

CONAMA 2024

CONGRESO NACIONAL DEL MEDIO AMBIENTE

Beneficios de la incorporación de micorrizas en la restauración de agroecosistemas

Un meta-análisis



BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

Autor Principal: José Pablo Viniegra Villanueva (Universidad de Alcalá)

Otros autores: David García de León (Ayuntamiento de Mejorada del Campo); Elena Granda Fernández (Universidad de Alcalá)

CONAMA 2024

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

ÍNDICE

ÍNDICE.....	0
RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	3
III. RESULTADOS.....	6
IV. DISCUSIÓN.....	10
V. CONCLUSIÓN.....	13
BIBLIOGRAFÍA.....	14

RESUMEN

En agosto de 2024 entró en vigor el Reglamento Europeo para la Restauración de la Naturaleza. Se estima que un 80 % de los tipos de hábitat de la Unión Europea están degradados y este reglamento tiene como objetivo restaurar un 20% de estos espacios para el año 2030 (el 100 % para 2050). Por su extensión, la agricultura es la actividad con mayor área de tierras degradadas en la Unión Europea. La degradación de las tierras agrícolas es consecuencia, en gran parte, de la intensificación agrícola y deriva en una pérdida de servicios ecosistémicos. Para paliar estos efectos uno de los artículos más controvertidos del Reglamento impone la necesidad de aumentar la proporción de elementos del paisaje con elevada biodiversidad. Tradicionalmente, estos elementos han sido evaluados sin considerar los componentes edáficos. Sin embargo, existe un creciente número de estudios centrados en los servicios ecosistémicos prestados por los organismos del suelo. Entre ellos destaca el uso de hongos micorrícicos (HM) como herramienta agroecológica. Algunos autores proponen la incorporación de los HM en la agricultura para sustituir aquellas prácticas agrarias nocivas para el medio ambiente sin que la rentabilidad de los cultivos se vea comprometida. Sin embargo, no se ha llegado a un consenso sobre los efectos de los HM en los agroecosistemas. Este trabajo pretende cuantificar, mediante un meta-análisis, las evidencias disponibles sobre los servicios ecosistémicos proporcionados por los HM en los agroecosistemas. En particular, se han recopilado y analizado 2018 observaciones publicadas en 131 artículos científicos. Se compararon los efectos de los HM sobre un amplio abanico de servicios ecosistémicos de aprovisionamiento, regulación y soporte. Para ello, se emplearon distintos escenarios de disponibilidad hídrica y fertilización. Los resultados sugieren que la presencia de HM mejora todos los servicios ecosistémicos evaluados, salvo el servicio de la retención del agua. La mayoría de los servicios evaluados en condiciones de sequía se vieron beneficiados por la presencia de HM, y en condiciones de adición de fertilizantes los HM no tuvieron ningún efecto. De este trabajo, se puede concluir que la incorporación de HM en agroecosistemas contribuye a restaurar diversos servicios ecosistémicos de aprovisionamiento, regulación y soporte.

I. INTRODUCCIÓN

En la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2005) [1] se reportó una degradación de más de un tercio de los ecosistemas y, con ellos, la degradación de un 60% de los servicios ecosistémicos (SE) evaluados. Una de las múltiples causas de degradación de ecosistemas, es el incremento de la agricultura [2].

La agricultura ocupa en torno al 40% de la superficie terrestre habitable [3]. Además, es una de las principales causas de deforestación, fragmentación del hábitat [4], contribuye al 25% de las emisiones de gases de efecto invernadero [5], consume el 70% del agua captada de ríos y aguas subterráneas [6] y es fuente de contaminación de numerosos ecosistemas [7].

Para recuperar estos ecosistemas se recurre, en muchos casos, a la restauración ecológica a través de distintas técnicas [8]. Sin embargo, a pesar de conocer la importancia de las micorrizas en los sistemas terrestres, se suelen ignorar en los planes de gestión del territorio. Por ejemplo, Gianinazzi et al. (2010) [9] analizó 130 de estos planes y solo el 8% de ellos mencionaban a las micorrizas. Por tanto, es necesario entender mejor los servicios ecosistémicos proporcionados

CONAMA 2024

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

por las micorrizas para ser capaces de integrarlas de forma efectiva a los agroecosistemas, mitigando los efectos del cambio global y avanzando hacia una agricultura más sostenible.

Los hongos micorrícicos (HM) residen en la rizodermis y en el córtex de las raíces de las plantas [10]. Las hifas de los hongos se extienden desde las raíces de las plantas hacia el suelo en búsqueda de nutrientes esenciales para el crecimiento de las plantas, como nitrógeno (N) y fósforo (P); y micronutrientes como hierro (Fe), cobre (Cu), manganeso (Mn), etc. La planta recibe del hongo estos nutrientes, y el hongo se beneficia a cambio de carbono y de vitaminas que proporciona la planta hospedadora [11]. Esta interacción varía en función de la disponibilidad de nutrientes en el medio. De esta forma, en suelos ricos en nutrientes, como por ejemplo en suelos con fertilizantes, la planta se vuelve menos dependiente de los HM [12]. Los HM son capaces de colonizar a más de una planta al mismo tiempo, y las plantas son capaces de albergar a varios individuos de HM en sus raíces. De este modo, las micorrizas forman una compleja red interconectando distintos individuos incluso de distintas especies. Se ha demostrado que en esta red común se mueven nutrientes en cantidades suficientemente grandes como para ser significativos a escalas ecosistémicas [12]. Esta relación simbiótica es clasificada como mutualista, pero se ha demostrado que el tipo de relación puede variar dentro de un amplio espectro que va desde el parasitismo hasta el mutualismo y puede cambiar a lo largo de la vida de los individuos implicados, siendo dependiente de los contextos bióticos y abióticos [12,13]. Se trata, por tanto, de redes lo suficientemente complejas como para que la dinámica entre simbioses tenga variaciones en los resultados de cada experiencia o experimento pero, al mismo tiempo es un proceso fundamental que permite el funcionamiento de los ecosistemas terrestres [14]. Sin embargo, a pesar de que puedan existir variaciones en las dinámicas de cada simbiote, se hipotetiza que el efecto neto debe ser favorable.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar, mediante un meta-análisis de la información cuantitativa disponible y relevante, como los HM modifican los servicios ecosistémicos (SE) en los agroecosistemas a través de los efectos que tienen sobre sus plantas hospedadoras y/o su entorno. Para ello se determinó: (1) el tamaño del efecto que tienen los HM sobre los SE, incluyendo los servicios de aprovisionamiento (mejora del producto para la salud humana, y rendimiento agrícola), regulación (efecto amortiguador contra el estrés abiótico, estabilidad del suelo, regulación del clima, y retención del agua) y de soporte (ciclo de los nutrientes, fertilidad del suelo, y producción primaria); (2) si los HM tienen un mayor o menor impacto sobre los SE cuando se encuentran en condiciones de estrés hídrico; y (3) si el efecto los HM sobre los SE varía cuando se fertiliza.

