evitar que las raíces de las plantas encargadas de reproducir el hongo micorrizógeno profundicen mucho en el mismo ([Fig. 31](#)). Las instrucciones que aparecen previamente para las ectomicorrizas en relación con las características que debe tener el suelo de los canteros de multiplicación, los tamaños de los canteros, su montaje y esterilización, etc., son las mismas para el caso de las micorrizas arbusculares.

De no poseerse condiciones para la esterilización del suelo del cantero con Basamid o empleando autoclave u otros recursos, puede procederse a la solarización del mismo. La solarización del suelo es un término que se refiere a la desinfección del suelo por medio del calor generado de la energía solar capturada. Es un proceso hidrotérmico que



Figura 31. Vivero y cantero de multiplicación de cepas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en la Cooperativa Los Castillos, Estado Bolívar, Venezuela. A. Vista general del vivero, B. Plantas creciendo en el vivero, nótese la semisombra aportada por la manta, C. Aplicación del inóculo de cepas de HMA en el cantero de multiplicación, D. Plantas de *Brachiaria* spp. germinadas en el cantero de multiplicación de los HMA. Fotos: Yamir Torres-Arias.

tiene lugar en el suelo húmedo el que es cubierto por una película plástica y expuesto a la luz solar durante los meses más cálidos; comprende un complejo de cambios físicos, químicos y biológicos del mismo, asociados con el calentamiento solar y tiene valor como una alternativa al uso de ciertos productos químicos para la agricultura.

Las temperaturas que se alcanzan normalmente con la solarización del suelo varían entre 35-60°C, dependiendo de la profundidad del mismo. Se ha comprobado que muchas plagas del suelo son bien controladas con cuatro a ocho semanas de solarización, a la

vez que la mayor parte de los microorganismos tolerantes a la solarización son conocidos como agentes de control biológico o estimulantes del crecimiento de las plantas. Por otra parte, poblaciones de nemátodos del suelo han sido sensiblemente reducidas por medio de la solarización (Abu Gharbieh *et al.* 1990). También uno de los resultados más importantes obtenidos con la solarización del suelo es el control de un amplio espectro de malezas (Standifer *et al.* 1984).

Después de montado el cantero y esterilizado, se procederá a realizar pequeños orificios distribuidos entre sí a 10 cm y

en ellos serán colocadas 2-3 semillas de maíz o sorgo, que serán finalmente cubiertas por 1 cm de suelo circundante. Resumiendo, los pasos para el montaje del cantero de micorrizas arbusculares son dos:

- a) Preparación de los canteros de multiplicación y esterilización con Basamid.
- b) Recolecta del suelo en el sitio seleccionado uno o dos días después de haber destapado los canteros con posterioridad a la esterilización con Basamid.

Para las atenciones de riego y fertilización de los canteros deberán estudiarse cuidadosamente las instrucciones dadas para las ectomicorrizas que son útiles también para este caso. También aquí será empleado un alambre por debajo del cantero para desprender las raíces de profundidades superiores a 15 cm. Si la utilización del maíz o el sorgo en este tipo de cantero implican el peligro de la caída de la planta por vientos o precipitaciones fuertes, deberá preverse la utilización de tutores para su sostén.

Los canteros de multiplicación permanecerán durante varios meses en el vivero en dependencia del tiempo de vida de las plantas sembradas, pero este período resulta por lo general de tres a cuatro meses. Tanto al utilizar maíz como sorgo, se permitirá que las plantas lleguen a producir semillas (mazorcas o panojas) y posteriormente se dejarán secar, suspendiendo el riego cuando estén secas totalmente. En el caso del sorgo, las panojas serán cortadas cuando las semillas vayan a madurar de manera que se impida su caída sobre el cantero, pues estas podrían ser transferidas con el inóculo a las nuevas plántulas-bolsa, lo que implicaría la necesidad de escardes adicionales. Los inóculos de estos canteros podrán ser utilizados

para inocular las plántulas del vivero de producción a partir del momento en que empiecen a madurar las mazorcas o las panojas del sorgo, mientras las plantas están secando, y/o hasta una semana después de haberse secado totalmente. Siempre debe elegirse el momento ideal para la ruptura del cantero, lo que se hará cuando las plantas estén completamente secas, pues en este caso se habrá permitido el tiempo suficiente para que la micorriza produzca la máxima cantidad de propágulos y para que estos maduren.

La ruptura del cantero y preparación del inóculo partiendo de su suelo se hará siguiendo las instrucciones que aparecen para las ectomicorrizas. También, los técnicos especializados deberán emitir un certificado de garantía para los inóculos producidos en los canteros.

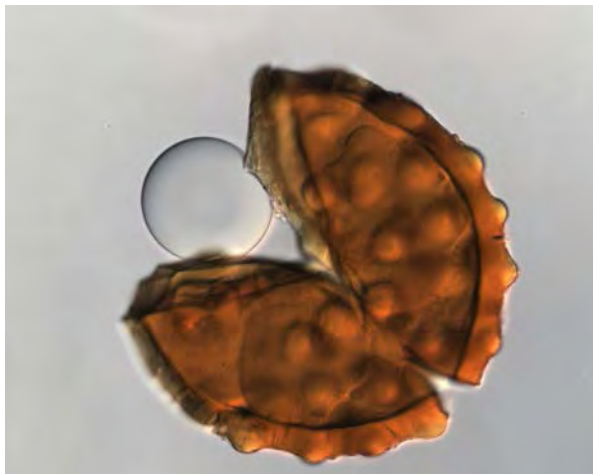
Inoculación de las plántulas de producción. Los procedimientos descritos para el caso de los pinos son válidos para el montaje e inoculación del vivero de latifolias, debido a lo cual las instrucciones serán leídas cuidadosamente. Las técnicas o procedimientos que sean particulares para la especie de plántula a producir y que no estén contenidas en el presente documento, deberán ser consultadas siempre a los especialistas competentes de manera que no se cometan errores que vayan en detrimento de la micorrización o su efectividad para el crecimiento de la plántula.

Almacenamiento de los inóculos micorrízicos arbusculares. El inóculo micorrízico obtenido puede ser utilizado inmediatamente o será almacenado en sacos o recipientes que permitan la transpiración del mismo, a la sombra, fuera de la incidencia directa de los rayos del sol, en lugares frescos y resguardados de

la humedad. De cumplirse estas condiciones, el producto puede tener validez hasta un año después de producido.

Aplicación del inóculo micorrízico arbuscular. Existen varias formas de aplicar el inóculo producido, las cuales dependen de los objetivos de los investigadores y de los recursos disponibles. A continuación se describen cuatro métodos ampliamente utilizados.

1. EN BANDEJAS MÚLTIPLES PARA SU EMPLEO EN VITROPLANTAS, ESQUEJES O SEMILLAS. El inóculo se deberá mezclar con el sustrato utilizado para llenar las bandejas. La proporción sugerida es 1/5 (v/v) de MicoFert/sustrato empleado; pero pudiera variar en dependencia de la concentración de los propágulos micorrízicos (esporas, raicillas colonizadas por el hongo micorrizógeno, biomasa de micelio externo arbuscular) presentes en el inóculo.
2. EN SEMILLEROS. Se distribuye en líneas o surquillos y encima se colocan las semillas. En caso de que toda la superficie del semillero sea sembrada uniformemente (ej. semilleros de tabaco, cuya semilla es tan pequeña que se aplica mezclada con el fertilizante), el mismo deberá ser mezclado con los 2-3 cm superiores de suelo.
3. EN MACETAS O BOLSAS. Se deberá abrir un hoyo u orificio en el centro del sustrato y añadir 10 g del inóculo aproximadamente, después de lo cual se siembra encima la plántula o semilla. Se debe garantizar que por esta zona atraviesen las raíces en crecimiento de la planta para que se pongan en contacto con los propágulos micorrizógenos.
4. EN CAMPO. El inóculo se aplica de forma continua ("a chorrillo") en el surco donde se colocarán las semillas (para el caso de distancias de siembra muy cortas), o puede ser añadido a cada planta si se trata de distancias de siembras mayores. En este último caso las dosis dependerán del tamaño de las semillas. Si se trata de trasplante de plantas para la rehabilitación de áreas, se vierten 200 g del inóculo en el hoyo de siembra, se rompe entonces la bolsa que contiene la planta cuidando de no dañar su sistema radical, se coloca dentro del hoyo y se termina de tapar con suelo.



Glomus crenatum

PARTE III

SÍNTESIS Y PERSPECTIVAS

Jorge A. Sánchez, Eduardo Furrázola, Mayté Pernús y Yamir Torres-Arias

Antes de dar rienda suelta a cualquier especulación sobre las ecotecnologías abordadas, es importante señalar que estas han probado ser eficientes en diversas plantas y bajo diferentes escenarios ambientales. Por tanto, serán de gran utilidad en programas de reforestación que se lleven a cabo en todo el mundo, fundamentalmente en aquellos países con bajos recursos que no puedan implementar tecnologías de altos costos y complejas en su aplicación.

En la actualidad los tratamientos de HD se emplean cada vez más en semillas de plantas silvestres tropicales de diversos ecosistemas (Tabla 7), donde han probado ser efectivos en una gran diversidad de formas de vida (e.g., árboles, arbustos, hierbas), que incluye diversidad en características ecológicas y rasgos funcionales de las semillas (diferentes clases de dormancia, tolerancia a la desecación, tamaño seminal, semilla monocotiledónea/dicotiledónea, etc.), incluso ya se han aplicado con efectividad en esporas de helechos (Pedrero-López *et al.* 2014). También han demostrado ser eficientes para mejorar diferentes aspectos del ciclo de vida de las plantas, que van desde la germinación hasta la producción final de frutos/semillas (Orozco-Segovia *et al.* 2014; Pernús & Sánchez 2015; Rashit & Singh 2018) y se conoce que sus efectos persisten tanto en la generación actual como en su descendencia (Xiao *et al.*, 2017). Por lo que, sin dudas, constituyen una herramienta ecofisiológica sencilla, rápida y económica para ser implementada en proyectos de restauración de países del tercer mundo (Sánchez *et al.* 2001a), y también en aquellos desarrollados

(o llamados del primer mundo) como recientemente se recomienda por Erickson *et al.* (2017) y Kildisheva *et al.* (2018).

Por su parte, las micorrizas arbusculares se han estudiado y aplicado en un gran número de especies de interés para proyectos de revegetación vegetal (Tabla 8). Los hongos MA, conocidos como simbiontes obligados, actúan como promotores del crecimiento vegetal y han mostrado siempre ser un componente importante de las estrategias exitosas de remediación de ecosistemas (Jeffries *et al.* 2003; Khan 2005; Turnau *et al.* 2006). En general muchos de los experimentos realizados en campo reportan un efecto positivo de la aplicación de los hongos MA, el cual resulta convincente en los primeros estadios de la plantación, cuando las plantas son muy sensibles a las condiciones ambientales (e.g., sequía, deficiencias minerales, patógenos, etc.). Esta mejor resistencia de las plantas inoculadas con HMA nativos a los estreses ambientales puede atribuirse entre otros factores a una mayor robustez del sistema radical; pero también probablemente a la pre-colonización de las raíces por una comunidad de hongos MA bien adaptada a la planta hospedera, reduciendo así la colonización por otros hongos MA que pudieran considerarse “invasores” (Johnson *et al.* 2012) después de que las plántulas son llevadas a su ambiente natural.

Por tanto, en términos generales se puede señalar que los resultados obtenidos con los tratamientos pregerminativos de HD y los inóculos

micorrizógenos en especies nativas de interés en proyectos de restauración son muy promisorios para mejorar el funcionamiento de las plantas con bajos insumos; aunque se deberá trabajar para simplificar los procesos al máximo hasta convertirlos en algo completamente factible de ser llevado a la práctica a gran escala. También las dos ecotecnologías discutidas, son de gran utilidad para mejorar el establecimiento de las plantas en ecosistemas sometidos a múltiples condiciones de estrés, como usualmente ocurre en condiciones naturales, o bien en escenarios exquisitamente violentos para el establecimiento y crecimiento de las plantas; tal como pueden ser suelos con alto grado de desertificación (Fig. 32).

Estas tecnologías ecológicas podrían combinarse con otras para lograr óptimos resultados y no deben ser excluyentes sino complementarias, y de acuerdo a los requerimientos de cada especie y de los escenarios ambientales que se pretendan restaurar. Será necesario además involucrar a la población, no solo a la afectada directamente por el problema ambiental sino también a todas las comunidades aledañas para mejorar la efectividad en la

implementación de las ecotecnologías y su sensibilidad ambiental.

Obviamente, existen diferentes obstáculos para el desarrollo y la adopción de tecnologías ambientales. Muchos de estos obstáculos se encuentran en niveles específicos y están relacionados con el coste que supone el desarrollo de las tecnologías individuales. Habrá que seguir dos líneas de investigación para sacar el máximo beneficio de las ecotecnologías en un futuro. En primer lugar, se necesita un programa de investigación a largo plazo para hacer posibles innovaciones del sistema y respaldar las correspondientes estrategias de transición a largo plazo. En segundo lugar, será necesario un programa a corto plazo para asegurar que la continua mejora de las tecnologías existentes y actuales vaya, por una parte, dirigida a la competitividad, pero también por otra, orientada a programas de transición a largo plazo. Queda solo entonces, echar mano de dichas tecnologías ecológicas (ambientales) para mejorar el funcionamiento de las plantas y acelerar los procesos de restauración ecológica, y con esto contribuir a la formación de paisajes y también a la mitigación del cambio climático.

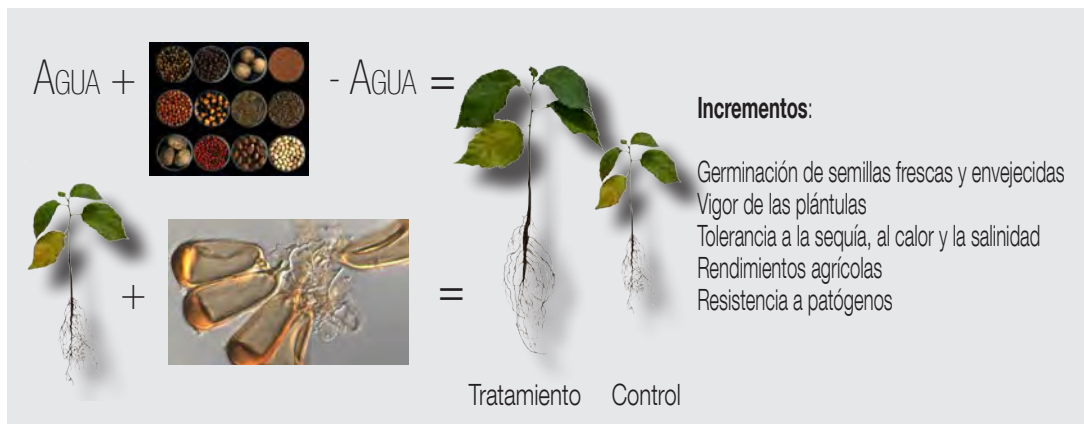


Figura 32. Síntesis de los métodos ecotecnológicos tratamientos de hidratación - deshidratación de las semillas y empleo de micorrizas arbusculares.

