

Micorrizas

Fonseca Silva, P.; González Abalde, C.; Silva Bea, S.; Touza Soage, P. y Trigo Viéitez, A.

Materia:
Botánica I
2º curso del Grado en Biología

Tutora:
Aida García Molares

Departamento de Biología Vegetal
y Ciencias del Suelo

pfonsecasilva96@gmail.com; crisglezabalde@gmail.com; sergiosilvabea@gmail.com; patouza@alumnos.uvigo.es; aliciatrigo31@gmail.com

Resumen

Se aborda el tema de la simbiosis micorrícica teniendo en cuenta los diferentes grupos de organismos implicados, su clasificación e influencia sobre la nutrición de las plantas micorrizadas. También se tratan aspectos como la inoculación forzada de hongos micorrícicos en plantas para reforestación, de interés creciente debido a su repercusión económica.

Summary

The topic of mycorrhizal symbiosis is addressed giving importance to the different groups of organisms involved, their classification and influence on the nutrition of mycorrhizal plants. Aspects such as the forced inoculation of mycorrhizal fungi in plants for reforestation, of increasing interest due to their economic repercussion, are also treated.

Introducción

Las micorrizas son asociaciones simbióticas que se establecen entre las raíces de las plantas vasculares y el micelio de ciertos hongos del suelo, tal y como lo define Barreno (2004). Se cree que más del 97% de especies vegetales terrestres están micorrizadas, sin embargo, no todas las plantas aceptan la micorrización de igual modo, pudiendo encontrarse toda una gama de tolerancia al respecto. Algunas familias, entre las que destacan comelináceas y crucíferas, pueden crecer perfectamente en solitario; en otros casos, como las leguminosas o los cítricos, la asociación con hongos u otros microorganismos es esencial.

1. Diferentes grupos de organismo implicados

La mayoría de las plantas terrestres viven en simbiosis con hongos micorrícicos. Este tipo de asociaciones se encuentran en helechos, briófitos y plantas con semillas; sin los hongos las plantas no crecerían o lo harían muy precariamente.

Se cree que los hongos micorrícicos desempeñaron un papel fundamental en la colonización de la tierra por parte de los vegetales. Las asociaciones micorrícicas parecen ser resultado de procesos de coevolución; el registro fósil sugiere que las primeras plantas terrestres presentaban estructuras semejantes a las micorrizas vesículo-arbusculares. Al parecer, las ectomicorrizas surgieron cuando se incrementó el contenido en materia orgánica de algunos suelos antiguos y las micorrizas ericoides cuando aumentó la vegetación esclerófila como respuesta a suelos pobres.

A lo largo de la evolución se han desarrollado diferentes tipos de relaciones micorrícicas. En la actualidad, tal y como se explicará en el apartado siguiente de clasificación, existen diferentes asociaciones micorrícicas que han sido reconocidos

basándose en los tipos de hongos y plantas implicados y en las distintas morfologías desarrolladas en la asociación. Además de lo citado anteriormente, las micorrizas desempeñan un papel fundamental en el equilibrio de la vida microbiana. El crecimiento y la salud de las plantas se apoyan de muchas maneras en los microorganismos que forman la rizosfera, y la clave del crecimiento e interacciones entre estos microbios son los hongos micorrícicos. La rizosfera, o más apropiadamente, los microorganismos de la micorrizosfera, influyen en muchas reacciones químicas por medio de sus metabolitos, y las micorrizas juegan un papel crucial como mediadores de intercambio de sustancias entre ellos. Las micorrizas mejoran la salud y el desarrollo de las plantas, así como la calidad del suelo, de forma que alteran el ciclo de ciertos elementos químicos. El efecto de las micorrizas sobre otros grupos microbianos, como todo tipo de bacterias, incluyendo bacterias fijadoras de nitrógeno y actinomicetos, varía con cada especie de hongo. En definitiva, las micorrizas constituyen un elemento clave para mantener la viabilidad de las plantas, junto con los microorganismos asociados, que constituyen en su conjunto la base de la mayoría de los ecosistemas de la Tierra (Martínez & Pugnaire, 2009); (Breijo *et al*, 2003); (Varma, 1998).