Se espera encontrar que, de forma general, los HM tengan un efecto positivo sobre los distintos grupos de SE. En concreto, se espera que: (1) El tamaño de los efectos de las micorrizas sobre los SE sea variable, pero en todo caso, positivo y significativo respecto al control (sin micorrizas); (2) El efecto de las micorrizas sobre los SE sea más significativo en condiciones de estrés hídrico que en condiciones de suficiencia hídrica, y que (3) El efecto de las micorrizas sobre los SE sea mayor en ausencia de fertilizantes que en presencia de éstos.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

Compilación de datos

Se realizó una búsqueda en Web of Science con la siguiente combinación de palabras contenidas en el título o en el resumen: “mycorrhizal technology” AND “agriculture”. Se optó por esta combinación de palabras como medida para incluir la mayor cantidad y variedad de estudios posibles en el proceso de clasificación y selección. El intervalo de tiempo escogido fue desde el 01/01/1992 hasta el día 24/01/2024. La búsqueda devolvió un total de 1875 artículos. Estos artículos fueron clasificados como “útiles” si cumplían:

- Que los tratamientos incluyesen presencia de micorrizas y ausencia de ellas a modo de control.
- Que los datos cuantitativos presentasen datos de variación.
- Que fuera posible encontrar información cuantitativa sobre alguna de las variables objetivo, listadas en la Tabla 1.

El estricto cumplimiento de estos criterios llevó a una selección de artículos que, de forma mayoritaria, tratan sobre experimentos llevados a cabo en condiciones de invernadero, porque es difícil asegurar controles no micorrizados en condiciones de campo [12].

Una vez clasificados los artículos, se extrajo la información cuantitativa de aquellos útiles. Únicamente se extrajo la información relativa a las variables objetivo. También fueron extraídas las variables que permitían clasificar las distintas condiciones abióticas del experimento como los niveles de irrigación o de fertilización (considerados posteriormente como moderadores).

Se construyó una base de datos donde se recopiló la siguiente información: la referencia del artículo de donde fueron extraídos los datos, el nombre científico de la planta hospedadora, el nombre científico del hongo micorrícico, el nombre de la variable objetivo (Tabla 1), la unidad de medición de la variable, la media del tratamiento con micorrizas, la media del tratamiento control, la variación del tratamiento de micorrizas, la variación del tratamiento control, el tipo de variación, el tamaño de la muestra, la forma de inoculación, el país del estudio, y los datos de los tratamientos cruzados con sus unidades. En total, se recolectó información de 135 artículos diferentes, resultando en 2018 observaciones (Figura 1).

Las variables objetivo se relacionaron con un efecto sobre la planta o sobre su entorno, y este efecto con un servicio ecosistémico, tal y como sugieren de Bello et al. (2010) [15] y Castro-Díez et al. (2019) [16]. Para agrupar los diferentes servicios ecosistémicos, se utilizó como criterio la clasificación de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio (2005) [1]. Se omitieron los servicios culturales debido a su baja representatividad en la literatura. Para evaluar los servicios de aprovisionamiento nos centramos en el rendimiento agrícola y la mejora de la calidad de las plantas para la salud humana. Para los servicios de regulación se definieron la estabilidad del suelo, la retención del agua, la regulación del clima y la resistencia de las plantas al estrés abiótico. Para los servicios de soporte se seleccionaron la producción primaria, el ciclo de los nutrientes y la fertilidad del suelo.

CONAMA 2024

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

Se consideró como estrés hídrico aquellas condiciones que fueron así descritas en los experimentos y aquellas con una capacidad de campo menor al 30 %. Solo se reportaron condiciones de estrés hídrico alto en los servicios de regulación, por lo que solo se hicieron comparaciones dentro de esta categoría. Para las condiciones de fertilización alta, se seleccionaron aquellos valores que fueron descritos como valores altos de fertilización, o aquellas concentraciones mayores a 100 mg/kg de N, P o NPK. Solo se reportaron condiciones de adición de fertilizantes en los servicios de aprovisionamiento, por lo que solo se hicieron comparaciones dentro de esta categoría.

Tabla 1: Relación de variables con los SE (MEA, 2005). Se indican los tres grandes grupos, los servicios ecosistémicos (SE) dentro de cada uno de ellos, la variable objetivo, el proceso que relaciona con los SE y el signo del efecto sobre los SE.

Evaluación de Ecosistemas del Milenio					Evaluación de Ecosistemas del Milenio							
(grupos de SE)	SE	Proceso relacionado	Variable relacionada (variable objetivo)	Signo del efecto	(grupos de SE)	SE	Proceso relacionado	Variable relacionada (variable objetivo)	Signo del efecto			
Aprovisionamiento	Mejora de la calidad de las plantas para la salud humana	Acumulación de sustancias beneficiosas para el ser humano en cultivos	Contenido de nutrientes (C, Ca, Cu, Fe, K, Mg, Mn, N, Na, P) en parte consumible de la planta	+	Resistencia de las plantas al estrés abiótico	Efecto amortiguador contra el estrés abiótico	Contenido de carotenos	+				
			Rendimiento	+			Actividad de catalasa (CAT)	+				
			Rendimiento de producción de fruta	+			Actividad de peroxidasa (POD)	+				
	Rendimiento agrícola	Producción	Peso de la fruta en seco	+			Actividad de superóxido dismutasa (SOD)	+				
			Peso del fruto en fresco	+			Ascorbato peroxidasa (APX)	+				
			Volumen del fruto	+			Contenido de malondialdehído	-				
			Número de frutos	+			Contenido de H ₂ O ₂	-				
							Contenido de H ₂ O ₃	-				
							Contenido de OH ⁻	-				
Soporte	Producción primaria	Fotosíntesis	Clorofila a	+			Regulación	Estabilidad del suelo	Prevención de la erosión	Contenido de O ₂ ⁻	-	
			Clorofila b	+						Número de raíces laterales	+	
			Total de clorofila	+						Complejidad radicular	+	
			Tasa fotosintética (PN)	+						Densidad radicular	+	
			Eficiencia fotosintética	+						Densidad de pelos radiculares	+	
			NDVI	+						Longitud radicular	+	
					Superficie radicular	+						
	Ciclo de los nutrientes	Movilización de los nutrientes	Absorción de nutrientes	Rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II	+	Retención del agua				Transpiración	Área de la hoja	-
	Fertilidad del suelo	Acumulación de nutrientes	Cantidad de nutrientes en el suelo (C, N, P, K)		+							
								Resistencia estomática	+			
					Regulación del clima	Acumulación subterránea de carbono	Biomasa radicular	+				