Tabla 7. Efectos positivos de tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación sobre especies silvestres. Se empleó agua destilada para la hidratación parcial de las semillas por medio de tratamientos de robustecimiento, o bien de hidrocondicionamiento.

Especie (Familia)	Resultados	Referencias
<i>Andira inermis</i> (Fabaceae)	Elimina dormancia fisiológica en semillas frescas	Sánchez <i>et al.</i> (datos inéditos)
<i>Castilleja tenuiflora</i> (Orobanchaceae)	Acelera la germinación	Belmont <i>et al.</i> (2018)
<i>Cecropia schreberiana</i> (Malvaceae)	Incrementa la germinación bajo condiciones de estrés hídrico, calórico y lumínico. Mejora la emergencia de las plántulas bajo barreras físicas	Sánchez <i>et al.</i> (2003)
<i>Dendrocerus nudiflorus</i> (Cactaceae)	Incrementa y acelera la germinación bajo condiciones de estrés hídrico	Sánchez <i>et al.</i> (datos inéditos)
<i>Dodonaea viscosa</i> (Sapindaceae)	Incrementa la germinación de semillas envejecidas y frescas, y el crecimiento de las plántulas en campo	Pedrero-López <i>et al.</i> (2015)
<i>Dracaena cubensis</i> (Asparagaceae)	Eliminan dormancia morfofisiológica e incrementa tolerancia al estrés calórico durante la germinación	Sánchez <i>et al.</i> (datos inéditos)
<i>Echinopsis candicans</i> , <i>E. platyacanthus</i> (Cactaceae)	Incrementa y acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016a,b)
<i>Ferocactus pilosus</i> (Cactaceae)	Incrementa y acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016b)
<i>Frankenia gypsophila</i> (Frankeniaceae)	Acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2015)
<i>Guazuma ulmifolia</i> (Malvaceae)	Elimina dormancia física en semillas frescas. Incrementa la germinación de semillas frescas y viejas. Mejoran la germinación bajo estrés hídrico y calórico, y el vigor de plántulas bajo condiciones de estrés hídrico en vivero	Martínez & Sánchez (2016); Pernús & Sánchez (2015); Sánchez <i>et al.</i> (2004); Sánchez <i>et al.</i> (datos inéditos)
<i>Gymnocalycium mostii</i> (Cactaceae)	Incrementa y acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016a)
<i>Hibiscus elatus</i> (Malvaceae)	Eliminan parcialmente la dormancia física y fisiológica en semillas frescas. Incrementa la germinación de semillas frescas y envejecidas. Mejora la germinación bajo estrés hídrico y calórico y el vigor de plántulas bajo condiciones de estrés en vivero	Montejo & Sánchez (2012); Montejó <i>et al.</i> (2004; 2005); Sánchez <i>et al.</i> (2003; 2004)
<i>Lepidium virginicum</i> (Brassicaceae)	Incrementa la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016b)
<i>Muhlenbergia arenicola</i> (Poaceae)	Acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2015)
<i>Nassella tenuissima</i> (Poaceae)	Incrementa la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016b)
<i>Parkia multijuga</i> , <i>P. nitida</i> , <i>P. pendula</i> (Fabaceae)	Incrementa y acelera la germinación de semillas frescas y almacenadas	Calvi <i>et al.</i> (2008); Varga & Ferraz (2008); Vargas <i>et al.</i> (2015)
<i>Quercus rugosa</i> (Fagaceae)	Mejora la germinación, el establecimiento y el crecimiento de las plántulas en casa de vegetación y campo	Castro-Colina <i>et al.</i> (2011)
<i>Senna demissa</i> (Fabaceae)	Acelera la germinación bajo condiciones de estrés hídrico	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2015); Lima <i>et al.</i> (2018)
<i>Trichospermum mexicanum</i> (Malvaceae)	Incrementa la germinación bajo condiciones de estrés hídrico, calórico y lumínico. Mejora la germinación de semillas envejecidas. Incrementa la emergencia y establecimiento de plántulas en condiciones de vivero. Mejoran el crecimiento, la floración y producción de semillas en condiciones de campo.	Sánchez & Muñoz (2004); Sánchez <i>et al.</i> (2003; 2004; 2006)
<i>Yucca filifera</i> (Asparagaceae)	Incrementa y acelera la germinación	Contreras-Quiroz <i>et al.</i> (2016b)

Tabla 8. Aplicación de inóculos de hongos micorrizógenos arbusculares y/o estatus micorrizico en condiciones naturales de especies arbóreas de distintas regiones del Mundo. (+), Efecto positivo de la micorrización o incremento con respecto a la variable evaluada. MA, presencia de colonización del tipo micorrizica arbuscular.

Especie vegetal	Cepas empleadas	Variable evaluada	Efecto	Estatus Micorrizico	Referencia
<i>Alchornea latifolia</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>Cecropia peltata</i> , <i>Cupania macrophylla</i> , <i>Dendropanax arboreus</i> , <i>Juglans insularis</i> , <i>Nectandra coriacea</i> , <i>Ocotea leucosylon</i> , <i>Trichilia havanensis</i> , <i>Zanthoxylum martinicense</i>	Plantas evaluadas en su medio natural colonizadas por micorrizas nativas	Presencia o no de micorrizas		MA. Nota: <i>Juglans insularis</i> resultó ectomicorrizica	Ferrer <i>et al.</i> (1985)
<i>Hibiscus elatus</i> , <i>Cedrela mexicana</i>	<i>Funneliformis caledonius</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Rhizoglyphus fasciculatum</i>	Altura final, masa seca planta, porcentaje de colonización micorrizica	(+)	MA	Ferrer <i>et al.</i> (1986)
<i>Oxandra lanceolata</i> , <i>Pseudolmedia spuria</i> , <i>Prunus occidentalis</i> , <i>Callophyllum antillarum</i> , <i>Matayba apetala</i>	Plantas colonizadas con inóculos nativos de bosque siempreverde	Biomasa aérea, porcentaje de colonización micorrizica		MA	Herrera <i>et al.</i> (1990)
<i>Leucaena leucocephala</i>	<i>Glomus manihotis</i> , <i>Glomus</i> sp. 2	Masa seca, porcentaje de colonización micorrizica, densidad visual del endófito MA	(+)	MA	Ojeda <i>et al.</i> (1998)
<i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Delonix regia</i> , <i>Albizia lebeck</i> , <i>Caesalpinia violacea</i> , <i>Albizia procera</i> , <i>Andira inermis</i>	Plantas colonizadas con inóculos nativos de bosque primario y talud de un camino (Sierra del Rosario)	Masa seca de parte aérea, Masa seca de raíz, porcentaje de colonización micorrizica, biomasa de micelio externo arbuscular	(+)	MA	Orozco <i>et al.</i> (1999)
<i>Astrocarium mexicanum</i>	Micorriza nativa del suelo de la Estación de Los Tuxtlas, Veracruz, México	Presencia o no de micorrizas		MA	Núñez & Álvarez (2003)
<i>Anadenanthera colubrina</i> , <i>Mimosa bimucronata</i> , <i>Parapiptadenia rigida</i>	Raíces colonizadas por HMA del campo de <i>Anadenanthera peregrina</i> var. <i>falcata</i>	Altura, biomasa, porcentaje de colonización micorrizica, contenido de N y P en hojas	(+)	MA	Patreze & Cordeiro (2004)
<i>Cedrela montana</i> , <i>Heliocharpus americanus</i>	<i>Glomus</i> spp., <i>Acaulospora</i> spp., <i>Scutellospora</i> spp., <i>Gigaspora</i> spp.	Altura de las plantas, biomasa aérea	(+)	MA	Urgies <i>et al.</i> (2009)
<i>Acer negundo</i> , <i>Acer nigrum</i> , <i>Acer pensylvanicum</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Acer saccharinum</i> , <i>Acer saccharum</i> , <i>Aesculus hippocastanum</i> , <i>Cercis canadensis</i> , <i>Fraxinus americana</i> , <i>Fraxinus nigra</i> , <i>Gleditsia triacanthos</i> , <i>Juglans nigra</i> , <i>Juniperus virginiana</i>	Micorriza nativa de suelos urbanos de Ontario, Canadá	Presencia o no de micorrizas		MA	Bainard <i>et al.</i> (2011)
<i>Prunus pensylvanica</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Prunus virginiana</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Thuja occidentalis</i>	Micorriza nativa de suelos urbanos de Ontario, Canadá	Presencia o no de micorrizas		MA	Bainard <i>et al.</i> (2011)
<i>Rhus chinensis</i> , <i>Celtis sinensis</i> , <i>Ginnomomum camphora</i> .	<i>Diversispora eburnea</i> , <i>Claroidoglomus lamellosum</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Diversispora</i> spp.	Biomasa total, Relación raíz: parte aérea Concentración de nitrógeno y fósforo total	(+)	MA	Shi <i>et al.</i> (2016)

GLOSARIO DE TÉRMINOS

Aberraciones cromosómicas: anomalías en la estructura o número de cromosomas que producen cambios genotípicos y fenotípicos.

ADN: El **ácido desoxirribonucleico** es un ácido nucleico que contiene las instrucciones genéticas usadas en el desarrollo y funcionamiento de todos los organismos vivos, y es responsable de su transmisión hereditaria.

Ambiente edafoclimático: tiene en cuenta la composición y naturaleza del suelo en su relación con las condiciones climáticas.

Angiospermas: grupo de plantas fanerógamas cuyos carpelos forman una cavidad cerrada u ovario, dentro del cual están las semillas, que se desarrollan protegidas en el interior del fruto.

Antioxidantes: moléculas capaces de retardar o prevenir la oxidación de otras moléculas.

Antrópico o antropogénico: originado por la actividad humana (factores antrópicos, riesgos antrópicos, etc.).

Apesorio: Engrosamiento de una hifa involucrada en la unión a la superficie de la raíz, el cual le permite a la hifa vencer la resistencia de las células del hospedero y penetrar al interior de la raíz.

Arbúsculo: órgano finamente ramificado producido por los hongos micorrizógenos arbusculares dentro de las células de las raicillas en la planta hospedera que habitan. Constituye la interfase en la cual el hongo y la planta intercambian fósforo y fotosintatos.

ARN: El **ácido ribonucleico** es un ácido nucleico formado por una cadena de ribonucleótidos. En los organismos celulares desempeña diversas funciones como son la dirección de etapas intermedias de la síntesis proteica, regulación de la expresión génica y otros tienen actividad catalítica. El ARN es más versátil que el ADN.

Bancos de germoplasma: almacenamientos de semillas o material vegetal destinados a la conservación de la diversidad genética y producción.

Biofertilizantes: producto que está formado por microorganismos vivos o en

estado de latencia (esporas). Se caracterizan por realizar funciones como la fijación del nitrógeno atmosférico, la solubilización del fósforo insoluble presente en el suelo, la antibiosis y la estimulación del crecimiento y desarrollo vegetal, entre otras.

Citoplasma: materia viviente compleja de una célula, exceptuando el núcleo.

Coevolución: variación evolutiva correlacionada entre especies mutuamente dependientes.

Cromatina: conjunto de ADN, histonas, proteínas no histónicas y ARN que se encuentran en el núcleo interfásico de las células eucariotas y que constituye el genoma de dichas células.

Dicotomo: describe una ramificación en la cual los dos brazos son iguales (como una Y mayúscula).

Dormancia: estado natural que se genera en las semillas durante sus procesos evolutivos como mecanismo de supervivencia o adaptación frente a ciertas condiciones ambientales. Se dice que una semilla se encuentra en estado dormante cuando no tiene la capacidad de germinar en un tiempo determinado bajo condiciones ambientales favorables para su germinación.

Dosel: el dosel arbóreo, dosel forestal o también llamado en ocasiones canopia da nombre al hábitat que comprende la región de las copas y regiones superiores de los árboles de un bosque.

Ecofisiología de la germinación: rama de la botánica que estudia los procesos fisiológicos relacionados con la germinación en interacción con el medio ambiente.

Ecosistema: sistema funcional formado por un ambiente físico (biotopo) y la comunidad de seres vivos que lo ocupan (biocenosis).

Emergencia: visualización de la plántula emergiendo del suelo.

Endodermis: capa de células de la raíz, dispuestas de modo compacto, de aspecto parenquimático y que se encuentra en la parte más interior del córtex, alrededor del tejido vascular.

Endófito: componente del micelio de los hongos micorrizógenos arbusculares que se desarrolla en el interior de las raicillas de las

plantas.

Endospermo: tejido nutricional formado en el saco embrionario de las plantas con semillas que puede ser usado por el embrión como fuente de nutrientes durante la germinación.

Epidermis: es el tejido protector vivo que recubre la superficie de toda la planta cuando ésta posee estructura primaria. Aparte de su función protectora también actúa mecánicamente, contribuyendo en parte al sostén, debido a la compactibilidad de sus células.

Escarificación mecánica total: tratamiento pregerminativo que consiste en la eliminación de las cubiertas seminales o del fruto.

Esclerocio: micelio perenne endurecido, bulboso o verrucoso, constituido por hifas muy entrelazadas, con una capa protectora, conteniendo sustancias de reserva, del cual se originan cuerpos fructíferos en época favorable.

Especies autóctonas o nativas: especies que pertenecen a una región o ecosistema determinados, cuya presencia en esa región es el resultado de fenómenos naturales sin intervención del hombre.

Especies exóticas invasoras: especies exóticas naturalizadas, con gran capacidad de dispersión y reproducción, que colonizan áreas relativamente extensas, y pueden producir cambios en la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Espora: propágulo de los hongos, aproximadamente comparable a las semillas de las plantas superiores. Resultan muy pequeñas y de morfología muy variada, poseen reservas lipídicas y son capaces por sí solas de dar origen a un nuevo individuo.

Esporocarpio: agregación discreta de esporas de algunos hongos micorrizógenos arbusculares formados en el interior o la superficie del suelo.

Establecimiento: fenómeno relacionado con los procesos de germinación, emergencia y crecimiento de las plántulas.

Estadios sucesionales: en el caso de las plantas, se corresponde con las etapas de la sucesión vegetal.