2. Clasificación

Según Harley y Smith (1983), dependiendo de los caracteres morfológicos y anatómicos que desarrollan, además de la posición relativa de las hifas fúngicas respecto a las células de la raíz, así como los organismos que intervienen, se reconocen hasta siete tipos diferentes de micorrizas:

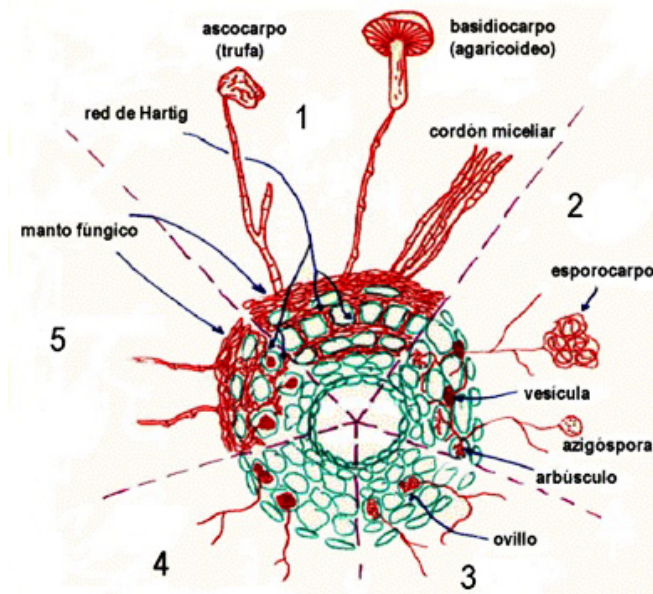


Figura 1. Principales tipos de micorrizas: 1. ectomicorrizas; 2. micorrizas vesículo-arbusculares (VA); 3. Micorrizas orquidoides; 4. Micorrizas ericoides; 5. Micorrizas arbustoides [tomado de Universidad de Almería (2017)].

2.1. Ectomicorrizas o micorrizas ectotróficas:

Son aquellas en las que el micelio fúngico no penetra en el interior de las células corticales de la raíz, sino que organiza una envoltura de las raíces afectadas (figura 1-1). Esta envoltura se denomina manto y desde ella crecen perpendicularmente hifas individuales o cordones de hifas que se introducen en el interior y se intercalan entre las células del córtex de la raíz (a través de la lámina media) formándose un entramado denominado “red de Hartig”. En este caso el micelio deja de estar tabicado (cenocítico), aumentando la superficie de intercambio.

La simbiosis ectotrófica sólo se produce en raíces secundarias, cortas y de crecimiento limitado. Al tiempo que se desarrolla la micorriza, el hongo segrega sustancias reguladoras del crecimiento que causan cambios en el desarrollo de la raíz, como hinchazón, menor longitud, ramificación y ausencia de pelos radicales. La función de los pelos radicales es asumida por el hongo micorrícico. Su morfología es característica del grupo vegetal que establece la simbiosis.

Las ectomicorrizas son muy variadas en cuanto a ramificación (simples, mazudas, dicótomas, pinnadas, coraloides, piramidales, etc.), color, forma, textura o abundancia del manto, pudiendo este último ser liso, reticulado, verrucoso, lanoso, algodonoso, fibroso, espinulado, etc. Las ectomicorrizas son relativamente poco frecuentes (3-5% de las plantas). Se dan en árboles, arbustos pertenecientes a las familias betuláceas, fagáceas, pináceas, salicáceas y tiliáceas, así como en algunas especies de ericáceas, juglandáceas, leguminosas, mirtáceas y rosáceas. Hay poca especificidad entre el micosimbionte y el hospedador.

2.2. Endomicorrizas o micorrizas endotróficas:

Son muy diversas morfológicamente, sin embargo, todas se establecen cuando el micelio fúngico penetra en el interior de

las células del córtex de la raíz, desarrollando un contacto muy estrecho. Los hongos implicados en este tipo de micorrizas son simbiontes obligados, sin hifas tabicadas y pertenecen al orden Glomales (Mucoromycota). Se encuentran muy extendidas dentro del mundo vegetal (90% de las plantas, especialmente herbáceas, leñosas o arbustos, muchas de ellas interesantes desde el punto de vista agrícola o forestal). Se suelen denominar vesículo-arbusculares (VA) (figuras 1-2 y 2) debido al tipo de estructuras que producen. Son el tipo más común y extendido.