Análisis de datos

Tamaño del efecto

Los análisis y las representaciones gráficas se hicieron según los métodos de García de León et al. (2021) [17]. Con el paquete “metafor” [18] en R.studio 4.3.0. se transformaron todas las formas de variación a desviación estándar (SD) y con la función `escalc()` se calculó, para cada observación, la “diferencia de medias estandarizas” (DME) y su varianza. Posteriormente, se multiplicó la DME por el signo del efecto de cada variable objetivo. Se utiliza la DME porque se trata de una medida que estandariza medias de distintas unidades teniendo en cuenta la variabilidad dentro de cada grupo (control y con micorrizas).

Modelos de meta-análisis

Se ajustó un modelo mixto con la función `rma.mv()` del paquete `metafor`. Los factores fijos fueron “servicio ecosistémico” y “condiciones de estrés”, y se especificó una interacción entre ambos factores. El factor aleatorio fue el identificador del artículo. Además, se ajustó otro modelo mixto con el factor fijo “grupo de servicio ecosistémico” con el identificador del artículo como factor aleatorio con el propósito de tener también una visión general del meta-análisis al nivel de los tres grupos de SE. Se realizaron dos modelos para evitar redundancia estadística ya que la variable de “servicio ecosistémico” está anidada dentro de “grupo de servicio ecosistémico” Para calcular la significancia de los moderadores se utilizó el estadístico Q_M y para calcular la heterogeneidad de los estudios se utilizó el parámetro I^2 . Una I^2 alta justifica la presencia de moderadores en el modelo. Un valor alto de Q_M indica que los moderadores explican una gran cantidad de la heterogeneidad observada.

Sesgo de publicación

Una de las limitaciones al hacer conclusiones a partir de un meta-análisis, es el posible sesgo de publicación. Este sesgo supone que los artículos con resultados positivos tienden a ser publicados con mayor frecuencia que aquellos con resultados negativos o no significativos [19]. Para determinar la presencia de este sesgo en la base de datos, se llevó a cabo una prueba de regresión de la asimetría del diagrama de embudo según una modificación de la prueba de Egger [20]. Esta prueba analiza la asimetría presente en un gráfico de embudo en donde se representa en el eje de las X el tamaño de los efectos y en el eje de las Y la inversa de la varianza del tamaño de los efectos tal y como sugieren Peters et al (2008) [21]. En la ausencia de sesgo de publicación, el gráfico de embudo debería mostrar una simetría y una mayor dispersión del tamaño de los efectos en estudios con tamaños muestrales pequeños [20]. Este análisis se llevó a cabo con la función `regtest()` del paquete `metafor` de RStudio 4.3.0. Para corregir la asimetría encontrada se utilizó el método de “*trim and fill*” con la función `trimfill()` la cual devuelve una estimación de los estudios necesarios para compensar el sesgo de publicación [22]. Dichos estudios fueron imputados a la base de datos y se volvieron a calibrar los modelos multinivel. Finalmente se volvieron a ejecutar las pruebas de sesgo de publicación para comprobar que el sesgo había sido corregido (Figura 1). Fueron necesarias 366 observaciones imputadas por el método *trim and fill* para corregir el sesgo de publicación.

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

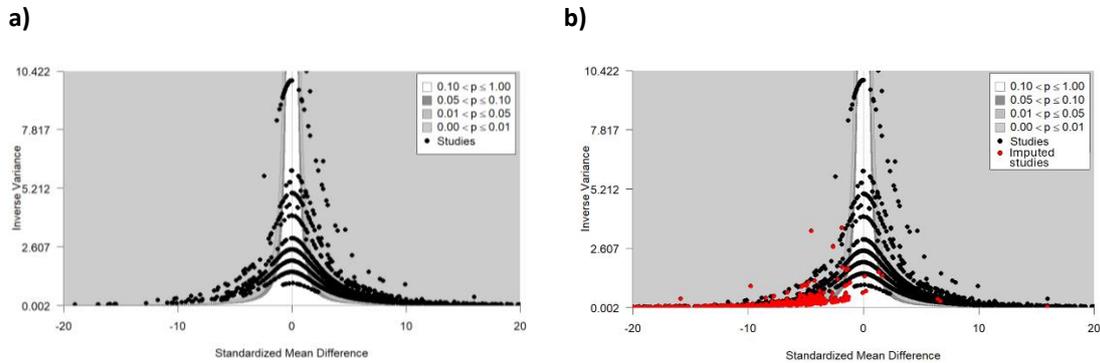


Figura 1: Gráficos de embudo de meta-análisis antes de corregir el sesgo de publicación (a) y después de corregirlo donde se muestran en rojo las observaciones imputadas por las estimaciones del método *trim and fill* (b). En ambos gráficos, la escala de grises en los que se encuentran los puntos indica la significancia del estudio, siendo más significativas las áreas más oscuras que las más claras.