Estratificación: se refiere a tratamientos

pregerminativos para eliminar dormancia seminal. Pueden ser en condiciones secas o húmedas, así como en frío y/o calor.

Fanerógamas: grupo monofilético del reino de las plantas (Plantae) que comprende a todos los linajes de plantas vasculares que producen semillas.

Fitoalexinas: compuestos antimicrobianos que se acumulan en algunas plantas en altas concentraciones, después de infecciones bacterianas o fúngicas y ayudan a limitar la dispersión del patógeno.

Fitocromo: proteína con actividad quíntica presente en organismos vegetales, cuya función es actuar como fotorreceptor fundamentalmente de luz roja (600-700 nm) y roja lejana (700-800 nm), gracias a que posee un cromóforo. En función del tipo de luz detectada puede desencadenar distintas respuestas en la planta, como floración y germinación.

Fitohormonas: hormonas vegetales que regulan diferentes procesos fisiológicos de las plantas.

Germinación: emergencia de la radícula a través de las cubiertas seminales o del fruto.

Gimnospermas: subdivisión de las plantas fanerógamas que presentan semillas desnudas que se forman en el borde o en la superficie de las hojas femeninas fértiles y donde los óvulos están libres, porque no existe ovario. Las flores se denominan conos y están constituidas normalmente por hojas fértiles masculinas o por hojas fértiles femeninas.

Grupos funcionales: grupos de plantas que ecológicamente presentan similares efectos sobre los procesos del ecosistema. Se agrupan por uno o varios rasgos comunes.

Heliófilas: calificativo de las plantas que requieren el sol para su mejor desarrollo.

Hifa: célula alargada, a menudo muy alargada, normalmente de menos de 10 micras de espesor y que es el elemento constituyente del cuerpo de los hongos. Las que aparecen generalmente con unos tabiques se denominan hifas septadas, y las que carecen de tabiques, se denominan hifas aseptadas.

Homeostasis: es una propiedad de los organismos vivos que consiste en su capacidad

de mantener una condición interna estable compensando los cambios que se producen en su entorno mediante el intercambio regulado de materia y energía con el exterior (metabolismo). Es una forma de equilibrio dinámico posible gracias a una red de sistemas de control realimentados que constituyen los mecanismos de autorregulación de los seres vivos.

Inóculo: sustancia conteniendo uno o más organismos destinados a permanecer en cultivos, ser incorporados a un medio o un sustrato de cultivo, o colonizar un organismo hospedero.

Latifolia: hace referencia a los árboles o arbustos que tienen las hojas anchas y planas, en contraposición a las coníferas que tienen hojas estrechas, aciculares o escamadas.

Mantillo: tipo de terreno originado por la descomposición de sustancias orgánicas, especialmente procedentes del reino vegetal.

Manto: una capa compacta de hifas que envuelve las pequeñas raíces absorbentes de las plantas ectomicorrizadas, conectada a la red de Hartig dentro de la raíz y a las hifas extramatriciales en el exterior, actúa como un sumidero de nutrientes.

Meristemo: en los tejidos vegetales, los tejidos meristemáticos son los responsables del crecimiento vegetal. Sus células son pequeñas, tienen forma poliédrica, paredes finas y vacuolas pequeñas y abundantes, y se considera un tejido poco diferenciado.

Micelio: término colectivo para nombrar las hifas.

Micótrofo: se aplica a las plantas que constituyen micorrizas y necesitan del hongo micorrízico para atender a su nutrición.

Nicho de regeneración: requerimientos ambientales para la germinación y establecimiento de las plántulas. Está determinado por múltiples factores (abióticos y bióticos) que pueden tener efectos contrapuestos sobre el reclutamiento de las plantas.

Peroxidación lipídica: hace referencia a la degradación oxidativa de los lípidos. Es el proceso a través del cual los radicales libres capturan electrones de los lípidos en las membranas celulares.

Phylum: un taxon por encima de la Clase, pero inferior a Reino. El equivalente en las

plantas es División.

Plántula: después de ocurrida la germinación es la estructura que se desarrolla desde que el epicótilo sale al exterior de la cubierta seminal hasta que los cotiledones se separan de la planta.

Plasticidad fenotípica: se refiere a la propiedad de un genotipo de producir más de un fenotipo cuando el organismo se halla en diferentes condiciones ambientales.

Potencial hídrico: capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema particular. Está constituido por varios potenciales (osmótico, de presión, gravitacional) que determinan la dirección del flujo de agua, siempre de mayor a menor potencial.

Potencial osmótico: componente del potencial hídrico que depende de los solutos disueltos, disminuye la energía libre del agua y es siempre negativo.

Proteínas chaperonas: conjunto de proteínas presentes en todas las células cuyas funciones principales son favorecer el plegamiento de proteínas recién sintetizadas y ayudar en el plegamiento correcto de proteínas después de un proceso de desnaturalización.

Radicales libres: especies químicas (orgánicas o inorgánicas), caracterizadas por poseer uno o más electrones desapareados. Se forman en el intermedio de reacciones químicas, a partir de la ruptura homolítica de una molécula. En general, son extremadamente inestables y, por tanto, con gran poder reactivo y de vida media muy corta (milisegundos).

Radicular: relativo a la radícula, o emergencia de la raíz que brota de la semilla

Red de Hartig: la red hifal intercelular formada por un hongo ectomicorrizógeno en las capas superficiales de la raíz; es la interfase efectiva entre los simbiontes.

Reforestación ecológica: repoblamiento de áreas que han sido deforestadas. A diferencia de la restauración ecológica pueden ser empleadas especies nativas o no.

Restauración ecológica: recuperación de la estructura y el funcionamiento de un ecosistema degradado por las actividades humanas, de forma tal que se restablezcan sus servicios ecosistémicos. Presupone el

uso de especies nativas propias del ecosistema y el aprovechamiento de la regeneración natural.

Rizomorfo: agregación macroscópica de hifas con el aspecto de una raíz, con una corteza de células oscuras y el centro de células despigmentadas, cuya función es translocar alimentos

Ruderal: planta ruderal es una planta que aparece en hábitats alterados por la acción del ser humano, como bordes de caminos o zonas urbanas. Por lo general resultan hierbas anuales o bianuales de corta vida, pero con tasas de crecimiento y de producción de semillas muy altas, y una distribución geográfica amplia.

Semillas ortodoxas: semillas con bajo contenido de humedad y alta tolerancia a la deshidratación que soportan largos períodos de almacenamiento en un amplio rango de ambientes sin perder viabilidad.

Semillas recalcitrantes: semillas con altos contenidos de humedad y baja tolerancia a la deshidratación, que no pueden ser almacenadas por períodos prolongados.

Septado: dividido en compartimentos por medio de paredes transversales (septos).

Servicios ecosistémicos: son los beneficios que los seres humanos obtienen directa o indirectamente de los ecosistemas. Pueden ser agrupados en servicios de aprovisionamiento, como alimentos, combustible, madera, recursos genéticos; servicios de regulación, como la calidad del aire, regulación del clima, regulación hídrica; y servicios culturales, como los valores estéticos, religiosos, espirituales, recreación y turismo.

Simbiosis: asociación de organismos de la misma o diferente especie que viven conjuntamente, de la que se desprende un beneficio de los asociados, manteniendo una relación de mutua colaboración. Si en la relación se benefician ambos participantes se considera mutualista, si un miembro vive a expensas de otro es parasitismo, y si es neutral se considera comensalismo.

Sotobosque: área de un bosque que crece más cerca del suelo por debajo del dosel o cubierta vegetal superior. La vegetación del sotobosque consiste en una mezcla de

plántulas y árboles jóvenes, así como arbustos y hierbas.

Sucesión vegetal: Dinámica interna de los ecosistemas, alude a la sustitución, a lo largo del tiempo, de unas especies por otras.

Taxon: agrupamientos de organismos realizados con propósitos sistemáticos, se organizan en rangos desde especies hasta Reino.

Termodormancia: dormancia impuesta por una temperatura determinada.

Termoinhibición: inhibición de la germinación por una temperatura determinada, de modo que la germinación se reanuda si las semillas son transferidas a condiciones óptimas.

Testa: cubierta externa de la semilla.

Vermiculita: mineral formado por silicatos de hierro o magnesio, del grupo de las micas. Al elevar rápidamente la temperatura de la vermiculita se genera una expansión conocida como exfoliación, resultando un producto químicamente inerte, que se emplea como sustrato donde pueden crecer las plantas.

Vesícula: sáculo delimitado por una membrana, pequeña, inter o intracelular en la cual se almacenan sustancias. En el caso de los hongos micorrizógenos arbusculares se encuentran llenas de lípidos; algunas veces pueden convertirse en esporas.

Vigor seminal: capacidad de germinación de las semillas y de producir plántulas normales y vigorosas.

Zeolitas: minerales aluminosilicatos microporosos que destacan por su capacidad de hidratarse y deshidratarse reversiblemente. Existen más de 200 tipos de zeolitas según su estructura, de los cuales más de 40 ocurren en la naturaleza; los restantes son sintéticos.

LITERATURA CITADA

- Abu Gharbieh WI, H Saleh & H Abu-Blan. 1990.** Use of black polyethylene for soil solarization and post plant-mulching. En: De Vay JE, JJ Stapleton & CL Elmore, eds. *Proceeding of the First International Conference on Soil Solarization*. Jordan. FAO, Plant Protection and Production, 229-242.
- Alexander IJ. 2006.** Ectomycorrhizas-out of Africa? *New Phytologist*. 172: 592-597.
- Allen PS. 1997.** Dehydration of primed seeds can alter rate of subsequent radicle emergence. En: Bennett M. A & J. D. Metzger, eds. *Fifth national symposium on stand establishment*. Ohio: Columbus, 158-163.
- Allen EB & MF Allen. 1980.** Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. *Journal of Applied Ecology*. 17: 139-147.
- Allen EB & MF Allen. 1988.** Facilitation of succession by the non-mycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site effects of mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany*. 75: 257-266.
- Allen EB & MF Allen. 1990.** The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: Grace JB & GD Tilman, eds. *Perspectives on plant competition*. San Diego, California: Academic Press, 367-389.
- Allen MF. 1987.** Ecology of vesicular arbuscular mycorrhizae in an arid ecosystem: use on natural processes promoting dispersal and establishment. En: Sylvia DM, LL Hung & JH Graham, eds. *Mycorrhizae in the next decade. Practical applications and research priorities*. Florida: Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, 133-135.
- Allen MF, EB Allen & A Gómez-Pompa. 2005.** Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: Factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology*. 13: 325-333.
- Allen MF, W Swenson, JI Querejeta, LM Egerton-Warburton & KK Treseder. 2003.** Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology*. 41: 271-303.
- Allen PS, DB White & AH Markhart III. 1993.** Germination of perennial ryegrass and annual bluegrass seeds subjected to hydration-dehydration cycles. *Crop Science*. 33: 1020-1025.
- Altschuler M & JM Mascarenhas. 1982.** Heat shock proteins and effects of heat shock in plants. *Plant Molecular Biology*. 1: 103-115.
- Alvarado AD & JK Bradford. 1988.** Priming and storage of tomato (*Lycopersicon esculentum*) seeds. I. Effects of storage temperature on germination rate and viability. *Seed Science and Technology*. 16: 601-612.
- Álvarez-Sánchez J & A Monroy Ata. 2008.** La simbiosis micorrizica y sus aplicaciones en la restauración ecológica en México. En: Álvarez-Sánchez J & A Monroy Ata, eds. *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrizicas y sus implicaciones en la restauración*. D.R. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., ISBN: 978-970-32-5527-6, 3-8.
- Al-Whaibi MH. 2010.** Plant heat-shock proteins: A mini review. *Journal of King Saud University-Science*. 23: 139-150.
- Andrade LL. 2005.** Fisiología ecológica de árboles tropicales: avances y perspectivas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 11: 83-91.
- Arjona H, A Guerrero & CO Prieto. 1998.** Estudios de osmoiniciación de semillas de cebolla de bulbo (*Allium cepa* L.). *Agronomía Colombiana*. 15: 143-152.
- Azcón-Aguilar C, B Bago, A Goulet & Y Piche. 1998.** Saprophytic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. En: Varma A & B Hock, eds. *Mycorrhiza, structure, function, molecular biology and biotechnology*. Berlin: Springer, 391-408.
- Azcón-Aguilar C & JM Barea. 1996.** Interacciones de las micorrizas arbusculares con microorganismos de la rizosfera. En: Guerrero E, ed. *Micorrizas recurso biológico del suelo*. Colombia: Fondo FEN, 47-68.
- Bailly C, A Benamar, F Corbineau & D Côme. 1996.** Changes in malondialdehyde con-

tent and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seeds as related to deterioration during accelerated aging. *Physiologia Plantarum*. 97: 104-110.

Bainard LD, JN Klironomos & AM Gordon. 2011. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments. *Mycorrhiza*. 21: 91-96.

Baskin JM & CC Baskin. 1972a. Germination characteristics of *Diamorpha cymosa* seeds and an ecological interpretation. *Oecologia*. 10: 17-28.

Baskin JM & CC Baskin. 1972b. The light factor in the germination ecology of *Draba verna*. *American Journal of Botany*. 59: 756-759.

Baskin JM & CC Baskin. 1982. Effects of wetting and drying cycles on the germination of seeds of *Cyperus inflexus*. *Ecology*. 63: 248-252.

Baskin CC & JM Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience*. 35: 492-498.

Baskin CC & JM Baskin. 2014. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego CA: Academic Press.

Baskin JM & CC Baskin. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14: 1-16.

Basra SMA, M Farooq, K Hafeez & N Ahmad. 2004. Osmohardening: A new technique for rice seed invigoration. *International Rice Research Notes*. 29: 80-81.

Belmont J, ME Sánchez-Coronado, HR Osuna-Fernández, A Orozco-Segovia & I Pisanty. 2018. Prming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. *Seed Science Research*. 28: 63-71.

Bever JD, PA Schultz, A Pringle & JB Morton. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: More diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *Bioscience*. 51: 923-931.

Bewley JD. 1997a. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*. 9: 1055-1066.

Bewley JD. 1997b. Breaking down the walls – a role for endo- β -mannanase in release

from seed dormancy? *Trends in Plant Science*. 2: 464-469.

Bewley JD & M Black. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 2: viability, dormancy and environmental control. Berlin: Springer-Verlag.

Bewley JD & M Black. 1994. Seed: physiology of development and germination. 2 ed. New York: Plenum Press.

Bianciotto V, E Lumini, P Bonfante & P Vandamme. 2003. 'Candidatus Glomeribacter gigasporarum' gen. nov., sp. nov., an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 53: 121-124.