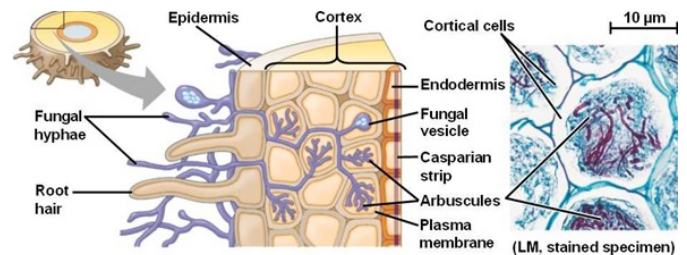


Figura 2. Esquema e imagen al microscopio óptico de un hongo micorrícico del tipo vesículo-arbuscular [tomado de Renato (2014)]

La infección se inicia tras la germinación de una espora; las hifas entran en contacto con una raíz receptiva y se extienden formando apresorios, disolviendo una porción de la pared de la célula con la que se estableció contacto. La penetración se produce a través de pocos puntos de la rizodermis, quedando sólo una pequeña porción de la raíz alterada. En las células del córtex de la raíz el hongo constituye arbuscúlos de hifas ramificadas, y en los estratos más internos el hongo forma vesículas ricas en lípidos, con paredes gruesas. Los denominados arbuscúlos deforman la pared y la membrana de las células de la raíz; provocan una aceleración del metabolismo celular y son los responsables del intercambio bidireccional de nutrientes entre simbioses. El resto del micelio se encuentra en contacto con el suelo circundante, ramificándose varios centímetros desde la superficie externa de la raíz y su actividad facilita la absorción de agua y nutrientes minerales por parte de la rizodermis radicular. Externamente también se pueden formar vesículas y esporas. La especificidad por el hospedador es muy baja.

2.3. Ectoendomicorrizas:

Reúnen caracteres de los dos tipos principales: manto reducido, pero cuentan con una red de Hartig bien desarrollada, y penetración intracelular producida por medio de enrollamientos hifales (rizos o coils).

2.4. Micorrizas de Ericales:

Afectan a las plantas de dicho orden; se trata de plantas leñosas arbóreas o arbustivas que viven en suelos ácidos pobres en nutrientes. Estas micorrizas comprenden tres subtipos:

2.4.1. Micorrizas ericoides:

En este tipo los micobiontes más frecuentes son los ascomicetos (*Hymenoscyphus*) (figura 1-4). Las células del hospedante son invadidas por hifas intracelulares que forman

rizos típicos con invaginación de plasmalema. En la superficie de la raíz se forma una trama de hifas, pero sin originar un manto. La asociación está activa 3 o 4 semanas, y cuando la hifa degenera la célula radical infectada muere, por lo que este proceso está ligado al desarrollo de nuevas raíces.

2.4.2. Micorrizas arbutoides:

Son típicas de los géneros *Arbutus* y *Arctostaphylos*. Son semejantes a las citadas anteriormente, pero tienen manto y red de Hartig (figura 1-5).

2.4.3. Micorrizas monotropoides:

Presentes exclusivamente en plantas de la familia *Monotropaceae*, integrada por plantas carentes de clorofilas, por lo que dependen casi por completo del hongo asociado para obtener nutrientes. Los hongos que participan en la asociación son siempre del filo *Basidiomycota*. Las semillas de las plantas del género *Monotropa* son pequeñas y presentan dificultades para germinar en ausencia de hongos asociados. Por otro lado, se ha observado que el hongo que forma micorrizas monotropoides es capaz de colonizar las raíces de árboles cercanos y transferirle sus nutrientes.

2.5. Micorrizas de orquídeas:

Son típicas de las plantas de esta familia, como su nombre indica (figura 1-3). La infección se produce en un estadio muy temprano; las semillas tienen pocas reservas y cuando germinan ya cuentan con micorrizas que les aportan nutrientes. La hifa penetra en el hospedador y forma rizos muy ramificados de célula en célula mientras se está desarrollando la plántula, hasta que alcanza el tamaño necesario para realizar la fotosíntesis (la infección continúa durante el crecimiento de la planta adulta). Muchos de los hongos implicados son basidiomicetos (*Armillaria mellea* (Vahl) P. Karst.) que utilizan la celulosa de las plantas leñosas para convertirla en carbohidratos utilizados por las orquídeas.