III. RESULTADOS

Descripción de la base de datos

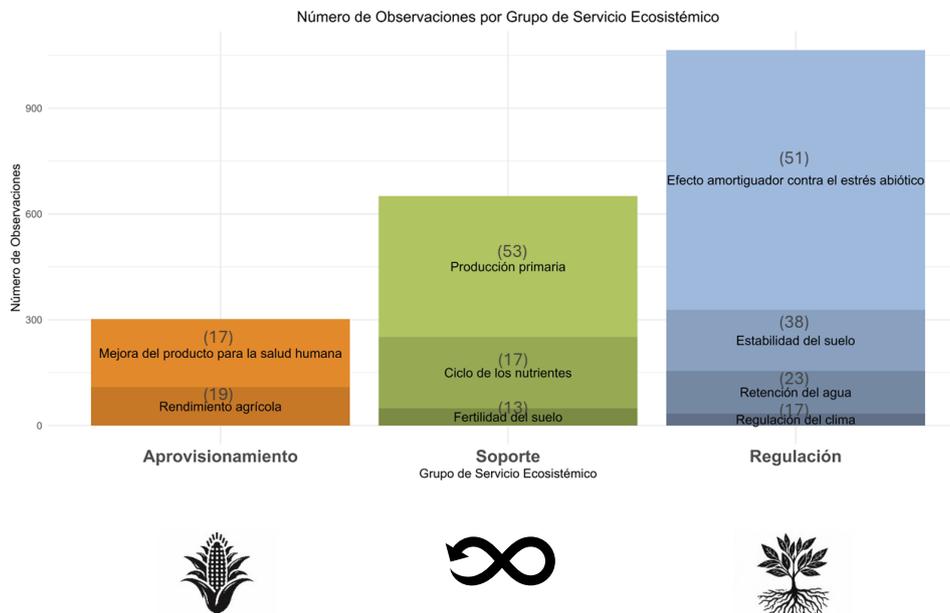


Figura 2. Número de Observaciones por Servicio Ecosistémico: Representación gráfica del número de observaciones analizadas, categorizadas según el grupo de servicios ecosistémicos al que corresponde la variable objetivo, y ordenadas en cada columna de menor a mayor número de observaciones. Entre paréntesis se muestra el número de artículos publicados incluidos en cada caso.

CONAMA 2024

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

Se analizaron un total de 131 artículos, correspondientes a 20 países distintos y un total de 2018 observaciones. El grupo de servicio ecosistémico más representado por la inclusión de variables objetivo fue el de regulación (1065), posteriormente el de soporte (651), y finalmente el de aprovisionamiento (302) (Figura 2). Se incluyeron los géneros de hongos micorrícicos arbusculares: *Clareideoglossum*, *Funneliformis*, *Acaulospora*, *Diversispora*, *Glomus*, *Rhizophagus*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Paraglomus* y *Rhizoglossum*. De todas las observaciones, 1850 corresponden a condiciones de invernadero y 168 a condiciones de campo.

Efecto de los HM sobre los servicios ecosistémicos

a) Efectos generales

Considerando todos los SE juntos, con el sesgo de publicación corregido, los resultados mostraron que en 1557 las micorrizas tuvieron un mayor efecto respecto al control, en 769 observaciones el control (ausencia de micorrizas) tuvo un mayor efecto sobre los SE respecto al tratamiento con micorrizas, y en 58 observaciones tuvieron un efecto similar (Tabla 2).

Tabla 2. Conteo de observaciones: Se muestra el número de observaciones en donde el efecto de los hongos micorrícicos tiene un menor, mayor o similar efecto sobre los servicios ecosistémicos respecto al control con el sesgo de publicación sin corregir y corregido.

	Nº estudios originales	Nº estudios originales + trim and fill
HM<Control	411	769
HM>Control	1549	1557
HM = Control	58	58

El análisis a nivel de grupo de servicio ecosistémico (Figura 3) reveló que los HM tienen un efecto positivo y muy significativo sobre los tres grupos de SE ($QM_3 = 859$, $p < 0.01$ y $QE_{2381} = 18860$, $p < 0.01$). Se registró una alta heterogeneidad ($I^2 = 75\%$), lo cual sugiere que la mayoría de la heterogeneidad no se explica por error de muestreo. Los SE con mayor tamaño del efecto fueron los servicios de soporte, después los de aprovisionamiento y por último los de regulación.

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

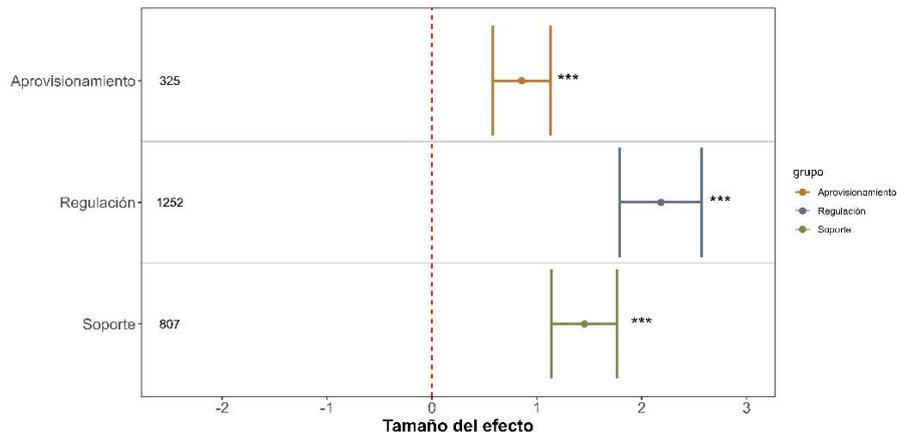


Figura 3. Efecto de los HM sobre los grupos de SE: Se muestra el tamaño del efecto que tienen los HM sobre los grupos de SE, teniendo en cuenta todas las observaciones registradas (indicadas a la derecha del eje Y). En el eje de las X se representa la media del tamaño del efecto (diferencia de medias estandarizadas) \pm 95% IC. Medias positivas representan que el efecto de los HM sobre el factor del moderador del eje Y es mejor respecto al control. Los asteriscos a la derecha de las barras representan la significancia del efecto según el siguiente código de significancia, siendo más significativo el efecto a mayor número de asteriscos: $p < 0$ '***' | $p < 0.001$ '**' | $p < 0.01$ '*' | $p < 0.05$ '.' | $p < 0.1$ "ns"

b) Efecto de los HM sobre los servicios ecosistémicos en distintas condiciones abióticas

El análisis a nivel de SE en distintas condiciones abióticas (*Figura 4*) reveló que, de forma general, los HM tienen un efecto positivo y significativo sobre las distintas categorías dentro de cada SE ($QM_{15} = 1616$, $p < 0.01$ y $QE_{2369} = 17911$, $p < 0.01$). Se registró una alta heterogeneidad ($I^2=94\%$), lo cual sugiere que la mayoría de la heterogeneidad no se explica por error de muestreo.

El efecto de los HM sobre los servicios ecosistémicos de aprovisionamiento (mejora de la calidad de los cultivos para la salud humana y rendimiento agrícola) fue positivo y muy significativo, lo cual sugiere que estos servicios se ven beneficiados por la micorrización. Todos los servicios de regulación (efecto amortiguador contra el estrés abiótico, estabilidad del suelo, regulación del clima y retención del agua) fueron positivos y muy significativos, a excepción de la retención del agua, que presentó un efecto negativo. El efecto de los HM sobre los servicios ecosistémicos de soporte (ciclo de nutrientes, fertilidad del suelo, y producción primaria) fue positivo y altamente significativo.