Błaszczkowski J, E Furrzola, G Chwat, A Górska, AF Lukács & GM Kovács. 2015. Three new arbuscular mycorrhizal *Diversispora* species in Glomeromycota. *Mycological Progress*. 14: 105-117.

Bonfante P, R Balestrini & K Mendgen. 1994. Storage and secretion processes in the spore of *Gigaspora margarita* Becker and Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze -substitution. *New Phytologist*. 128: 93-101.

Bradford KJ. 1986. Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. *HortScience*. 21: 1105-1112.

Bradford KJ. 1995. Water relations in seed germination. En: Kigel J & G Galili, eds. *Seed development and germination*. New York, Basel, Hong Kong: Marcel Dekker, 351-396.

Bradford KJ & JD Bewley. 2002. Seeds: Biology, technology and role in agriculture. En: Chrispeels MJ & DE Sadava, eds. *Plants, genes and crop biotechnology*. Boston: Jones and Bartlett, 210-239.

Bradford KJ; DM May, BJ Hoyle, ZS Skibinski, SJ Scot & KB Tyler. 1988. Seed and soil treatments to improve emergence of muskmelon from cold or crusted soil. *Crop Science*. 28: 1001-1005.

Bradford KJ & OA Somasco. 1994. Water relations of lettuce seed thermoinhibition. I. Priming and endosperm effects on base water potential. *Seed Science Research*. 4:

- 1-10.
- Bradford KJ, JJ Steiner & SE Trawatha. 1990.** Seed priming influence on germination and emergence of pepper seed lots. *Crop Science*. 30: 718-721.
- Bradford KJ & DW Still. 2004.** Applications of hydrotime analysis in Seed Testing. *Seed Technology*. 26: 75-85.
- Brancaion PHS, ADLC Novembre, RR Rodrigues & D Tay. 2008.** Priming of *Mimosa bimucronata* seeds: a tropical tree species from Brazil. *Acta Horticulturae*. 782: 163-168.
- Brancaion PHS, D Tay, ADLC Novembre, RR Rodrigues & JM Filho. 2010.** Priming of pioneer tree *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) seeds evaluated by an automated computer image analysis. *Scientia Agrícola*. 67: 274-279.
- Bravo M, E Trejo, M Ramos, JA Sánchez, BC Muñoz & F Herrera. 2011.** Acumulación de biomasa en cinco especies pioneras potenciales para la restauración de bosques degradados al norte de Venezuela. En: *Memorias de la Cuarta Conferencia Mundial sobre Restauración Ecológica*. Mérida, México.
- Bruggink GT, JJJ Ooms & P van der Toorn. 1999.** Induction of longevity in primed seeds. *Seed Science Research*. 9: 49-53.
- Bruggink GT & P van der Toorn. 1995.** Induction of desiccation tolerance in germinated seeds. *Seed Science Research*. 5: 1-4.
- Brundrett MC. 1991.** Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 21: 171-313.
- Brundrett MC. 2009.** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*. 320: 37-77.
- Bruns TD & RP Shefferson. 2004.** Evolutionary studies of ectomycorrhizal fungi: recent advances and future directions. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1122-1132.
- Buljaski W, AW Nienow & D Gray. 1989.** Establishing the large-scale osmotic priming of onion seed using enriched air. *Annals of Applied Biology*. 115: 171-176.
- Burgass RW & AA Powell. 1984.** Evidence for repair processes in the invigoration of seeds by hydration. *Annals of Botany*. 53: 753-757.
- Cáceres A & G Cuenca. 2006.** Contrasting response of seedlings of two tropical species *Clusia minor* and *Clusia multiflora* to mycorrhizal inoculation in two soils with different pH. *Trees*. 20: 593-600.
- Cáceres A, C Kalinhoff, L Lugo & A Villarreal. 2011.** Efecto de la perturbación producida por el establecimiento de conucos tradicionales Piaroa sobre las micorrizas arbusculares en la Reserva Forestal Sipapo, estado Amazona. En: Herrera F & I Herrera, eds. *La restauración ecológica en Venezuela: Fundamentos y experiencias*. Caracas: Ediciones IVIC, 61-72.
- Calvi GP, FF Audd, G Vieira & IDK Ferraz. 2008.** Tratamientos de pré-embrição para aumento do desempenhada germinação de sementes de *Parkia multijuga* Benth. *Revista Forestal Latinoamericana*. 23: 53-65.
- Cano-Saavedra CA. 1996.** Manejo de un Banco de Germoplasma de hongos formadores de micorriza arbuscular (MA). En: Guerrero Forero E, ed. *Micorrizas Recurso Biológico del Suelo*. Colombia: Fondo FEN, 125-143.
- Cantliffe DJ, JM Fischer & TA Nell. 1984.** Mechanism of seed priming in circumventing thermodormancy in lettuce. *Plant Physiology*. 75: 290-294.
- Capote LS & VR Fleites. 1978.** Acondicionamiento contra la sequía en algunas variedades de tomate cultivadas en Cuba. Instituto de Ecología y Sistemática. La Habana, Cuba.
- Caravaca F, JM Barea, J Palenzuela, D Figuerosa, MM Alguacil & A Roldán. 2003.** Establishment of shrub species in a degraded semiarid site after inoculation with native or allochthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*. 22: 103-111.
- Cardona GI, AL Arcos & UG Murcia. 2005.** Abundancia de actinomicetes y micorrizas arbusculares en paisajes fragmentados de la Amazonia colombiana. *Agronomía Colombiana*. 23: 317-326.

- Castellano MA & R Molina. 1989.** Mycorrhizae. En: Landis, TD, RW Tinus, SE McDonald & JP Barnett, eds. *The container tree nursery manual. Agricultural Handbook.* 674. Washington, DC., U.S. Department of Agriculture: Forest Service, 101-167.
- Castro-Colina L. 2007.** Endurecimiento de semillas y sus consecuencias en el establecimiento y crecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* Née con fines de restauración en zonas perturbadas del Ajusco. Tesis de Maestría: Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castro-Colina L, M Martínez-Ramos, ME Sánchez-Coronado, P Huante, A Mendoza & A Orozco-Segovia. 2011.** Effect of hydropriming and acclimation treatments on *Quercus rugosa* acorns and seedlings. *European Journal of Forest Research.* 131: 747-756.
- Caver PB. 1983.** Seed demography. *Canadian Journal of Botany.* 61: 3578-3590.
- Cayuela L. 2006.** Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Ecosistemas.* 15: 192-198.
- Cheng Z & KJ Bradford. 1999.** Hydrothermal time analysis of tomato seed germination responses to priming treatments. *Journal of Experimental Botany.* 50: 89-99.
- Chippindale HG. 1934.** The effect of soaking in water on the "seed" of some gramine. *Annals of Applied Biology.* 21: 225-232.
- Chojnowski M, F Corbineau & D Côme. 1997.** Physiological and biochemical changes induced in sunflower seeds by osmopriming and subsequent drying, storage and aging. *Seed Science Research.* 7: 323-331.
- Cooper P & THD Ho. 1983.** Heat shock proteins in maize. *Plant Physiology.* 71: 215-222.
- Contreras-Quiroz MR, M Pando-Moreno, J Flores & E Jurado. 2016b.** Effects of wetting and drying cycles on the germination of nine species of the Chihuahuan Desert. *Botanical Sciences.* 94: 221-228.
- Contreras-Quiroz MR, M Pando-Moreno & E Jurado. 2015.** Seed germination of plant from semiarid zones after hydration-dehydration treatments. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas.* 14: 41-50.
- Contreras-Quiroz MR, M Pando-Moreno, E Jurado, J Flores, K Bauk & DE Gurvich. 2016a.** Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *Journal of Arid Environments.* 130: 94-97.
- Corbineau F, MA Picard & D Côme. 1994.** Germinability of leek seeds and its improvement by osmopriming. *Acta Horticulturae.* 371: 45-52.
- Coughlan AP & Y Piché. 2005.** *Cistus incanus* Root Organ Cultures: a Valuable Tool for Studying Mycorrhizal Associations. En: Declerck S, JA Fortin & DG Strullu, eds. *In Vitro Culture of Mycorrhizas.* Berlin: Springer, 235-252.
- Courty PE, M Buée, AG Diedhiou, P Frey-Klett, F Le Tacon, F Rineau, MP Turpault, S Uroz & J Garbaye. 2010.** The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry.* 42: 679-698.
- Crevecoeur M, R Deltour & R Bronchart. 1976.** Cytological study on water stress during germination of *Zea may.* *Plant.* 132: 31-41.
- Cruz AF. 2004.** Element storage in spores of *Gigaspora margarita* Becker & Hall measured by electron energy loss spectroscopy (EELS). *Acta Botanica Brasileira.* 18: 473-480.
- Cuenca C, Z de Andrade, M Lovera, L Fajardo, E Meneses, M Márquez & R Machuca. 2002.** El uso de arbustos nativos micorrizados para la rehabilitación de áreas degradadas de la Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia.* 4: 165-172.
- Cuenca G, Z de Andrade & G Escalante. 1998.** Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biology and Fertility of Soils.* 26: 107-111.
- Cuenca G, Z de Andrade, M Lovera, L Fajardo, E Meneses, M Márquez & R Machuca. 2003.** Pre-selección de plan-

- tas nativas y producción de inóculos de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) de relevancia en la rehabilitación de áreas degradadas de la Gran Sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Ecotrópicos*. 16: 27-40.
- Cuenca G, A Cáceres, G. Oirdobro, Z Hasmy & C Urdaneta 2007.** Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*. 32: 23-29.
- Cuenca G & M Lovera. 1992.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany*. 70: 73-79.
- Darwin C. 1855.** Does sea water kill seeds? *Gardeners Chronicle and Agricultural Gazette* 15 and 21. 242: 356-357.
- Dasgupta J, JD Bewley & EC Yeung. 1982.** Desiccation-tolerant and desiccation-intolerant stages during the development and germination of *Phaseolus vulgaris* seeds. *Journal of Experimental Botany*. 33: 1045-1057.
- Dearman J, PA Brocklehurst & RLK Drew. 1986.** Effects of osmotic priming and ageing on onion seed germination. *Annals of Applied Biology*. 108: 639-648.
- Debaene-Gill S B, PS Allen & DB White. 1994.** Dehydration of germinating perennial ryegrass seeds can alter rate of subsequent radicle emergence. *Journal of Experimental Botany*. 45: 1301-1307.
- De la Torre L. 1993.** Biología del suelo. Aspectos ambientales para el ordenamiento territorial del occidente del departamento del Caquetá. Bogotá: Tercer Mundo Editores.
- Dell'Aquila A, G Savino & P Deleo. 1978.** Metabolic changes induced by hydration-dehydration treatment in wheat embryos. *Plant Cell Physiology*. 19: 349-354.
- Dileep, BS & HC Dubet. 1992.** Seed bacterization with a fluorescent *Pseudomonas* for enhanced plant growth, yield disease control. *Soil Biology and Biochemistry*. 24: 539-542.
- Ding Y, M Fromm & Z Avramova. 2012.** Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature Communications*. 3: 1-9.
- Dodd JC, S Rosendahl, M Giovannetti, A Broome, L Lanfranco & C Walker. 1996.** Inter and intraspecific variation within the morphologically-similar arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Glomus coronatum*. *New Phytologist*. 133: 113-122.
- Dominik T. 1951.** Badania mykotrofizmu roślinności wydm nadmorskich i srodladowych. *Acta Societatis Botanica Polonica*. 21: 125-164.
- Dubrovsky JG. 1996.** Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*. 83: 624-632.
- Dubrovsky JG. 1998.** Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 125: 33-39.
- Dunabeitia M, N Rodríguez, I Salcedo & E Sarrionandia. 2004.** Field mycorrhization and its influence on the establishment and development of the seedlings in a broadleaf plantation in the Basque country. *Forest Ecology and Management*. 195: 129-139.
- Ellis RH, K Osei-Bonsu & EH Roberts. 1982.** Desiccation and germination of seed of cowpea (*Vigna unguiculata*). *Seed Science and Technology*. 10: 509-515.
- Erickson TE, M Muñoz-Rojas, OA Kildisheva, BA Stokes, SA White, JL Heyes, EL Dalziel, W Lewandrowski, JJ Janes, MD Madsen, SR Turnes & DJ Merritt. 2017.** Benefits of adopting seed-based technologies for rehabilitation in the mining sector: a Pilbara perspective. *Australian Journal of Botany*. 65: 646-660.
- Evenari M. 1984.** Seed physiology: its history from antiquity to the beginning of the 20th century. *The Botanical Review*. 50: 119-142.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2011.** State of the world's forests. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Farooq M, SMA Basra, N Ahmad & K Hafeez. 2005.** Thermal hardening: A new seed vigor enhancement tool in rice. *Acta Bo-*