3. Estudios sobre la absorción de nutrientes en plantas micorrizadas y su incidencia sobre la morfología y la fisiología de la planta

Como hemos dicho en la introducción, la simbiosis entre el hongo y la planta acarrea para ambos ciertos beneficios: el hongo obtiene de la planta sustancias que por él mismo es incapaz de sintetizar, y la planta obtiene ventajas que veremos a continuación, tal y como señalan Martín (2011) y Blancol & Salas (1997).

Por una parte, el propio hongo aumenta significativamente la fertilidad del suelo. Entre los diversos beneficios cabe destacar la capacidad del propio hongo de estabilizar el suelo y mejorar su calidad; en un pequeño volumen de suelo podemos encontrar metros de micelio fúngico, formando una red difusa muy extensa. Además, éstos segregan una sustancia mucilaginoso llamada glomalina que, junto con la propiedad anterior, ayuda considerablemente a la compactación del suelo. Cabe destacar que tanto el micelio fúngico como la glomalina (con una estructura química semejante a la de los ácidos húmicos)

retienen grandes cantidades de agua, lo que contribuye a la mejora de la calidad del suelo, ya que contendrá mayor cantidad de nutrientes disueltos, y la resistencia al estrés hídrico de la planta.

La asociación micorriza-raíces actúa como un complemento de la planta: aumenta la superficie de intercambio de sustancias con el medio, provocando un aumento en la tasa de absorción de nutrientes esenciales para el desarrollo (Figura 3).

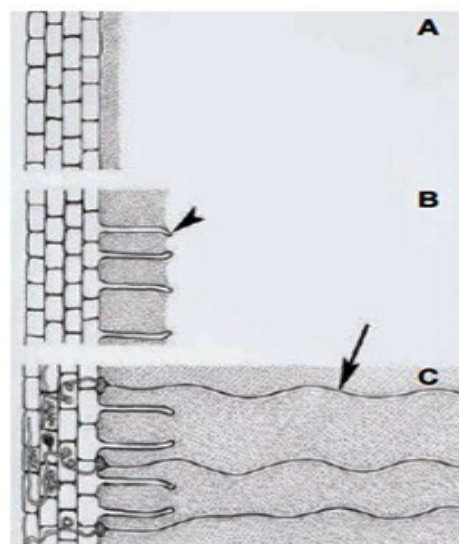


Figura 3. Comparación de una raíz desnuda (A), con una raíz con pelos radicales (B), y una raíz micorrizada (C). El área de la última es significativamente mayor [tomado de Asociación Vida Sana (en línea)].

Entre los principales nutrientes destaca el nitrógeno (N): la planta solo lo puede absorber en forma de iones amonio (NH_4^+) o nitrato (NO_3^-), procedentes de la mineralización de la materia orgánica del suelo mediante un proceso denominado nitrificación realizado por microorganismos. En ese punto juega un papel importante el micobionte, pues es capaz de asimilar N en forma de compuestos orgánicos complejos insolubles y transformarlos en compuestos orgánicos solubles simples. La gran red difusa que forma el micelio aumenta significativamente la tasa de transformación de nitrógeno orgánico complejo a nitrógeno orgánico simple, además de que esta red alberga numerosas bacterias nitrificantes asociadas a la superficie de las hifas que favorecen el aporte, constituyendo un beneficio nutricional bastante significativo para la planta.

Suministro de P (mg/kg de suelo)	Contenido por gramo de materia seca									
	Peso seco (g por planta)		P (mg)		Cu (μg)		Zn (μg)		Mn (μg)	
	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M
0	1,25	2,8	0,61	1,73	3,3	10,3	21	44	366	111
60	1,61	3,21	0,75	2,09	3,7	7,9	27	35	515	109
150	1,85	3,42	0,81	2,08	2,9	6,3	30	36	412	115
270	2,78	3,83	1,4	1,79	3,5	4,6	29	33	556	123

Tabla 1. efecto del aumento de fertilizante fosforado y del contenido de nutrientes minerales en el crecimiento de los brotes de soja no micorrizal (NM) y micorrizada (M); *Glomus fasciculatum*. Traducido de Lambert & Weidensaul (1991).