En condiciones de estrés hídrico, en general los HM mejoraron los SE de regulación (color negro en el apartado de estrés hídrico de la *Figura 4*). El efecto amortiguador contra el estrés abiótico fue levemente significativo y negativo, la retención del agua levemente significativa y positiva (mucho mejor efecto que en condiciones sin estrés hídrico), y la estabilidad del suelo muy significativa y positiva incluso más que en condiciones sin estrés abiótico. Esto sugiere que en condiciones de estrés hídrico la estabilidad del suelo se vio más incrementada por la presencia de HM que en condiciones sin estrés abiótico, que hubo una mayor retención del agua en condiciones de estrés abiótico, y que el efecto amortiguador contra el estrés abiótico no mejoró en condiciones de estrés hídrico.

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

En presencia de fertilizantes, los SE de aprovisionamiento se vieron afectados negativamente de forma marginalmente significativa por la presencia de HM (color negro en el apartado de fertilizantes de la *Figura 4*). El resultado para los SE de rendimiento agrícola y de la mejora del producto para la salud humana no fue significativo, lo que sugiere que el beneficio de los HM sobre estos servicios se vio anulado por la presencia de fertilizantes.

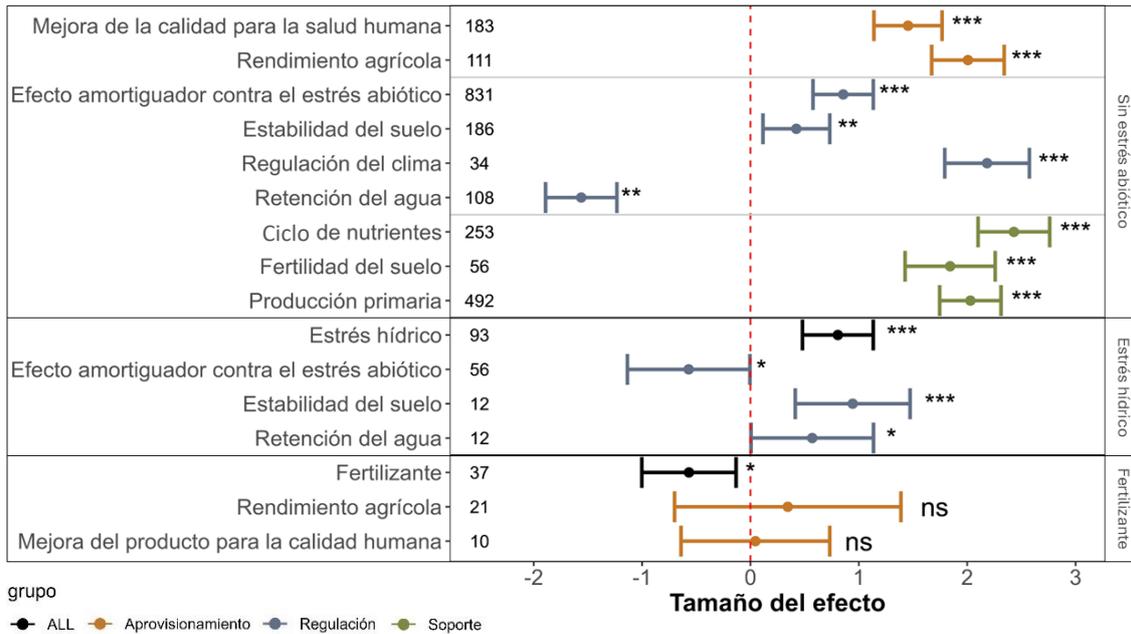


FIGURA 4. Efecto de los HM sobre los SE en distintas condiciones abióticas (sin estrés abiótico ni fertilizantes, con estrés hídrico y con fertilizantes): Se muestra el tamaño del efecto que tienen los HM sobre los SE, teniendo en cuenta todas las observaciones registradas (indicadas a la derecha del eje Y). En el eje de las X se representa la media del tamaño del efecto (diferencia de medias estandarizadas) \pm 95% IC. Medias positivas representan que el efecto de los HM sobre los moderadores relacionados en el eje Y, es mejor respecto al control. Los asteriscos a la derecha de las barras representan la significancia del efecto según el siguiente código de significancia, siendo más significativo el efecto a mayor número de asteriscos: $p < 0$ '***' | $p < 0.001$ '**' | $p < 0.01$ '*' | $p < 0.05$ '.' | $p < 0.1$ "ns"

IV. DISCUSIÓN

Efecto de los HM sobre los servicios ecosistémicos en ausencia y presencia de estrés nutricional

De forma general, y según lo esperado, los resultados sugieren que los HM tienen un efecto positivo y significativo sobre los SE en agroecosistemas. Estos resultados concuerdan con otras revisiones como la de Gianinazzi et al. (2010) [9], en donde se resumen algunos SE de los HM en agroecosistemas, con Hawkins et al. (2023) [23] donde se incluye la importancia de las micorrizas en el secuestro de carbono en agroecosistemas y con Augé (2001) [24] donde se revisan los efectos de las micorrizas sobre distintas variables relacionadas con el agua. Los efectos significativos (tanto positivos como negativos) de los HM sobre los SE, se deben a que en presencia de HM hay un incremento de las variables beneficiosas para la planta hospedadora, o para el entorno y/o una disminución de las variables perjudiciales para los mismos.

Las micorrizas benefician a las plantas a través de varios mecanismos. Uno muy significativo es aumentando la capacidad de absorción de las raíces a través de las hifas [12] que se extienden ocupando un gran volumen y permiten explorar una mayor superficie de suelo, aumentando así la absorción de nutrientes y de agua por parte de la planta. Este hecho tiene implicaciones sobre la mayoría de los SE evaluados. Al aumentar la absorción de nutrientes, además de contribuir al ciclo de nutrientes (servicio de soporte), se incrementa también la mejora de productos para la salud humana en los cultivos (servicio de aprovisionamiento), como ocurre, por ejemplo, con la acumulación de zinc [25]. Al mismo tiempo, una mayor absorción de agua se traduce en un mayor uso de ésta por parte de la planta, aumentando la tasa de transpiración e incidiendo negativamente sobre la retención del agua en el suelo (servicio de regulación) [26]. Además, la mejora producida en la nutrición y en el estado hídrico de las plantas, podría ser la causa del incremento en sus tasas fotosintéticas incidiendo positivamente sobre la producción primaria (SE de soporte) y el rendimiento agrícola (SE de aprovisionamiento) al aumentar su capacidad para producir aquellas partes comercializadas de la planta.