- tanica Sinica*. 47: 187-193.
- Fenner M. 1985.** Seed ecology. London: Chapman & Hall.
- Ferrer RL & RA Herrera. 1980.** El género *Gigaspora* Gerdemann et Trappe (Endogonaceae) en Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 1:4366.
- Ferrer RL, M Ruiz, A Rodríguez & RA Herrera. 1985.** Características micotróficas de dos formaciones vegetales de la Estación Ecológica Sierra del Rosario. *Memorias del Primer Simposio de Botánica*, La Habana, Tomo IV, 457-474.
- Ferrer RL, RA Herrera, A Cárdenas & M Ruiz. 1986.** Dependencia micorrízica de *Hibiscus elatus* Sw. y *Cedrella mexicana* M.J. Roem cultivadas en condiciones de vivero. *Memorias del Ciclo Lectivo sobre Temas de Investigación en Micorriza*, CATIE, Turrialba, Costa Rica, International Foundation for Science (IFS), Informe Provisional No. 18, 272-284.
- Ferrer RL, E Furrázola & RA Herrera. 2004.** Selección de hospederos y substratos para la producción de inóculos micorrizógenos. *Acta Botánica Cubana*. 168: 1-10.
- Furrázola E, Y Torres-Arias, RL Ferrer, RA Herrera, RLL Berbara & BT Goto. 2011.** *Glomus crenatum* (*Glomeromycetes*), a new ornamented species from Cuba. *Mycotaxon*. 116: 143-149.
- Furrázola E, BT Goto, GA Silva, Y Torres-Arias, T Morais, CEP de Lima, AC de Almeida Ferreira, LC Maia, E Sieverding & F Oehl. 2013.** *Acaulospora herrerae*, a new pitted species in the *Glomeromycetes* from Cuba and Brazil. *Nova Hedwigia*. 97: 401-413.
- Flores C. 2010.** Respuesta micorrízica de siete especies leñosas pertenecientes a diferentes etapas sucesionales del bosque nublado de Altos de Pipe, Venezuela. *Interciencia*. 35: 833- 839.
- Fölster H & N Dezzeo. 1994.** La degradación de la vegetación. En: Dezzeo N, ed. *Ecología de la Altiplanicie de La Gran Sabana* (Guayana Venezolana) I. *Scientia Guayanae*. 4: 145-186.
- Frey-Klett P, J Garbaye & M Tarkka. 2007.** The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist*. 176: 22-36.
- Frosi G, VA Barros, MT Oliveira, UMT Cavalcante, LC Maia & MG Santos. 2016.** Increase in biomass of two woody species from a seasonal dry tropical forest in association with AMF with different phosphorus levels. *Applied Soil Ecology*. 102: 46-52.
- Fujikura Y, HL Kraak, AS Basra & CM Karsen. 1993.** Hydropriming, a simple and inexpensive priming method. *Seed Science and Technology*. 21: 639-642.
- Gamboa-deBuen A, R Cruz-Ortega, E Martínez-Barajas, ME Sánchez-Coronado & A Orozco-Segovia. 2006.** Natural priming as an important metabolic event in the life history of *Wigandia urens* (*Hydrophyllaceae*) seeds. *Physiologia Plantarum*. 128: 520-231.
- Garbaye J. 1994.** Helper bacteria –a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 128: 197-210.
- García GE, BC Muñoz, JA Sánchez & L Montejo. 2003.** Efecto de la temperatura y la iluminación sobre la respuesta germinativa de *Dracaena cubensis*. En: *Memorias del VII Simposio de Botánica*. CD-ROM. ISBN: 959-270-029-X. La Habana, Cuba.
- Gaur A & A Adholeya. 2004.** Prospect of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Current Science*. 86: 528-534.
- Gerdemann JW. 1975.** Vesicular arbuscular mycorrhiza. En: JG Torrey & DT Clarkson, eds. *The development and function of roots*. London: Academic Press, 575-591.
- Gianinazzi S & M Vosátka. 2004.** Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems: science meets business. *Canadian Journal of Botany*. 82:1264-1271.
- Göhre V & U Paszkowski. 2006.** Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta*. 223: 1115-1122.
- Goldsworthy A, JL Fielding & MJB Dover. 1982.** “Flash imbibition”: a method for the re-invigoration of age wheat seed. *Seed Science and Technology*. 10: 55-65.
- González Y, JA Sánchez, J Reino & L Montejo. 2009a.** Efecto de tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación, la emergencia y el vigor de las

- plántulas de *Albizia lebbek* y *Gliricidia sepium*. *Pastos y Forrajes*. 32: 255-262.
- González Y, JA Sánchez, J Reino, BC Muñoz, L Montejo, R Machado & C Fung. 2009b.** Tecnología de hidratación-deshidratación para recuperar semillas envejecidas conservadas en bancos de genes. Estación Experimental de Pastos y Forrajes "Indio Hatuey", Ministerio de Educación Superior, Matanzas, Cuba.
- González-Zertuche L. 2005.** Tratamientos de endurecimiento en semillas de *Buddleja cordata* (Loganiaceae) y *Wigandia Urens* (Hydrophyllaceae), dos especies útiles para reforestar o restaurar áreas perturbadas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- González-Zertuche L, A Orozco-Segovia, CC Baskin & JM Baskin. 2002.** Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seed and possible ecological significance. *Seed Science and Technology*. 30: 535-548.
- González-Zertuche L, A. Orozco-Segovia & C Vázquez-Yanes. 2000.** El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. 65: 73-81.
- González-Zertuche L, C Vázquez-Yanes, A Gamboa, ME Sánchez-Coronado, P Aguilera P & A Orozco-Segovia. 2001.** Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research*. 11: 27-34.
- Gray HR, R Rowse & RLK Drew. 1990a.** A comparison of two large-scale seed priming techniques. *Annals of Applied Biology*. 116: 611-624.
- Gray D, JRA Steckel & LJ Hands. 1990b.** Responses of vegetable seeds to controlled hydration. *Annals of Botany*. 66: 227-235.
- Grzesik M & J Nowak. 1998.** Effects of matriconditioning and hydropriming on *Helichrysum bracteatum* L. seeds germination, seedling emergence and stress tolerance. *Seed Science and Technology*. 26: 363-376.
- Guadarrama P, I Sanchez-Gallen, J Alvarez-Sanchez & J. Ramos. 2004.** Hongos y plantas: beneficios a diferentes escalas. *Revista Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM* 73: 39-45.
- Halmer P. 2000.** Comercial seed treatment technology. En: Black M & JD Bewley, eds. *Seed technology and its biological basis*. Sheffield, UK: Sheffield Academic Press, 257-286.
- Halmer P. 2004.** Methods to improve seed performance in field. En: Bencech-Arnold RL & R A Sánchez, eds. *Handbook of seed physiology. Applications to agriculture*. New York, London, Oxford: The Haworth Reference Press, 125-166.
- Haridi MB. 1985.** Effect of osmotic priming with polyethylene glycol on germination of *Pinus elliotti* seeds. *Seed Science and Technology*. 13: 669-674.
- Harris D. 2004.** On-farm seed priming reduces risk and increases yield in tropical crops. En: *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress Brisbane*. Australia.
- Harris D, A Joshi, PA Khan, P Gothkar & PS Sodhi. 1999.** On-farm seed priming in semi-arid agriculture: development and evaluation in maize, rice and chickpea in India using participatory methods. *Experimental Agriculture*. 35: 15-29.
- Hayman DS. 1981.** Practical aspects of vesicular arbuscular mycorrhiza. En: Subba Rao NS, ed. *Advances in agricultural microbiology*. New Delhi: Oxford and IBH Publishing, 325-373.
- Hegarty TW. 1978.** The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and Environment*. 1: 101-119.
- Henckel PA & EK Tvorus. 1978.** Diferencias en sedimentación de ribosomas de embriones provenientes de semillas robustecidas o no robustecidas de trigo (en ruso). *Fiziologiya Rastienii*. 2: 236-241.
- Henckel PA & EK Tvorus. 1982.** Niveles de ATP y síntesis de proteínas en embriones extraídos de granos de trigo robustecidos o no robustecidos, durante los periodos iniciales de la imbibición (en ruso). *Fiziologiya Rastienii*. 5: 972-977.
- Henckel PA, KL Martyanova & LS Zubova.**

1964. Production experiments on pre-sowing drought hardening of plants. *Soviet Plant Physiology*. 11: 457-461.
- Henckel PA. 1964.** Physiology of plants under drought. *Annual Review of Plant Physiology*. 15: 363-386.
- Henckel PA. 1970.** Role of protein synthesis in drought resistance. *Canadian Journal of Botany*. 48: 1235-1241.
- Henckel PA. 1975.** Physiological ways of plant adaptation against drought. *Agrochimical*. 5: 431-436.
- Henckel PA. 1982.** Fisiología de la resistencia de las plantas al calor y a la sequía (en ruso). Moscú. Nauka.
- Hernández A & AN Hernández. 1996.** Efecto de la interacción *Rhizobium*-MA en el cultivo de la soya (*Glycine max* (L) Merrill). *Cultivos Tropicales*. 17: 5-7.
- Herrera RA, JD Bever, JM de Miguel, A Gómez-Sal, P Herrera, EE García, R Oviedo, Y Torres-Arias, F Delgado, O Valdés-Lafont, BC Muñoz, JA Sánchez. 2016.** A new hypothesis on humid and dry tropical forest succession. *Acta Botánica Cubana*. 215: 232-280.
- Herrera RA, RP Capote, L Menéndez & ME Rodríguez. 1990.** Silvigenesis stages and the role of mycorrhiza in natural regeneration in Sierra del Rosario, Cuba. En: Gómez-Pompa A, TC Whitmore & M Hadley, eds. *Man and the Biosphere Series, Volume 6, Rain Forest Regeneration and Management*. UK: UNESCO and The Parthenon Publishing Group, 201-213.
- Herrera RA & E Furrázola. 2002.** Influência das taxas de renovação da necromassa no funcionamento exuberante ou austero de micorrizas vesicular-arbusculares (MVA) em floresta tropical. En: Kageyama PY, RE Oliveira, LFD de Moraes, VL Engel & FB Gandara, eds. *Restauração ecológica de ecossistemas naturais*. Sao Paulo: Livraria e Editora Agropecuaria, 167-184.
- Herrera RA, RL Ferrer & E. Sieverding. 2003.** *Glomus brohultii*: A new species in the arbuscular mycorrhiza forming Glomerales. *Journal of Applied Botany - Angewandte Botanik* 77: 37-40.
- Herrera RA, C Hamel, F Fernández, RL Ferrer & E Furrázola. 2011.** Soil-strain compatibility: the key to effective use of arbuscular mycorrhizal inoculants? *Mycorrhiza*. 21:183-193.
- Herrera RA, ME Rodríguez, MO Orozco, E Furrázola & RL Ferrer. 1988.** Las micorrizas y el funcionamiento de los bosques tropicales. En: Herrera RA, L Menéndez, ME Rodríguez & EE García, eds. *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. Proyecto MAB No.1, 1974-1987. Montevideo: ROSTLAC, 627-670.
- Herrera RA, DR Ulloa, O Valdés-Lafont, AG Priego & AR Valdés. 1997.** Ecotechnologies for the sustainable management of tropical forest diversity. *Nature & Resources*. 33: 2-17.
- Heydecker W. 1974.** Germination of an idea: the priming of seeds. *University of Nottingham. Scholl of Agriculture. Report 1973-1974*.
- Heydecker W. 1977.** Stress and germination. En: Khan AA, ed. *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*. Amsterdam: Elsevier/North-Holland, 240-282.
- Heydecker W & P Coolbear. 1977.** Seed treatments for improved performance-survey and attempted prognosis. *Seed Science and Technology*. 3: 353-425.
- Heydecker W, J Higgins & RL Gulliver. 1973.** Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature*. 246: 42-44.
- Heydecker W, J Higgins & YJ Tuner. 1975.** Invigoration of seeds? *Seed Science and Technology*. 29: 881-888.
- Huang YG & Q Zou. 1989.** Effects of osmoconditioning and drying on germination of *Pinus sylvestris* var *mongolica* and *Larix gmelinii* seeds. *Seed Science and Technology*. 17: 235-242.
- Husain I, LH May & D Aspinall. 1968.** The effects of soil moisture stress on the growth of barley. IV. Response to pre-sowing treatment. *Australian Journal of Agricultural Research*. 19: 213-220.
- Hussian I, R Ahmad, M Farooq, A Rehman, M Amin & MA Bakar. 2014.** Seed priming: a tool to invigorate the seeds. *Scientia Agriculturae*. 3: 122-128.
- Ibrahim AE, EH Roberts & AJ Murdoch. 1983.** Viability of lettuce seeds. II. Sur-

- vival and oxygen uptake in osmotically controlled storage. *Journal of Experimental Botany*. 34: 631-640.
- Ibrahim EA. 2016.** Seed priming to alleviate salinity stress in germination seeds. *Journal of Plant Physiology*. 192: 38-46.
- James TY, F Kauff & CL Schoch. 2006.** Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny. *Nature* 443: 818-822.
- Janos DP. 1980a.** Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*. 12: 56-64.
- Janos DP. 1980b.** Vesicular-arbuscular mycorrhizal affects lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*. 61: 151-162.
- Janos DP. 1988.** Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate-zone approaches appropriate? En: Ng FSP, ed. *Trees and mycorrhiza*. Malaysia: Forest Research Institute, Kuala Lumpur, 133-188.
- Janos DP. 1996.** Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland JC, N Magan & N Gadd, eds. *Fungi and environmental change*. UK: Cambridge University Press, 129-162.
- Jarvis PG & MS Jarvis. 1964.** Presowing hardening of plant to drought. *Phyton*. 21: 113-117.
- Jeffries P, S Gianinazzi, S Perotto, K Turnau & JM Barea. 2003.** The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology Fertility Soils*. 37:1-16.
- Jett LW, GE Welbaum & RD Morse. 1996.** Effects of matric and osmotic priming treatments on broccoli seed germination. *Journal of the American Society of Horticultural Science*. 121: 423-429.
- Jisha KC, K Vijayakumari & JT Puthur. 2013.** Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview. *Acta Physiol Plant*. 35: 1381-1396.
- Johnson NC, C. Angelard, IR Sanders & TE Kiers. 2013.** Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*. 16: 140-153.
- Johnson D, F Martin, JW Cairney & IC Anderson. 2012.** The importance of individuals: intraspecific diversity of mycorrhizal plants and fungi in ecosystems. *New Phytologist*. 194: 614-628.
- Kermode AR, JD Bewley, J Dasgupta & S Misra. 1986.** The transition from seed development to germination: A key role for desiccation? *HortScience*. 21: 1113-1118.
- Khan AA 1992.** Preplant physiological seed conditioning. *Horticultural Reviews*. 14:131-181.
- Khan AA, CM Karssen, EF Leve & CH Roe. 1979.** Preconditioning of seeds to improve performance. En: Scott TK, ed. *Plant regulation and world agriculture*. New York: Plenum, 395-413.
- Khan AA, NH Peck, AG Talor & C Samimy. 1983.** Osmoconditioning of beet seeds to improve emergence and yield in cold soil. *Agronomy Journal*. 75: 788-794.
- Khan AA, KL Tao, JS Knypl, B Borkowska & LE Powell. 1978.** Osmotic conditioning of seeds: physiological and biochemical change. *Acta Horticulturae*. 83: 267-278.
- Khan AG. 1978.** Vesicular-arbuscular mycorrhiza in plants colonizing black wastes from bituminous coal mining in the Illawarra region of New South Wales. *New Phytologist*. 81: 53-63.
- Khan AG. 2005.** Role of soil microbes in the rhizospheres of plants growing on trace metal contaminated soils in phytoremediation. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 18: 355-364.
- Kidd F & C West. 1918.** Physiological predetermination: the influence of physiological condition of seed upon the course of subsequent growth and upon the yield. I. The effects of soaking seed in water. *Annals of Applied Biology*. 5: 1-10.
- Kidd F & C West. 1919.** Physiological predetermination: the influence of physiological condition of seed upon the course of subsequent growth and upon the yield. IV. Review of the literature. *Annals of Applied Biology*. 5: 220-251.
- Kildisheva OA, TE Erickson, MD Madsen, KW Dixon & DJ Merritt. 2018.** Seed germination and dormancy traits of forbs and shrubs important for restoration of North American dryland

ecosystems. *Australian Journal of Botany*. DOI:10.1111/plb.12892.