Otro de los nutrientes que destacan es el fósforo (P): es un elemento poco móvil dentro del suelo, difícil de encontrar homogéneamente, procedente de materia orgánica. El aumento de la absorción del P por la planta tiene relación con la red

difusa citada anteriormente; es decir, aumenta el volumen de suelo explorado y la superficie de intercambio con el medio de tal manera que la planta tiene acceso a minerales de poca movilidad como el P, así como Cu, Zn, y Mn. Así lo afirman Lambert & Weidensaul (1991) en un estudio comparado (Tabla 1: efecto del aumento de fertilizante fosforado y del contenido de nutrientes minerales en el crecimiento de los brotes de soja no micorrizal (NM) y micorrizada (M; *Glomus fasciculatum*. Traducido de Lambert & Weidensaul (1991).), por lo que podemos afirmar que las plantas micorrizadas son capaces de resistir un estrés salino mayor.

El conjunto de beneficios nutricionales aportados por la micorriza a la planta provoca a nivel fisiológico un aumento de la actividad metabólica. Esto conlleva a un aumento de la tasa de crecimiento debido al aumento de la capacidad fotosintética y de síntesis de materia orgánica. Además, si el medio no supone un factor desfavorable, las plantas micorrizadas tienen mayor talla y mayor superficie foliar.

Lynch & Whipps (1990) verifican que el aumento de la síntesis de materia orgánica de la planta supone un beneficio para el hongo: los glúcidos obtenidos aumentan la tasa de crecimiento del propio hongo y contribuyen a la formación de esa red difusa que forma el micelio de una manera más amplia.

Al margen del tema nutricional, un factor considerable para la viabilidad de la planta es la resistencia al estrés biótico, causado principalmente por microorganismos patógenos, o por otras plantas u organismos que interfieran en su crecimiento y desarrollo. Las plantas micorrizadas ejercen un mayor efecto competitivo con respecto a plantas no micorrizadas en un mismo medio, por lo que podemos decir que, evolutivamente hablando, tienen un menor nivel adaptativo (esto explicaría la abundancia de plantas micorrizadas que existen). El incremento del aporte nutricional también supone un factor evolutivo importante: al estar mejor nutridas, éstas son más resistentes a microorganismos patógenos causantes de enfermedades. Esta resistencia se ve aumentada además gracias al propio hongo: ciertos grupos son capaces de producir antibióticos que evitan que el hongo se infecte, y por consiguiente también la planta. También la red difusa de hifas constituye una barrera física. Por último, cabe añadir que la microbiota asociada a las hifas del hongo y a las raíces de la planta supone un factor competitivo ante otros microorganismos no deseados, aumentando potencialmente la resistencia de la planta.

4. Inoculación forzada de las plantas utilizadas en reforestación

Las ectomicorrizas son muy importantes en la práctica forestal. Muchos autores, como Pardos (1962) y Pera & Parladé (2005) afirman que los graves problemas de crecimiento de las plantas en viveros estaban asociados a su escasa micorrización. Por esta razón son muchos los estudios dirigidos a manipular la simbiosis para reforzar la productividad en programas de reforestación (Domínguez Núñez, 2002, Brundrett *et al.* 1996). En general, esto se aplica a los programas de reforestación o a plantas utilizadas para producción vegetal, debido a que en ambos casos existe una fase de vivero, momento en el que es

fácil el establecimiento mediante biotecnología de hongos micorrícicos (Alarcón & Ferrera-Cerrato, 1999).

La reforestación se vuelve importante para los ecosistemas ya que permite proteger el suelo de la erosión, además de mantener la biodiversidad de las plantas. Suele aplicarse para casos en los que las plantaciones se ven dañadas debido a la sobreexplotación, incendios forestales, catástrofes ambientales, etc. La eficacia en repoblación forestal de los hongos simbióticos, tanto si su presencia es natural como inducida biotecnológicamente, ha sido demostrada. Entre los estudios llevados a cabo en nuestro país podemos destacar el trabajo de De Vicente López *et al.* (2005), en el que estudiaron zonas forestales que habían sido repobladas a lo largo de la década de los 90 con *Pinus halepensis* Mill. tras una época en la que se habían producido incendios reiterados en la comunidad valenciana. Para ello, analizaron la presencia y la diversidad de inóculo micorrícico en el suelo, así como su relación con el éxito y supervivencia de las poblaciones de pino. Los resultados confirmaron que cuanto mayor era la cantidad y diversidad de hongos micorrícicos en el suelo, mejores resultados se obtenían en la reforestación de esa zona. Cabe resaltar que este trabajo resaltaba también la variabilidad del inóculo. Esto es importante, ya que cada especie de planta dentro de un ecosistema tiene más probabilidades de establecer una simbiosis con unos hongos que con otros. Este tipo de relaciones están bastante estudiadas. Peredo, *et al.* (1992) estudiaron los efectos de la inoculación de *Pinus ponderosa* Douglas *ex* C. Lawson con distintos hongos micorrícicos; en concreto se inocularon con cultivos puros de *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch, *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Hebeloma crustuliniforme* (Bull. *ex* St. Amans.) Quéll., y *Thelephora terrestris* Ehrh. Tras analizar los resultados, observaron que en los ejemplares inoculados con *Thelephora* y *Pisolithus* existía un grado de micorrización mayor, además de que las plantas presentaban un tallo más largo, ratio peso seco tallo/peso seco raíz mayor, y mejor índice de calidad nutricional. Sin embargo, *Laccaria* no era efectiva a la hora de aumentar las propiedades de las plantas. Marx (1980) y Mikola (1973) demostraron la eficacia e importancia de la inoculación artificial en tareas de recuperación de zonas muy deterioradas o en la introducción de especies exóticas.