Las micorrizas también son capaces de aumentar la producción de fitohormonas [12]. Este mecanismo nos puede ayudar a explicar resultados como las diferencias observadas entre la retención del agua en distintos niveles de disponibilidad hídrica. Los resultados muestran que, en condiciones de estrés hídrico, el efecto de los HM sobre la retención del agua es ligeramente positivo, mientras que, en condiciones de suficiencia hídrica, es negativo y significativo. Se sabe que los HM en condiciones de estrés hídrico aumentan la eficiencia del uso del agua (EUA) de su planta hospedadora [24]. La EUA se define como la relación entre fotosíntesis y conductancia estomática (g_s). La EUA está relacionada con la eficiencia estomática, pues cada vez que se abren los estomas para adquirir CO_2 , se pierde agua [26]. Se ha observado que, en condiciones de estrés hídrico, las micorrizas inducen la producción de fitohormonas como el ácido abscísico (ABA), el cual regula o reduce la g_s [27] permitiendo así un aumento de la eficiencia del uso del agua. A nivel ecosistémico, esta inducción en la producción de ABA conduce a una reducción de la transpiración y finalmente a una mayor retención del agua en condiciones de estrés hídrico respecto a las condiciones de suficiencia hídrica [27].

Otro mecanismo que tiene influencia sobre los efectos de las micorrizas en los SE es el incremento de la biomasa radicular ocasionada directamente por la presencia de los hongos en

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

las raíces. Existen estudios que han determinado que los HM pueden contribuir hasta en un 20% de la biomasa de las raíces micorrícicas [28]. Dado que el carbono que reciben los HM proviene principalmente de sus plantas hospedadoras, se trata de carbono atmosférico que está siendo fijado en el suelo, contribuyendo así a la regulación del clima. Autores como Hawkins et al. (2023) han estimado que el carbono anual que ingresan los HM arbusculares asociados a plantas herbáceas equivale al 5% de las emisiones de carbono producidas en el año 2021. Esta estimación considera plantas herbáceas de cultivo y silvestres, siendo más del doble la aportación de las plantas silvestres. La agricultura ocupa en torno a un 40% de la superficie terrestre habitable y en gran medida carece de elementos silvestres y de heterogeneidad en el paisaje [3], por lo que, de asegurarse una micorrización de los agroecosistemas a través de la incorporación de elementos naturales, se podría contribuir a un mayor porcentaje de fijación de carbono.

Las micorrizas también reducen el índice mitótico en los ápices de las raíces produciendo un enlentecimiento en su crecimiento, estimulando una mayor iniciación de raíces laterales [12]. Esto provoca un incremento en la complejidad de la arquitectura radicular ayudando a sujetar las partículas del suelo contribuyendo a la estabilidad del suelo [9]. Otros procesos que pueden ayudar a la estabilidad del suelo son la extensión de la propia hifa que también ayuda a sujetar las partículas del suelo, y la cantidad de glomalina en el suelo. La glomalina es una glicoproteína que exudan los HM del filo *Glomeromycota* (del cual forman parte los HMA) y cuyas propiedades contribuyen a la estabilidad de los agregados del suelo [29]. Estas dos últimas variables no se consideraron en este estudio por ausencia de suficientes datos. Nuestros resultados muestran que las micorrizas mejoran la estabilidad del suelo tanto en condiciones de suficiencia hídrica como en estrés hídrico. En ambientes secos, las plantas tienden a aumentar la biomasa de su parte subterránea respecto a su parte aérea como aclimatación para afrontar estas condiciones [26]. De esta forma, las raíces se extienden en búsqueda de agua que suministran a la parte aérea. Los resultados sintetizados sugieren que las micorrizas mejoran netamente la capacidad de las plantas para aumentar su biomasa subterránea en condiciones de estrés hídrico repercutiendo positivamente en la estabilidad del suelo, y probablemente sobre otros SE de forma indirecta, mediante los efectos positivos que puede tener esta aclimatación en la fisiología de la planta.

El aumento de la sequía, la contaminación del suelo, la salinidad y la radiación ultravioleta son factores abióticos que aumentan la formación de especies reactivas del oxígeno (ROS), incluyendo el superóxido (O_2^-), el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), y el radical hidroxilo ($\cdot OH$), las cuales causan estrés oxidativo dañando las células vegetales [30]. El daño de las ROS es mitigado por enzimas antioxidantes como el superóxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), la peroxidasa (POD) y la ascorbato peroxidasa (APX), encargándose cada una de neutralizar diferentes ROS [31]. Se sabe que, a lo largo de las diferentes etapas de colonización de los HM, se altera la expresión de muchos genes de la planta, estando algunos de ellos relacionados con la síntesis de enzimas antioxidantes [12]. El aumento de la concentración de estas enzimas tiene un efecto positivo sobre el efecto amortiguador contra el estrés abiótico protegiendo a las plantas del estrés oxidativo. En un contexto de cambio climático, donde los distintos escenarios indican un aumento de las temperaturas [32], y con ello un aumento del estrés oxidativo, los HM pueden ser una herramienta para invertir en la resiliencia de los agroecosistemas. En condiciones de estrés hídrico, nuestros resultados sugieren que los HM tienen un efecto ligeramente negativo sobre el efecto amortiguador contra el estrés abiótico. En condiciones de estrés hídrico, donde hay una mayor cantidad de estrés oxidativo, la planta necesita más enzimas antioxidantes para proteger sus tejidos. Sin embargo, es necesario recopilar nuevas evidencias para determinar el

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

efecto sobre este servicio ecosistémico en condiciones moderadas de estrés hídrico y descartar que el patrón observado se deba o lleve al detrimento del resto de los SE en condiciones de estrés hídrico.

Los resultados muestran que en presencia de altas cantidades de fertilizantes el efecto de los HM sobre los SE evaluados es nulo. Esto sugiere que los HM inhiben su actividad en presencia de fertilizantes [12]. Cuando la planta hospedadora tiene acceso a una gran cantidad de nutrientes disponibles, pierde la simbiosis con los HM, porque no hay necesidad de ceder azúcares al HM para obtener los nutrientes que necesita [33]. Para comprender de mejor manera esta simbiosis, podemos entenderla como una negociación entre la planta y el HM, en donde se cumplen las leyes de la oferta y la demanda. Cuando en el medio los nutrientes que necesita la planta son limitantes, el HM “cede” estos nutrientes a cambio de una mayor cantidad de azúcares, y cuando los nutrientes son abundantes, se ceden los nutrientes por una cantidad menor de azúcares [34]. De esta forma cuando los nutrientes son muy abundantes a causa de la presencia de fertilizantes, la simbiosis con los HM no supone una ventaja competitiva para la planta.