- Koele N, IA Dickie, J Oleksyn, SJ Richardson & PB Reich. 2012.** No globally consistent effect of ectomycorrhizal status on foliar traits. *New Phytologist* 196: 845-852.
- Koele N, IA Dickie, JD Blum, JD Gleason & L de Graaf. 2014.** Ecological significance of mineral weathering in ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal ecosystems from a field-based comparison. *Soil Biology & Biochemistry* 69: 63-70.
- Kozłowski TT & SG Pallardy. 2002.** Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stress. *The Botanical Review*. 68: 270-334.
- Krings M, TN Taylor, H Hass, H Kerp, N Dotzler & EJ Hermsen. 2007.** An alternative mode of early land plant colonization by putative endomycorrhizal fungi. *Plant Signal Behaviour*. 2:125-126.
- Le Tacon F, IF Alvarez, D Bouchard, B Henrion, MR Jackson, S Luff, IJ Parledé, J Pera, E Stenström, N Volleneuve & C Walker. 1994.** Variations in field response of forest trees to nursery ectomycorrhizal inoculation in Europe. En: Read DJ, ed. *Mycorrhizas in ecosystems*. Wallingford: CABI, 119-134.
- Le Tacon F, G Jung, J Mugnier, P Michelot & C Mauperin. 1985.** Efficiency in a forest nursery of an ectomycorrhizal fungus inoculum produced in a fermentor and entrapped in polymeric gels. *Canadian Journal of Botany*. 63: 1664-1668.
- Leubner G. 2006.** The seed biology place. <http://www.seedbiology.de>. Revisado en línea: Marzo de 2016.
- Levitt LH & PC Hamm. 1943.** A method of increasing the rate of seed germination of *Taraxacum kok-saghyz*. *Plant Physiology*. 18: 288-293.
- Ley-Rivas JF, L Aliaga & E Furrázola. 2016.** Efectividad del biofertilizante MICO-FERT® en el cultivo de espárragos en Perú. *Acta Botánica Cubana*. 215: 75-79.
- Ley-Rivas JF, L Aliaga, C Morón G & E Furrázola. 2011.** Efecto del biofertilizante MICO-FERT en la producción de dos variedades de lechuga en Perú. *Acta Botánica Cubana*. 213: 36-39.
- Ley Rivas JF, E Furrázola Gómez, E. Collazo Albernas & M Medina Viera. 2009.** Efecto de la aplicación de bentonita sobre la colonización micorrizica y la esporulación de hongos micorrizógenos. *Acta Botánica Cubana*. 206:34-37.
- Ley-Rivas JF, JA Sánchez, NE Ricardo & E Collazo. 2015.** Efecto de cuatro especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la producción de frutos de tomate. *Agronomía Costarricense*. 39: 47-59.
- Lima AT, PH Jesus da Cunha, BF Dantas & MV Meiado. 2018.** Does discontinuous hydration of *Senna spectabilis* (DC.) H.S. Irwin & Barneby var. *excelsa* (Schrad.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae) seeds confer tolerance to water stress during seed germination? *Journal of Seed Science*. 40: 36-43.
- Long RL, I Kranner, FD Panetta, S Birtic, SWAdkins & KJ Steadman. 2011.** Wet-dry cycling extends seed persistence by re-instating antioxidant capacity. *Plant Soil*. 338: 511-519.
- López J & E Piedrahita. 1998.** Respuesta de la semilla de cedro negro (*Juglans neotropica* Diles) a la aplicación de tratamientos pregerminativos. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*. 51: 217-235.
- Lovera M & G Cuenca. 1996.** Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza*. 6:111-118.
- Martín GM, JR Costa Rouw, S Urquiaga & RA Rivera. 2007.** Rotación del abono verde *Canavalia ensiformis* con maíz y micorrizas arbusculares en un suelo nitisol ródico éutrico de Cuba. *Agronomía Tropical*. 57: 313-321.
- Martínez J & JA Sánchez. 2016.** Incremento de la germinación en semillas de *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) por ciclos de hidratación-deshidratación y fluctuaciones en la temperatura. *Acta Botánica Cubana*. 215: 352-360.
- Martínez Viera R & G Hernández. 1995.** Los biofertilizantes en la agricultura cubana. En: II. *Encuentro Nacional de Agricultura Orgánica. Conferencias y Mesas Redondas*.

- La Habana, Cuba.
- Marx DH & DS Kenney. 1982.** Production of ectomycorrhizal inoculum. En: Schenck NC, ed. *Methods and principles of mycorrhizal research*. St Paul: The American Phytopathological Society, 131-146.
- Mauperin C, F Portier, J Garbaye, F LeTacon & G Carr. 1987.** Viability of an ectomycorrhizal inoculum produced in liquid medium and entrapped in a calcium alginate gel. *Canadian Journal of Botany*. 65: 2326-2329.
- May LH, EJ Milthorpe & FL Milthorpe. 1962.** Pre-sowing hardening of plant to drought. An appraisal of the contributions of P. A. Henckel. *Field Crop Abstract*. 15: 93-98.
- McDonald M. 1999.** Seed deterioration: physiology, repair, and assessment. *Seed Science and Technology*. 27: 177-237.
- McDonald M. 2000.** Seed priming. En: Black M & JD Bewley, eds. *Seed technology and its biological basis*. Sheffield, UK: Sheffield Academic Press, 287-325.
- McGuire KL, SD Allison, N Fierer & KK Treseder. 2013.** Ectomycorrhizal-dominated boreal and tropical forests have distinct fungal communities, but analogous spatial patterns across soil horizons. *PLoS One* 8(7): e68278, DOI:org/10.1371/journal.pone.0068278.
- Mckersie BD & DT Tomes. 1980.** Effects of dehydration treatments on germination, seedling vigour, and cytoplasmic leakage in wild oats and birdsfoot trefoil. *Canadian Journal of Botany*. 58: 471-476.
- Medina C & L Cardemil. 1993.** *Prosopis chilensis* is a plant highly tolerant to heat shock. *Plant Cell Environment*. 16: 305-310.
- Meli P. 2003.** Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinteaños de investigación académica. *Interciencia*. 28: 581-589.
- Meli P, M Martínez-Ramos, JM Rey-Benayas & J Carabias. 2014.** Combining ecological, social and technical criteria to select species for restoration. *Applied Vegetation Science*. 17: 744-753.
- Mikola P. 1970.** Mycorrhizal inoculation in afforestation. *International Review Forestry Resources*. 3: 123-196.
- Miller RM. 1979.** Some occurrences of vesicular-arbuscular mycorrhizal in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert. *Canadian Journal of Botany*. 57: 619-623.
- Minter DW, M Rodríguez-Hernández & J Mena-Portales. 2001.** Fungi of the Caribbean. UK: FMDS Publisher.
- Mirabal LA, D Kleiner & E Ortega. 2008b.** Spores of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* host yeasts that solubilize phosphate and accumulate polyphosphates. *Mycorrhiza*. 18:197-204.
- Mirabal LA & E Ortega. 2008a.** Comunidad microbiana asociada a los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). *Cultivos Tropicales*. 29: 13-20.
- Molina R & JM Trappe. 1982.** Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among Pacific Northwest conifers and fungi. *Forest Science*. 28: 423-458.
- Mondal S, P Vijai & B Bose. 2011.** Role of seed hardening in rice variety swarna (MTU 7029). *Reserach Journal of Seed Science*. 4: 157-165.
- Montaño NM, A Alarcón, SL Camargo-Ricalde, LV Hernández-Cuevas, J Álvarez-Sánchez, M del CA González-Chávez, ME Gavito, I Sánchez-Gallen, R Ramos-Zapata, P Guadarrama, IE Maldonado-Mendoza, S Castillo-Arguero, R García-Sánchez, D Trejo & R Ferrera-Cerrato. 2012.** Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*. 57:111-126.
- Montejo L & JA Sánchez. 2012.** Effect of seed treatments, provenance and irrigation on the establishment of *Hibiscus elatus*. *Pastos y Forrajes*. 35: 247-274.
- Montejo L, JA Sánchez & BC Muñoz. 2002.** Incremento de la germinación en semillas de fruta bomba por aplicación de tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación. *Cultivos Tropicales*. 23: 27-31.
- Montejo L, JA Sánchez & BC Muñoz. 2004.** Efecto de tratamientos de hidratación-deshidratación en semillas almacenadas de *Talipariti elatum*. *Pastos y Forrajes*. 27:331-338.
- Montejo L, JA Sánchez & BC Muñoz. 2005.** Tratamientos pregerminativos de escari-

ficación ácida y de hidratación parcial en la germinación y el vigor de *Talipariti elatum*. *Pastos y Forrajes*. 28:107-115.

Montejo L, JA Sánchez, BC Muñoz & A Gamboa. 2015. Caracterización de semillas de un bosque siempreverde tropical del oeste de Cuba. Correlaciones ecológicas entre rasgos. *Bosque*. 36: 211-222.

Moreira M, D Baretta, SM Tsai & EJBN Cardoso. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in native and in replanted Araucaria forest. *Science Agriculture* 66: 677-684.

Moreno D, D Nogués & C Pena. 1998. Una empresa con futuro. El desarrollo económico y las tecnologías ecológicas. Bedfordshire, UK: The Regency Corporation Ltd. and PNUMA.

Mosse B. 1982. Vesicular Arbuscular Mycorrhiza Research for Tropical Agriculture. Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources. University of Hawaii. Research Bulletin.

Nazir R, JA Warmink, H Boersma & JD van Elsas. 2010. Mechanisms that promote bacterial fitness in fungal-affected soil microhabitats. *FEMS Microbiology Ecology*. 71: 169-185.

Nicasio-Arzeta S, ME Sánchez-Coronado, A Orozco-Segovia & A Gamboa-de Buen. 2011. Efecto del precondicionamiento y el sustrato salino en la germinación y crecimiento de plántulas de maíz (*Zea mays*) raza chalqueño. *Agrociencia*. 45: 195-205.

Nicolson TH. 1960. Mycorrhizae in the Gramineae. II. Development in different habitats particularly sand dunes. *Transactions of the British and Mycological Society*. 43: 132-145.

Núñez-Castillo O & FJ Alvarez-Sánchez. 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza* 13: 271-276.

Obroucheva NV. 1991. Water content and cell elongation in protruding and growing roots. En: McMichael BL & H Persson, eds. *Plant roots and their environment*. Amsterdam: Elsevier, 130-135.

Obroucheva NV & OV Antipova. 1989. Seed hydration as a trigger of cell elongation in bean hypocotyl and radicle. En: Loughman BC, O Gaspacikova & J Kolek, eds. *Structural and functional aspects of transport in roots*. Dordrecht: Kluwer Academic, 41-44.

Obroucheva NV & OV Antipova. 1997. Physiology of the initiation of seed germination. *Russian Journal of Plant Physiology*. 44: 250-264.

O'Callaghan M. 2016. Microbial inoculation of seed for improved crop performance issues and opportunities. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 100: 5729-5746.

Oehl F, E Sieverding, J Palenzuela, K Ineichen & GA da Silva. 2011a. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*. 2:191-199.

Oehl F, GA da Silva, BT Goto, L Costa Maia & E Sieverding. 2011b. Glomeromycota: two new classes and a new order. *Mycotaxon* 116: 365-379.

Ojeda L, R Herrera, E Furrázola, C Hernández & A Castellón. 1998. Inoculación de *Leucaena leucocephala* cv. Perú con micorrizas vesículo-arbusculares en la fase de vivero. *Pastos y Forrajes* 21: 159-163.

Ojeda L, E Furrázola & C Hernández. 2014. Micorrizas arbusculares en leguminosas de la empresa pecuaria El Tablón, Cuba. *Pastos y Forrajes*. 37: 392-398.

Ojeda L, E Furrázola & C Hernández. 2015. Respuesta de *Leucaena leucocephala* cv. Perú a la aplicación de diferentes dosis de MicoFert agrícola. *Pastos y Forrajes*. 38: 176-182.

Oluoch MO & GE Welbaum. 1996. Effect of postharvest washing and post-storage priming on viability and vigour of six-year-old muskmelon (*Cucumis melo* L.) seeds from eight stages of development. *Seed Science and Technology*. 24: 195-209.

Orozco MO, RA Herrera, E Furrázola, L Lastres & Y Torres. 1999. Dependencia micorrízica de seis leguminosas arbóreas tropicales. *Acta Botánica Cubana*. 135: 1-12.

Orozco-Segovia A, J Márquez-Guzmán, ME Sánchez-Coronado, A Gamboa-de Buen, JM Baskin & CC Baskin. 2007.

- Seed anatomy and water uptake in relation to seed dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany*. 99: 581-592.
- Orozco-Segovia A, ME Sánchez-Coronado, JA Martínez-Villegas, LV Pedrero-López, A Becerra, A Rosete-Rodríguez & H Peraza-Villareal. 2014.** Ecofisiología de semillas de plantas tropicales: el acondicionamiento mátrico una herramienta útil para germinar especies nativas, útiles para la restauración y conservación de especies. En: *Memorias del Congreso de Botánica de América Latina*. Salvador-Bahia, Brasil.
- Orozco-Segovia A & C Vázquez-Yanes. 1992.** Los sentidos de las plantas. La sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciencia*. 43: 399-441.
- Orta R, L Pozo, E Pérez & I Espinosa. 1983.** Aplicación de tratamientos pregerminativos a semillas de Siratro /*Macroptillium atropurpureum* (Moc & Sessé) Urb/. En: *Memorias del I Simposio de Botánica*. La Habana, Cuba.
- Orta R, JA Sánchez, BC Muñoz & E Calvo. 1993.** Imbibición en agua vs. soluciones de imbibición poliméricas en los tratamientos basados en la hidratación-deshidratación de semillas. En: *Resúmenes del IV Simposio de Botánica*. Editora Palacio de las Convenciones. La Habana, Cuba.
- Orta R, JA Sánchez, BC Muñoz & E Calvo. 1998.** Modelo de hidratación parcial en agua para tratamientos revigorizadores, acondicionadores y robustecedores de semillas. *Acta Botánica Cubana*: 121: 1-8.
- Orta R, JA Sánchez, BC Muñoz, E Calvo, L Hernández & M Prede. 2004.** Efectos de los tratamientos acondicionadores y robustecedores sobre el rendimiento de los cultivos. Siembra temprana del tomate. *Acta Botánica Cubana*. 176: 19-23.
- Ortiz CA, L Bravo & L Cardemil. 1995.** Physiological and molecular responses of *Prosopis chilensis* under field and simulation conditions. *Phytochemistry*. 40: 1375-1382.
- Özbingöl N, F Corbineau & D Côme. 1998.** Responses of tomato seeds to osmoconditioning as related to temperature and oxygen. *Seed Science Research*. 8: 377-384.
- Özbingöl N, F Corbineau, SPC Groot, RJ Bino & D Côme. 1999.** Activation of the cell cycle in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) seeds during osmoconditioning as related to temperature and oxygen. *Annals of Botany*. 84: 245-251.
- Paci M. 1987.** Effetti del trattamento con PEG sulla germinazione del seme de *Pinus nigra* Arn, *Larix decidua* Mill. e *Pseudotsuga menziesii* Franco. *L'Italia Forestale e Montana*. 41: 73-82.
- Padmanabhan G. 2006.** Physiological basic of drought tolerante induced by seed hardening. En: Vanangamudi K, K Natarajan, T Saravanan, R Renuka, R Umarani & A Bharathi, eds. *Seed hardenig, pelleting, and coating. Principles and Practices*. Delhi: Satish Serial Publishing House, 107-116.
- Paparella S, SS Araújo, G Rossi, M. Wijaysinghe, D Carbonera & A Balestrazzi. 2015.** Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Report*. 34: 1281-1293.
- Parera CA & DJ Cantliffe. 1994.** Presowing seed priming. *Horticultural Reviews*. 16: 109-141.
- Parke JL, RG Linderman & CH Black. 1983.** The role of ectomycorrhizas in drought tolerance of Douglas-fir seedlings. *New Phytologist*. 95:83-95.
- Patreze CM & L Cordeiro. 2004.** Nitrogen-fixing and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbioses in some tropical legume trees of tribe Mimoseae. *Forest Ecology and Management*. 196: 275-285.
- Peña-Venegas CP. 2001.** Dinámica de la comunidad Micorriza Arbuscular en bosques de la Amazonia Sur de Colombia. *Suelos Ecuatoriales*. 31: 103-107.
- Pernús M & JA Sánchez. 2015.** Salinidad en Cuba y tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de semillas. *Pastos y Forrajes*. 38: 379-392.
- Peterson RL, HB Massicotte & LH Melville. 2004.** Mycorrhizas: anatomy and cell biology. Ottawa: CABI.
- Petruzzeli L. 1986.** Wheat viability at high moisture content under hermetic and aerobic storage conditions. *Annals of Botany*. 58: 259-265.