La cubierta vegetal protege el suelo frente a la erosión, por lo que la repoblación forestal se convierte en una de las soluciones más eficaces. El tratamiento previo del suelo es muy importante para que la repoblación sea efectiva, tal y como lo indica Roldán *et al.* (1997) en su estudio sobre repoblación forestal con *Pinus halepensis* en el sureste de España. Se ha demostrado también que en zonas en las que se preparaba el suelo mediante métodos físicos y/o adición de sustratos orgánicos, los tratamientos de micorrización fueron particularmente efectivos, ya que se creaban condiciones favorables para la infección de la planta. Por otro lado, también mencionan que fue más efectivo el tratamiento en las plantas que fueron inoculadas en vivero.

Las técnicas que se han usado con mayor frecuencia para la producción de inóculo son: micelio del hongo desarrollado en un sustrato enriquecido con solución nutritiva, micelio del hongo encapsulado en polímeros de alginato, o suspensiones de

esporas en distintos medios, ya sean sólidos o líquidos (Parladé *et al.*, 1993, Pera & Parladé, 2005). La forma en que se cultive el inóculo aplicado en laboratorio influye en la efectividad de la inoculación controlada de las plantas de vivero. Así, utilizando tres tipos de inóculo del hongo ectomicorrícico *Pisolithus tinctorius*: micelio desarrollado en un sustrato de turba y vermiculita con medio nutritivo, micelio del hongo encapsulado en un polímero de alginato, y basidiosporas obtenidas de carpóforos recolectados en campo, para la micorrización de *Pinus pinaster* Ait. y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, se demostró que solo con uno de ellos se conseguía la micorrización de ambas plantas, mientras que con las otras se conseguían resultados favorables únicamente para una o ninguna de las especies de planta (Pera & Parladé, 2005). También es útil comprobar en qué casos es más necesario realizarla. Con respecto a esto, Brundrett *et al.* (1996), propusieron un diagrama de flujo (figura 4) en el que exponen los pasos a seguir en un proceso de decisión que podría ser usado para evaluar los beneficios potenciales de la micorrización artificial en una situación específica. Solo debería ser necesario manipular plántulas mediante estas técnicas o realizar prácticas de manejo que modifiquen el ambiente si se esperan beneficios substanciales de estas manipulaciones.

5. Rentabilidad

El uso de las micorrizas podría ser un buen sustituto o alternativa a la utilización de abonos minerales, al tiempo que generaría importantes beneficios económicos.

En lo que se refiere a la rentabilidad, se pueden obtener beneficios directos, produciéndose un aumento en la producción de setas, madera, frutos, y puestos de trabajo. Además, cabe destacar los beneficios indirectos, como el micoturismo, y su consiguiente repercusión en los sectores de la hostelería, comercio, etc, e incluso un beneficio indirecto para los vendedores de herramientas de recolección y ropa deportiva, museos, certámenes y ferias.

El aprovechamiento de setas, considerado una actividad complementaria a la actividad principal, puede superar en ingresos a la producción de madera y frutos, como en el caso de las trufas, boletos y níscalos o robellones.