Uso de los HM en agricultura y restauración de agroecosistemas

El incremento de la agricultura es una de las causas principales de la pérdida de biodiversidad [2], y con ello la pérdida de SE, resultando en agroecosistemas degradados. Uno de los objetivos de la restauración de ecosistemas es recuperar el funcionamiento de los espacios degradados [35] recuperándose así los SE. Los HM podrían utilizarse como herramienta en la restauración de agroecosistemas degradados para lograr los objetivos de recuperar la funcionalidad del sistema [36]. En la restauración de ecosistemas los HM pueden ser implementados a través de la inoculación directa sobre las plantas hospedadoras, técnica que en muchos casos contribuye al éxito de una revegetación [37]. En agroecosistemas se podría facilitar la presencia de una red de micorrizas formada por individuos de HM nativos a través de elementos naturales (como setos), los cuales tienen un efecto positivo sobre los SE [17]. Los resultados de este estudio fundamentan la necesidad de incorporar de forma adecuada los HM a los agroecosistemas para una mejora de los SE.

Cuando un espacio está degradado por el uso de fertilizantes, la restauración del ecosistema consiste en limitar la cantidad de éstos que ingresan al sistema [38]. El uso de micorrizas en agroecosistemas puede sustituir el uso de fertilizantes [39], los cuales tienen un impacto muy significativo y negativo sobre el medio ambiente, como por ejemplo deteriorando el suelo y sus comunidades edáficas, o eutrofizando las aguas (in situ y ex situ) [7]. Además, se estima que debido a que los fosfatos son recursos cada vez más limitados, el precio de los fertilizantes va a crecer significativamente, por lo que su uso dejará de ser viable tanto ambiental como económicamente [40]. La aplicación de HM en la agricultura podría ser una solución a estos problemas [39]. A diferencia de los fertilizantes, los HM no solo benefician la productividad y calidad de los cultivos, sino que, tal y como sugieren estos resultados, también benefician a los SE. El uso de fertilizantes podría estar privándonos de los beneficios que los HM tienen sobre los SE. Todavía existen una serie de retos que superar para poder incorporar los HM a la agricultura comercial como 1) mejorar el entendimiento científico sobre los HM y los factores que modifican su relación con su planta hospedadora, 2) la aceptación de los HM como alternativa a los fertilizantes sintéticos por parte de los agricultores o 3) la identificación de métodos que demuestren consistencia en su eficacia [39].

Limitaciones del estudio

Este estudio está sujeto a una serie de limitaciones. La más importante es que debido a la dificultad de establecer controles efectivos que aseguren la ausencia de micorrizas en condiciones de campo, la mayoría de los estudios considerados en este meta-análisis fueron elaborados en condiciones de invernadero. Es necesario desarrollar más investigación sobre los efectos de los HM sobre su entorno desde un enfoque que considere a las micorrizas como redes y no solo como una asociación entre dos individuos [41]. Con la información disponible, este meta-análisis mide el efecto aislado que tiene la asociación de los HM sobre una planta hospedadora. Los efectos que pueden tener las micorrizas sobre los SE pueden ser diferentes al aumentar el grado de complejidad de las interacciones. De hecho, ésta es una de las principales limitaciones en el estudio de las micorrizas a escalas ecosistémicas [30]. Aumentar el grado de complejidad supone considerar más individuos interconectados, de diferentes especies, morfologías y edades, en mayores extensiones y diferentes interacciones bióticas y abióticas. Estos resultados ofrecen una primera aproximación para determinar las contribuciones aisladas de los HM a los SE en un contexto de agroecosistemas, y una segunda aproximación considerando la interacción de dos factores abióticos (disponibilidad hídrica y niveles de fertilización).

Otra limitación es que la mayoría de los estudios utilizan variedades comerciales de HM, las cuales no son nativas en todo el mundo. Es necesario investigar los efectos que tienen los HM sobre los SE a través de la implementación de elementos naturales que faciliten su presencia.

V. CONCLUSIÓN

Los resultados muestran que en los agroecosistemas el efecto de los HM sobre los SE es positivo en casi todos los casos; que en condiciones de estrés hídrico el tamaño del efecto es mayor (salvo el efecto amortiguador contra el estrés abiótico) y que la fertilización inhibe su efecto. En este estudio se muestra como las micorrizas podrían ofrecer una alternativa en la gestión agraria ya que contrarrestan algunos de los impactos negativos de la agricultura sobre el medio ambiente. Dado que es necesario, centrar nuestros esfuerzos en minimizar los impactos negativos que generan las actividades antrópicas sobre el medio, este meta-análisis pone en evidencia que las micorrizas nos ofrecen una posibilidad para hacer una transición hacia una cultura de gestión regenerativa, mejorando los servicios prestados por los agroecosistemas.

BIBLIOGRAFIA

- [1] Mooney, H. A. (n.d.). Panel de la Evaluación de Ecosistemas del Milenio 1.
- [2] Clark, M., & Tilman, D. (2017). Comparative analysis of environmental impacts of agricultural production systems, agricultural input efficiency, and food choice. *Environmental Research Letters*, 12(6). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6cd5>
- [3] Uso de la tierra en la agricultura según las cifras | Alimentación y agricultura sostenibles | Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (n.d.). Retrieved October 26, 2024, from <https://www.fao.org/sustainability/news/detail/es/c/1279267/>
- [4] Ramankutty, N., & Foley, J. A. (1999). Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4), 997–1027. <https://doi.org/10.1029/1999GB900046>
- [5] Tubiello, F. N., Salvatore, M., Córdor, R. D., Ferrara, A., Rossi, S., Biancalani, R., Federici, S., Jacobs, H., & Flammini, A. (1990). Agriculture, Forestry and Other Land Use Emissions by Sources and Removals by Sinks Working Paper Series. www.fao.org/publications
- [6] Molden, D. (David), International Water Management Institute., & Comprehensive Assessment of Water Management in Agriculture (Program). (2007). *Water for food, water for life : a comprehensive assessment of water management in agriculture*. Earthscan.
- [7] Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., Schlesinger, W. H., Tilman, D. G., & Tilman, D. G. (1997). Technical Report: Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Sources and Consequences. In VITOUSEK ET AL. *Ecological Applications* (Vol. 7, Issue 3).
- [8] Neuenkamp, L., Prober, S. M., Price, J. N., Zobel, M., & Standish, R. J. (2019). Benefits of mycorrhizal inoculation to ecological restoration depend on plant functional type, restoration context and time. *Fungal Ecology*, 40, 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.05.004>
- [9] Gianinazzi, S., Gollotte, A., Binet, M. N., van Tuinen, D., Redecker, D., & Wipf, D. (2010). Agroecology: The key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. In *Mycorrhiza* (Vol. 20, Issue 8, pp. 519–530). <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0333-3>
- [10] Martin, F. M., & van der Heijden, M. G. A. (2024). The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. In *New Phytologist*. John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/nph.19541>
- [11] Martin, F. M., Uroz, S., & Barker, D. G. (2017). Ancestral alliances: Plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria. In *Science* (Vol. 356, Issue 6340). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.aad4501>
- [12] Smith, S. E., & Read, D. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*, Third Edition. *Mycorrhizal Symbiosis*, Third Edition, 1–787. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>
- [13] Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N., & Ubanhowar, J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