- Phillips JM & DS Hayman. 1970.** Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British and Mycological Society*. 55: 158-161.
- Piedrahita E. 1998.** Aumento del vigor en semillas de *Pinus patula* (Schlecht. & Cham.) por el efecto del osmocondicionamiento. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. 13: 1-20.
- Pijeira L, M Cuba, J Corbera, M Martínez & E Soria. 1996.** El uso de Biofert-Bol (inoculante micorrizógeno) en diferentes especies cultivadas de Bolivia. En: *Memorias XVIII Reunión Latinoamericana de Rizobiología*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Piñeiro J, FT Maestre, L Bartolomé & A. Valdecantos. 2013.** Ecotechnology as a tool for restoring degraded drylands: A meta-analysis of field experiments. *Ecological Engineering*. 61: 133-144.
- Ponnusamy AS & T Ramanadame 2006.** Seed treatments for maximizing the productivity in rainfed and gardenland ecosystems. Parte I. En: Vanangamudi K, K Natarajan, T Saravanan, R Renuka, R Umarani & A Bharathi, eds. *Seed hardening, pelleting, and coating. Principles and practices*. Delhi: Satish Serial Publishing House, 29-34.
- Potsov AV. 1976.** Biología de la latencia de las semillas por cubiertas duras (en ruso). Moscú: Nauka.
- Powell AA, L Yule, HC Jing, SPC Groot, RJ Bino & HW Pritchard. 2000.** The influence of aerated hydration seed treatment on seed longevity as assessed by the viability equations. *Journal of Experimental Botany*. 51: 2031-2043.
- Pedrero-López LV, B. Pérez-García, K Volker-Mehltreter & A Orozco-Segovia. 2014.** Efectos de tratamiento de acondicionamiento pregerminativo (priming) en esporas de helechos. En: *Congreso Latinoamericano de Botánica*. Salvador-Bahia. Brasil.
- Pedrero-López LV, A Rosete-Rodríguez, ME Sánchez-Coronado, PE Mendoza-Hernández & A Orozco-Segovia. 2015.** Effects of hydropriming treatments on the invigoration of aged *Dodonaea viscosa* seed and water-holding polymer on the improvement of seedling growth in a lava field. *Restoration Ecology*. 24: 61-70.
- Prisco JT, CR Baptista-Haddad & JL Pinherio-Bastos. 1992.** Hydration-dehydration seed pre-treatment and its effects on seed germination under water stress conditions. *Revista Brasileira de Botânica*. 15: 31-35.
- Prisco JT, GF Souto & LGR Ferreira. 1978.** Overcoming salinity inhibition of sorghum seed germination by hydration-dehydration treatment. *Plant and Soil*. 49: 199-206.
- Pulido LE. 2002.** Hongos micorrizicos arbusculares y rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal: alternativas para la producción de posturas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y Cebolla (*Allium cepa* L.). Tesis Doctoral. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. La Habana, Cuba.
- Punjab B & RN Basu. 1982.** Control of age and irradiation. Induced seed deterioration in lettuce (*Lactuca sativa* L.) by hydration-dehydration treatments. *Agronomy Journal*. 65: 101-108.
- Qureshi AM. 2008.** The use of mycorrhizal biotechnology in restoration of disturbed ecosystem. En: Siddiqui ZA, MS Akhtar y K Futai, Eds. *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*. Business Media B.V: Springer Science, 303-320.
- Qureshi AM, DP Khasa, G Bois, JL Jany, E Begrand, D McCurdy & M Fung. 2005.** Mycorrhizal biotechnology for reclamation of oil sand composite tailings and tailings land in Alberta. En: Colombo SJ, ed. *The thin green line: a symposium on the state-of-the-art in reforestation proceedings*. Ontario: Ontario Forest Research Institute, Forest Research Information Paper No. 160.
- Rajjou L & I Debeaujon. 2008.** Seed longevity: Survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. *Comptes Rendus Biologies*. 331: 796-805.
- Ramamoorthy K. 2006.** Future perspectiva

- for research on seed hardening. Parte IIV (pp. 399-404). En: Vanangamudi K, K Natarajan, T Saravanan, R Renuka, R Umarani & A Bharathi, eds. *Seed hardening, pelleting, and coating. Principles and practices*. Delhi. Satish Serial Publishing House.
- Ramos-Zapata JA, R Orellana & L Carrillo. 2009a.** Establecimiento de la palmera trepadora *Desmoncus orthacanthos* Martius inoculada con hongos micorrizógenos arbusculares en vegetación secundaria (acahual). En: Alvarez-Sánchez FJ, ed. *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. 1ª Edición, D.R. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F.
- Ramos-Zapata JA, R Orellana, P Guadarrama & S Medina-Peralta. 2009b.** Contribution of mycorrhizae to early growth and phosphorus uptake by a neotropical palm. *Journal of Plant Nutrition*. 32: 855-866.
- Rao NK, EH Roberts & RH Ellis. 1987.** The influence of pre and post-torage hydration treatments, and viability of lettuce seeds. *Annals of Botany*. 60: 97-108.
- Rakshit A & H Singh. 2018.** Advances in seed priming. Singapore: Springer.
- Read DJ 1991.** Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*. 47: 376-391.
- Reeves FB, T Wagner, T Moorman & J Kiel. 1979.** The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *American Journal of Botany*. 66: 6-13.
- Rehman S, PJC Harris & WF Bourne. 1998.** Effects of presowing treatments with calcium salts, potassium salts, or water on germination and salt tolerance of *Acacia* seeds. *Journal of Plant Nutrition*. 21: 277-285.
- Riera MC. 2003.** Manejo de la biofertilización con hongos micorrizicos arbusculares y rizobacterias en secuencias de cultivos sobre suelo ferralítico rojo. Tesis Doctoral. Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas. La Habana, Cuba.
- Rivera R, F Fernández, A Hernández, JR Martín & K Fernández. 2003.** El Manejo efectivo de la simbiosis micorrizica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA.
- Roberts DM & AC Harmon. 1992.** Calcium-modulates proteins: targets of intracellular calcium signals in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 43: 375-414.
- Rodrigues RR, RAF Lima, S Gandolfi & AG Nave. 2009.** On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*. 142: 1242-1251.
- Rodríguez Y, Y Dalpé, S Séguin, K Fernández, F Fernández & RA Rivera. 2011.** *Glomus cubense* sp. nov., an arbuscular mycorrhizal fungus from Cuba. *Mycotaxon*. 118: 337-347.
- Romero-Saritama JM & C Pérez-Ruíz. 2016.** Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad leñosa en un bosque seco tropical tumbesino. *Biología Tropical*. 64: 859-873.
- Rowe HI, CS Brown & VP Claassen. 2007.** Comparisons of mycorrhizal responsiveness with field soil and commercial inoculum for six native Montane species and *Bromus tectorum*. *Restoration Ecology*. 15: 44-52.
- Rowse HR. 1996.** Drum priming. *Seed Science and Technology*. 24: 281-294.
- Salazar A. 1996.** En: Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Aspectos ambientales para el ordenamiento territorial del municipio de Mitú (departamento del Vaupés). Capítulo 5, Sección 1: Caracterización general de los principales microorganismos en suelos del área de Mitú. Tomo III. I Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, 911-920.
- Sánchez JA. 2003.** Efectos de tratamientos de hidratación-deshidratación y choque térmico sobre la germinación y establecimiento de *Trichospermum mexicanum*. Tesis Doctoral: Instituto de Ecología y Sistemática. La Habana, Cuba.
- Sánchez JA, T Blanco & BC Muñoz. 1998.** Inducción de tolerancia al déficit hídrico

en *Trichospermum grewiiifolium*. *Acta Botánica Cubana*. 118: 1-16.

- Sánchez JA, E Calvo, BC Muñoz & R. Orta. 1997.** Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación para semillas de pepino (*Cucumis sativus* L.) *Acta Botánica Mexicana*. 38: 13-20.
- Sánchez JA, E Calvo, BC Muñoz & R Orta. 1999a.** Comparación de dos técnicas de acondicionamiento de semillas y sus efectos sobre la conducta germinativa del pepino, pimiento y tomate. *Cultivos Tropicales*. 20: 51-56.
- Sánchez JA, E Calvo, BC Muñoz & R Orta. 1999b.** Efecto de los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación sobre la germinación, establecimiento, floración y fructificación del pepino. *Agronomía Costarricense*. 23:193-204.
- Sánchez JA, G Hernández, J Reino & BC Muñoz. 2007.** Enhanced germination, emergence and seedling vigour of *Leucaena leucocephala* using hardening hydration and acid shock treatments. *Seed Science and Technology*. 35: 224-231.
- Sánchez JA, L Montejo & M Pernús. 2015.** Germinación de nuestras semillas: factor de éxito en la restauración ecológica. En: Menéndez L, M Arellano & P Alcolado, eds. *¿Tendremos desarrollo socioeconómico sin la conservación de la biodiversidad?* La Habana: Editorial AMA, 130-145.
- Sánchez JA & BC Muñoz. 2002.** Tratamientos pregerminativos de hidratación parcial de las semillas. Una vía para incrementar la germinación bajo condiciones adversas de iluminación. *Acta Botánica Cubana*. 163: 1-3.
- Sánchez JA & BC Muñoz. 2003.** Preacondicionamiento de las semillas como factor de éxito en la agricultura orgánica. Parte III. En: INIFAT y FAO, eds. *Manual de agricultura orgánica sostenible*. La Habana: AGRINFOR, 42-44.
- Sánchez JA & BC Muñoz. 2004.** Effects of hydration and scarification treatments on the germination of *Trichospermum mexicanum*. *Seed Science and Technology*. 32: 621-627.
- Sánchez JA, BC Muñoz & J Fresneda. 2001b.** Combined effects of hardening

hydration-dehydration and heat shock treatments on the germination of tomato, pepper and cucumber. *Seed Science and Technology*. 29: 691-697.

- Sánchez JA, BC Muñoz, L Hernández, L Montejo, AG Suárez, & Y Torres-Arias. 2006.** Tratamientos robustecedores de semillas para mejorar la emergencia y el crecimiento de *Trichospermum mexicanum*, árbol tropical pionero. *Agronomía Costarricense*. 30: 7-26.
- Sánchez JA, BC Muñoz & L Montejo. 2003a.** Efectos de tratamientos robustecedores de semillas sobre la germinación y establecimiento de árboles pioneros bajo condiciones de estrés. *Ecotropicos*. 16: 91-112.
- Sánchez JA, BC Muñoz & L Montejo. 2004.** Invigoration of pioneer tree seeds using prehydration treatments. *Seed Science and Technology*. 32: 355-363.
- Sánchez JA, BC Muñoz & L Montejo. 2009a.** Rasgos de semillas de árboles en un bosque siempreverde tropical de la Sierra del Rosario. *Pastos y Forrajes*. 32: 141-164.
- Sánchez JA, BC Muñoz, L Montejo & RA Herrera. 2009b.** Ecological grouping of tropical trees in an evergreen forest of the Sierra del Rosario, Cuba. *Acta Botánica Cubana*. 204: 14-23.
- Sánchez JA, BC Muñoz, J Reino & L Montejo. 2003b.** Efectos combinados de escarificación y de hidratación parcial en la germinación de semillas envejecidas de leguminosas. *Pastos y Forrajes*. 26: 27-33.
- Sánchez JA, R Orta & BC Muñoz. 2001a.** Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía Costarricense*. 25: 67-92.
- Sánchez JA, J Reino, BC Muñoz, Y González, L Montejo & R Machado. 2005.** Efecto de los tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación, la emergencia y el vigor de plántulas de *Leucaena leucocephala* cv. Cunningham. *Pastos y Forrajes*. 28: 209-220.
- Sánchez JA, AG Suárez, L Montejo & BC Muñoz. 2011.** El cambio climático y las semillas de las plantas nativas cubanas. *Acta Botánica Cubana*. 214: 38-50.