En conclusión, el uso de micorrizas tiene gran importancia económica, no solo por el incremento de los ingresos directos que supone la comercialización de las setas o los generados de forma indirecta por el micoturismo, sino también por la disminución de los gastos, ya que no será necesario utilizar abonos, herbicidas, riego, y numerosos elementos. (Hifas da Terra S.L., en línea), (EcoAgricultor, en línea). En Galicia, la empresa Hifas da terra, S.L., dedicada al cultivo y comercialización de setas y otros elementos relacionados con su producción, vende alrededor de 50.000 plantas al año, de las cuales aproximadamente 41.000 corresponden a árboles micorrizados (unos 24.000 castaños, 2.000 frondosas y 15.000 coníferas). Las frondosas las comercializan micorrizadas con *Boletus edulis* y las coníferas con diversas especies de *Lactarius* o *Boletus edulis*, indistintamente. No solo abastecen el mercado nacional, sino que también venden sus productos en otros países europeos (Portugal, Francia, Italia, Gran Bretaña), China, EEUU, algunos países de Sudamérica y Australia. Calculan que 1 Ha dedicada al cultivo de castaño micorrizado con *Boletus edulis* produce anualmente 3000 Kg de castañas (1,5 euros/Kg), 150 Kg de setas (10 euros/Kg) y 5 m3 de madera (15 euros/Kg)..

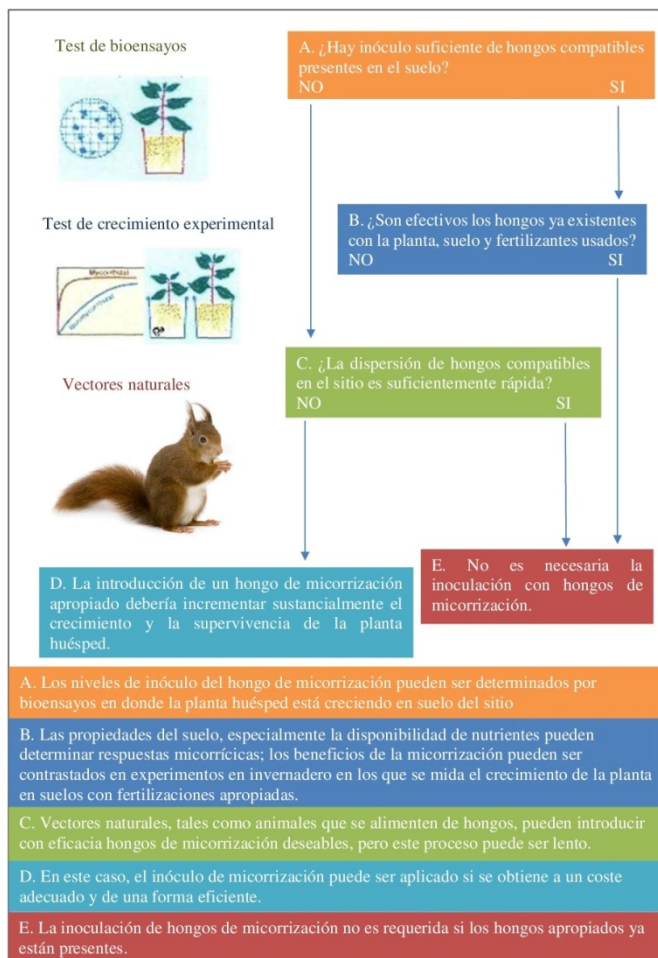


Figura 4. Toma de decisiones en ensayos de micorrización artificial [basado en Brundrett *et al.* (1996)].

Bibliografía

Cavanaugh, Alarcón, A. & Ferrera-Cerrato, R. (1999). Manejo de la micorriza arbuscular en sistemas de propagación de plantas frutícolas. *Terra* 17(3): 179-191.

Asociación Vida Sana (en línea). *Microorganismos del suelo y biofertilización*. Revisado el 16 de noviembre de 2017
 In <http://studylib.es/doc/4577247/microorganismos-del-suelo-y-biofertilización>

Barreno, E. (2004). Hongos simbiotes: líquenes, micoficobiosis y micorrizas. Izco, J. (Ed.). *Botánica*. 316-319 (2ªed.) Madrid: Mc. Graw-Hill Interamericana.

Blanco, A.F., Salas, A.E. (1997). Micorrizas en la agricultura: contexto mundial e investigación realizada en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*. 21(1): 55-67.