- Sánchez-Gallén I, J Alvarez-Sánchez & P. Guadarrama. 2009.** Restauración y uso de hongos micorrizógenos arbusculares: un análisis de parámetros foliares. En: Alvarez-Sánchez FJ, ed. *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. D.R. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F. ISBN 978-607-02-0712-9, 237-257.
- Satarova NA & EK Tvorus. 1966.** Effect of heat-hardening on RNA content and protein síntesis in corn. *Fisiología Rastienii*. 13: 1083-1086.
- Sautu A, JM Baskin, CC Baskin, J Deago & R Condit. 2007.** Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research*. 17: 127-140.
- Schramm JR. 1966.** Plant colonizing studies on black wastes from anthracite mining in Pennsylvania. *Transactions of the American Philosophical Society*. 47: 1-31.
- Schüßler A, D Schwarzott & C Walker. 2001.** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and distribution. *Mycological Research*. 105: 1413-1425.
- Schüßler A & C Walker. 2010.** The Glomeromycota: a species list with new families. Arthur Schüßler & Christopher Walker, Gloucester. Published in December 2010 in libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University. Printed copy available under ISBN-13: 978-1466388048, ISBN-10: 1466388048.
- Shi NN, C Gao, Y Zheng & LD Guo. 2016.** Arbuscular mycorrhizal fungus identity and diversity influence subtropical tree competition. *Fungal Ecology*. 20: 115-123.
- Sieverding E. 1991.** Vesicular-arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. Germany: Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ).
- Simard SW & DM Durall. 2004.** Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*. 82: 1140-1165.
- Siqueira JO & OJ Saggin-Junior. 2001.** Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*. 11: 245-255.
- Smith SE & DJ Read. 2008.** Mycorrhizal Symbiosis. New York: Elsevier Ltd.
- Spatafora JW, MC Aime, IV Grigoriev, F Martin, JE Stajich & M Blackwell. 2017.** The fungal tree of life: from molecular systematics to genome-scale phylogenies. *Microbiol Spectrum*. 5: FUNK-0053-2016.
- Spatafora JW, Y Chang, GL Benny, K Lazarus, ME Smith, ML Berbee, G Bonito, N Corradi, I Grigoriev, A Grygansk-yi & TY James. 2016.** A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 108:1028-1046.
- Stahl E. 1900.** Der Sinn der mycorrhizenbildung. *Jahrbucher für wissenschaftliche Botanik*. 34:539-668.
- Standifer LC, W Wilson & R Porche-Sorbet. 1984.** Effects of solarization on soil weed populations. *Weed Sciences*. 32: 569-573.
- Straskraba M. 1998.** Ecotechnology: Definition, Theory and Use in Water Management. Biomathematical Laboratory, Institute of Entomology, Academy of Sciences of the Czech Republic. En: www.czp.cuni.cz/stuz/Dokumenty/Emauzy/straskraba.html. Revisado en línea: Febrero de 2007.
- Suzuki H, S Obayanhi & H Luo. 1989.** Effects of salt solutions on the priming of several vegetable seeds. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. 38: 131-138.
- Tarquis AM & KJ Bradford. 1992.** Prehydration and priming treatments that advance germination also increase the rate of deterioration of lettuce seeds. *Journal of Experimental Botany*. 43: 307-317.
- Taylor AFS & IAN Alexander. 2005.** The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*: 19: 102-112.
- Taylor AG, PS Allen, MA Bennett, KJ Bradford, KJ Burris & MK Misra. 1998.** Seed enhancements. *Seed Science Re-*

search. 8: 245-256.

- Taylor AG, GE Harman & PA Nielsen. 1994.** Biological seed treatments using *Trichoderma harzianum* for horticultural crops. *HortTechnology*. 4: 105-109.
- Tedersoo L, TW May & ME Smith. 2010.** Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*. 20: 217-263.
- Tedersoo L, S Sánchez-Ramírez, U Kõljalg, M Bahram, M Döring, D Schigel, T May, M Ryberg & K Abarenkov. 2018.** High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*. DOI: org/10.1007/s13225-018-0401-0.
- Thanos CA & K Georghiou. 1988.** Osmoconditioning enhances cucumber and tomato seed germinability under adverse light conditions. *Israel Journal of Botany*. 29: 4-21.
- Thanos CA, K Georghiou & M Passam. 1989.** Osmoconditioning and ageing of pepper seeds during storage. *Annals of Botany*. 63: 65-69.
- Tiryaki I, A Korkmazet, MN Nas & N Ozbay. 2005.** Priming combined with plant growth regulators promotes germination and emergence of dormant *Amaranthus cruentus* L. *Seed Science and Technology*. 33: 571-579.
- Torres-Arias Y, E Furrzola, RLL Berbara, K Jobim, JLR Lima & BT Goto. 2017.** *Glomus herrerae*, a new sporocarpic species of Glomeromycetes from Cuba. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*. 7(3): 155-160.
- Torres-Arias Y, ME Rodríguez, R Oviedo & RA Herrera. 2002.** Ecotecnologías para la rehabilitación de áreas afectadas por la minería en Moa. *Acta Botánica Cubana*. 165: 7-12.
- Turnau K, A Jurkiewicz, G Lingua, JM Barea & V Gianinazzi-Pearson. 2006.** Role of arbuscular mycorrhiza and associated microorganisms in phytoremediation of heavy metal-polluted sites. En: Prasad MNV, KS Sajwan & R Naidu, eds. *Trace elements in the environment. Biogeochemistry, biotechnology, and bioremediation*. Boca Raton: Taylor & Francis, 235-252.
- Turrini A & M Giovannetti. 2011.** Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their in situ conservation. *Mycorrhiza*. 22:81-97.
- Urgiles N, P Loján, N Aguirre, H Blaschke, S Günter, B Stimm & I Kottke. 2009.** Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador. *New Forests*. 38: 229-239.
- Valladares F, A Milagrosa, J Peñuelas, R Ogaya, JJ Camarero, L Corchera, S Sisó & E Gil-Pelegrin. 2004.** Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: F. Valladares (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: EGRAF, 163-190.
- van der Heijden MGA, JN Klironomos, M Ursic, P Moutoglis, R Streitwolf-Engel, T Boller, A Wiemken & IR Sanders. 1998.** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396: 69-72.
- van der Heijden MGA, R Streitwolf-Engel, R Riedl, S Siegrist, A Neudecker, K Ineichen, T Boller, A Wiemken & IR Sanders. 2006.** The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist*. 172: 739-752.
- Vanangamudi K, S Kalaivani, M Vanangamudi, G Sasthri, A Sasthri, A Selvakumari & P Srimath. 2010.** Seed quality enhancement. Principles and Practices. India: Scientific Publishers.
- Vanangamudi K, K Natarajan, T Saravanan, R Renuka, R Umarani & A Bharathi. 2006.** *Seed hardening, pelleting, and coating. Principles and practices*. Delhi: Satish Serial Publishing House.
- Vargas GJ & IDK Ferraz. 2008.** Hidrocondicionamento de *Parkia pendula* [benth ex walp]: sementes com dormência física de árvore da amazônia. *Revista Árbores*. 32: 39-49.
- Vargas GJ, IDK Ferraz & LC Procópio. 2015.** Physiological immaturity and hydro-

- priming of *Parkia nitida* Miq. seeds with physical dormancy. *Ciência Florestal*. 25: 1053-1069.
- Varier A, A Kuriakose & M Dadlani. 2010.** The subcellular basis of seed priming. *Current Science*. 99: 450-456.
- Vázquez-Yanes C & A Orozco-Segovia. 1993.** Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23: 69-87.
- Velazco A, F Fernández, E Furrázola & R Herrera. 1993.** Presencia de *Acetobacter diazotrophicus* en esporas de la familia Endogonaceae. *Cultivos Tropicales*. 14: 25-27.
- Vierling E. 1991.** The roles of heat shock proteins in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42: 579-620.
- Vosátka M, J Albrechtová & R Patten. 2008.** The international market development for mycorrhizal technology. En: Varma A, ed. *Mycorrhiza state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 419-439.
- Wang W, B Vinocur, O Shoseyov & A Altman. 2003.** Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*. 218: 1-14.
- Ward FH & AA Powell. 1983.** Evidence for repair processes in onion seeds during storage at high seed moisture contents. *Journal of Experimental Botany*. 34: 277-82.
- Weber M. 2009.** Tecnologías Ambientales. Informe de Vigilancia Tecnológica. Madrid: CITME.
- Wedd MA & HJ Arnott. 1982.** Cell wall conformation in dry seeds in relation to the preservation of structural integrity during desiccation. *American Journal of Botany*. 69: 1657-1668.
- Welbaum GE & KJ Bradford. 1991.** Water relations of seed development and germination in (*Cucumis melo* L.). VI. Influence of priming on germination responses to temperature and water potential during seed development. *Journal of Experimental Botany*. 42: 393-399.
- Welbaum GE, Z Shen, MO Oluoch & LW Jett. 1998.** The evolution and effects of priming vegetable seed. *Seed Technology*. 20: 209-235.
- Wiebe HJ & TH Tiessen. 1979.** Effects of different seed treatments on embryo growth and emergence of carrot seeds. *Gartenbauwissenschaft*. 44: 280-284.
- Woodruff DR. 1969.** Studies on presowing drought hardening of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 20: 13-24.
- Xiao W, L Fu-lai & J Dong. 2017.** Priming: A promising strategy for crop production in response to future climate. *Journal of Integrative Agriculture*. 16: 2709-2716.
- Zangaro W, RLD Assis, MC Gonçalves, G Andrade & MA Nogueira. 2008.** Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza*. 19: 37-45.
- Zangaro W, L Vergal Rostirola, P Bochi de Souza, R de Almeida Alves, LE de Azevedo Marques Lescano, AB Lírio Rondina, MA Nogueira & R Carrenho. 2013.** Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*. 23: 221-233.

AUTORES



Jorge Alberto Sánchez Rendón (La Habana, 1964)
(jasanchez@ecologia.cu, jorgeseed@gmail.com)

Doctor en Ciencias Biológicas e Investigador Titular de la División de Ecología Funcional del Instituto de Ecología y Sistemática de Cuba. Sus intereses de investigación están relacionados con los estudios de ecofisiología de la germinación y establecimiento de plantas nativas cubanas y de sistemas agroforestales. Ha dirigido y participado como investigador principal en numerosos proyectos nacionales e internacionales en temas de conservación y de implementación de ecotecnologías. Es autor de más 75 contribuciones científicas en revistas nacionales, internacionales y capítulos de libros. Es editor principal de la Revista Acta Botánica Cubana y revisor de múltiples revistas. Ha participado en 4 logros científicos que fueron seleccionados como premio Nacional de la Academia de Ciencias de Cuba (1992, 2003, 2013 y 2017). Integra el claustro de profesores del Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad de La Habana y es miembro del Tribunal Permanente de Ciencias Biológicas. En el 2013 recibió la “Orden Carlos J. Finlay”, máxima distinción de la ciencia en Cuba y en el 2018 recibió el premio “Julián Acuña” máxima distinción de la Sociedad Botánica de Cuba por su contribución al estudio de la biología de la semilla y formación de nuevas generaciones. Pertenece a la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación.



Eduardo F. Furrázola Gómez (La Habana, 1962)
(eduardof@ecologia.cu, eduardoffg15@gmail.com)

Maestro en Ciencias en Ecología y Sistemática Aplicada, Mención Ecología (2003). Miembro del Consejo Científico del Instituto de Ecología y Sistemática (CITMA), donde se desempeña como Investigador Auxiliar y Subdirector de la División de Micología. Especialista en estudios taxonómicos y ecológicos de los hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas naturales y agrícolas. Ha dirigido y participado en varios proyectos nacionales e internacionales, entre ellos: “Basic and Applied Research on the Ecology and Diversity of Mycorrhizal Fungi: A Proposal for Strengthening Collaboration between Cuban and US Scientists”, “Estudio comparativo de los efectos de cambios globales sobre la vegetación de dos ecosistemas: alta montaña y sabana tropical (RICAS)” y “Vínculos funcionales entre los cambios aéreos y subterráneos en el continente americano: biodiversidad de los suelos y seguridad alimentaria” (AMFOODS). Ha participado en 64 eventos científicos nacionales e internacionales y posee publicados 67 artículos científicos en revistas nacionales e internacionales. Es revisor de artículos científicos y miembro fundador de la Sociedad Latinoamericana de Micorrizólogos. Ha participado en diferentes misiones científicas para la creación y desarrollo de estudios micorrízicos en América Latina.



Mayté Pernús Álvarez (La Habana, 1989)
(mayte@ecologia.cu)

Máster en Biología Vegetal, Mención Fisiología Vegetal e investigadora del Grupo de Semillas de la División Ecología Funcional del Instituto de Ecología y Sistemática de Cuba. Sus investigaciones se enfocan en la ecofisiología de la germinación de plantas tropicales, particularmente en las palmas. Ha participado en varios proyectos de investigación en temas relacionados con el estudio de mecanismos de regeneración e implementación de ecotecnologías en semillas de interés para la restauración y conservación. Es autora de 10 publicaciones científicas y ha participado en diversos congresos nacionales e internacionales. Ha brindado asesoramiento en técnicas de germinación y determinación de rasgos seminales a estudiantes de pregrado y postgrado. Parte del Comité Editorial de la Revista Acta Botánica Cubana. Miembro de la Sociedad Cubana de Botánica y de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación.



Yamir Torres-Arias (La Habana, 1964)
(yamir@ecologia.cu)

Graduado de Ingeniero Forestal (1989) en la Universidad de Pinar del Río. Maestro en Ciencias en Ecología y Sistemática Aplicada, Mención Ecología (2003) e Investigador Auxiliar de la División de Micología del Instituto de Ecología y Sistemática de Cuba. Especialista en semillas y plántulas, restauración biológica de ecosistemas boscosos degradados, taxonomía y ecología de hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas naturales y agrícolas. Ha participado en varios proyectos de investigación y congresos nacionales e internacionales. Cuenta con más de 30 publicaciones en revistas científicas. Ha participado en diferentes misiones científicas para la creación y desarrollo de estudios micorrízicos en América Latina. Es miembro de la Asociación Cubana de Técnicos Agrícolas y Forestales (ACTAF) y del consejo de expertos del proyecto Manejo Sostenible de Tierras en Cuba (OP-15).

La presente obra ofrece un compendio sobre dos ecotecnologías ampliamente utilizadas para mejorar el funcionamiento de las plantas: los tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y las ecto y endomicorrizas. Estas tecnologías mejoran el funcionamiento de las plantas cultivadas bajo diferentes escenarios ambientales, pero su aplicación es muy limitada en plantas silvestres y en proyectos de restauración ecológica. En la presente publicación se ofrece una síntesis de los principales resultados obtenidos con ambas ecotecnologías en plantas silvestres en países de Latinoamérica y se brindan los elementos necesarios, tanto teóricos como prácticos, para implementar dichas ecotecnologías (de forma rápida y sencilla) en proyectos de recuperación de paisajes tropicales, o para conservar o recuperar bancos de germoplasma. Ambas ecotecnologías también podrán ser utilizadas por estudiantes, técnicos y productores relacionados con la conservación del patrimonio vegetal amenazado, el desarrollo de sistemas agroecológicos y en la mitigación de los efectos del cambio climático global.