Breijo, F.G., Reig, J., Ibars, A., & Estreller, E. (2003). *La evolución de la simbiosis micorrícica*. Revisado el 17 de noviembre de 2017

- In https://www.researchgate.net/profile/Francisco_Garcia_Breijo/publication/203640256_La_evolucion_de_la_simbiosis_micorrizica/links/00b495293325d6e072000000.pdf
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T., & Malajczuk, N. (1996). Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. *Australian Centre Internat. Agr. Research Monograph* 32.
- De Vicente López, J., Domínguez Núñez, J. A. & Rodríguez Barreal, J. A. (2005). *Micorrizas en repoblaciones efectuadas en zonas degradadas por incendios forestales en la comunidad valenciana*. Conference IV Congreso Forestal Español. Zaragoza.
- Domínguez Núñez, J. A. (2002). *Aportaciones de la micorrización artificial con trufa negra en planta forestal*. Escuela Técnica Superior de Ingeniería de Montes, Forestal y del Medio Natural (Universidad Politécnica de Madrid).
- EcoAgricultor. *Las Micorrizas, los biofertilizantes naturales del suelo*. Revisado el 15 de noviembre de 2017
In <https://www.ecoagricultor.com/las-micorrizas-los-biofertilizadores-naturales-del-suelo/>
- Harley, J.L. & Smith, S.E. (1983). *Mycorrhizal Symbiosis*. Toronto: Academic Press.
- Hifas da Terra S.L. (en línea) *Castaños y árboles micorrizados que producen setas*. Revisado el 15 de noviembre de 2017
In <https://www.hifasdaterra.com/castanos-micorrizados-que-producen-setas/>
- Lambert, D.H. & Weidensaul, T.C. (1991). Element uptake by mycorrhizal soybean from sewage-sludge-treated soil. *Soil Science Society of America Journal* 55: 393-398.
- Lynch, M. & Wipps, J.M. (1990). Substrate Flow in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 129, pp.1-10.
- Martín, A.A. (2011). *Efectos de la inoculación del hongo de micorrización Tuber melanosporum y la rizobacteria Pseudomonas fluorescens en la calidad de la plántula Pinus halepensis*. Universidad Politécnica de Madrid: Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal.
- Martínez, L.B., & Pugnaire, F.I. (2009). *Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos*. Revisado el 17 de noviembre de 2017
In <https://www.ecoagricultor.com/las-micorrizas-los-biofertilizadores-naturales-del-suelo/>
- Marx, D. H. (1980). Ectomycorrhizal fungus inoculations: a tool for improving forestation. [In: *Tropical mycorrhiza research*. (P. Mikola, Ed.)] Oxford: Oxford University Press. pp. 13-71.
- Mikola, P. (1973). Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. [In: *Ectomycorrhizae*. (Marks, G.C., & Kozlowsky, T.T., Eds)] London: Academic Press. pp. 383-411.
- Pardos, J. A. (1962). Estudio sobre micorrizas en pinos. *Anales del Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias* 7: 141-176.
- Parladé, X., Pera, J. & Álvarez, I. F. (1993). Técnicas de inoculación de plantas de repoblación con hongos ectomicorrícicos seleccionados. [In: *congreso forestal español Lourizán 1.993. Ponencias y comunicaciones*.] 3: 385-389.
- Pera, J. & Parladé, J. (2005). Inoculación controlada con hongos ectomicorrícicos en la producción de planta destinada a repoblaciones forestales: estado actual en España. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales* 14(3): 419-433.
- Peredo, H. L., Alonso, O. & Valenzuela, E. (1992). Inoculación micorrízica de *Pinus ponderosa* en el vivero forestal de Juninde los Andes, Argentina. *Ciencia e Investigación Forestal* 6(2): 157-167.
- Renato, M. (2014) *El parásito que se convirtió en aliado*. Revisado el 15 de noviembre de 2017
In <http://www.investigacionyciencia.es/blogs/medicina-y-biologia/53/posts/el-parsito-que-se-convirti-en-aliado-12407>
- Roldan, A., Querejeta, J. I., Albaladejo, J. & Castillo, V. (1997). Efecto combinado de la preparación del suelo y micorrización en el desarrollo de una repoblación con *Pinus halepensis* Mill. en condiciones semiáridas In: *II Congreso Forestal Español, Pamplona (Sociedad Española de Ciencias Forestales)*] pp. 567-572.
- Universidad de Almería. (2017) *Myc-UAL: Micorrizas*. Revisado el 13 de noviembre de 2017 In <https://w3.ual.es/GruposInv/myco-ual/micorr.htm>.
- Varma, A. (1998). *Mycorrhiza Manual*. Barcelona: Ed. Springer Lab Manual.