- mycorrhizal fungi. In *Ecology Letters* (Vol. 13, Issue 3, pp. 394–407).
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01430.x>
- [14] Markovchick, L. M., Carrasco-Denney, V., Sharma, J., Querejeta, J. I., Gibson, K. S., Swaty, R., Uhey, D. A., Belgara-Andrew, A., Kovacs, Z. I., Johnson, N. C., Whitham, T. G., & Gehring, C. A. (2023). The gap between mycorrhizal science and application: existence, origins, and relevance during the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. In *Restoration Ecology* (Vol. 31, Issue 4). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/rec.13866>
- [15] de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., da Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- [16] Castro-Díez, P., Vaz, A. S., Silva, J. S., van Loo, M., Alonso, Á., Aponte, C., Bayón, Á., Bellingham, P. J., Chiuffo, M. C., DiManno, N., Julian, K., Kandert, S., La Porta, N., Marchante, H., Maule, H. G., Mayfield, M. M., Metcalfe, D., Monteverdi, M. C., Núñez, M. A., ... Godoy, O. (2019). Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services. *Biological Reviews*, 94(4), 1477–1501. <https://doi.org/10.1111/brv.12511>
- [17] García de León, D., Rey Benayas, J. M., & Andivia, E. (2021). Contributions of Hedgerows to People: A Global Meta-Analysis. In *Frontiers in Conservation Science* (Vol. 2). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2021.789612>
- [18] Viechtbauer, W. (2010). Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software*, 36(3), 1–48. <https://doi.org/10.18637/JSS.V036.I03>
- [19] Begg, C. B., & Mazumdar, M. (1994). Operating Characteristics of a Rank Correlation Test for Publication Bias (Vol. 50, Issue 4). <https://www.jstor.org/stable/2533446>
- [20] Egger, M., Smith, G. D., Schneider, M., & Minder, C. (1997). Bias in meta-analysis detected by a simple, graphical test. *British Medical Journal*, 315(7109), 629–634. <https://doi.org/10.1136/bmj.315.7109.629>
- [21] Peters, J. L., Sutton, A. J., Jones, D. R., Abrams, K. R., & Rushton, L. (2008). Contour-enhanced meta-analysis funnel plots help distinguish publication bias from other causes of asymmetry. *Journal of Clinical Epidemiology*, 61(10), 991–996. <https://doi.org/10.1016/j.jclinepi.2007.11.010>
- [22] Duval, S., & Tweedie, R. (2000). Trim and Fill: A Simple Funnel-Plot-Based Method of Testing and Adjusting for Publication Bias in Meta-Analysis. *Biometrics*, 56(2), 455–463. <https://doi.org/10.1111/J.0006-341X.2000.00455.X>
- [23] Hawkins, H. J., Cargill, R. I. M., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., Soudzilovskaia, N. A., & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. In *Current Biology* (Vol. 33, Issue 11, pp. R560–R573). Cell Press. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
- [24] Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1), 3–42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

- [25] Cavagnaro, T. R. (2008). The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review Timothy R. Cavagnaro. <https://doi.org/10.1>
- [26] Stuart Chapin, F., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2012). Principles of terrestrial ecosystem ecology. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, 1–529. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9/COVER>
- [27] Ouledali, S., Ennajeh, M., Ferrandino, A., Khemira, H., Schubert, A., & Secchi, F. (2019). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the control of stomata functioning by abscisic acid (ABA) in drought-stressed olive plants. *South African Journal of Botany*, 121, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.10.024>
- [28] Bethlenfalvai, G. J., Bayne, H. G., & Pacovsky, R. S. (1983). Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: The effect of phosphorus on host plant-endophyte interactions. *Physiologia Plantarum*, 57(4), 543–548. <https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.1983.TB02783.X>
- [29] Wright, S. F., & Upadhyaya, A. (1998). A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi.
- [30] Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. In *Ecology Letters* (Vol. 7, Issue 8, pp. 740–754). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00620.x>
- [31] Irfan, M., Ahmad, A., & Hayat, S. (2014). Effect of cadmium on the growth and antioxidant enzymes in two varieties of Brassica juncea. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 21(2), 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2013.08.001>
- [32] Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Ha, M. (2023). IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. (P. Arias, M. Bustamante, I. Elgizouli, G. Flato, M. Howden, C. Méndez-Vallejo, J. J. Pereira, R. Pichs-Madruga, S. K. Rose, Y. Saheb, R. Sánchez Rodríguez, D. Ürge-Vorsatz, C. Xiao, N. Yassaa, J. Romero, J. Kim, E. F. Haites, Y. Jung, R. Stavins, ... C. Péan, Eds.). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- [33] Sheldrake, M., Rosenstock, N. P., Mangan, S., Revillini, D., Sayer, E. J., Olsson, P. A., Verbruggen, E., Tanner, E. V. J., Turner, B. L., & Wright, S. J. (2018). Responses of arbuscular mycorrhizal fungi to long-term inorganic and organic nutrient addition in a lowland tropical forest. *ISME Journal*, 12(10), 2433–2445. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0189-7>
- [34] Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C. R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M., Bago, A., Palmer, T. M., West, S. A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J., & Bücking, H. (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044), 880–882. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>
- [35] Van Andel, J., & Aronson, J. (2012). *Restoration Ecology: The New Frontier: Second Edition*. *Restoration Ecology: The New Frontier: Second Edition*, 1–381. <https://doi.org/10.1002/9781118223130>

BENEFICIOS DE LA INCORPORACIÓN DE MICORRIZAS EN LA RESTAURACIÓN DE AGROECOSISTEMAS: UN META-ANÁLISIS.

- [36] Turnau, K., & Haselwandter, K. (2002). Arbuscular mycorrhizal fungi, an essential component of soil microflora in ecosystem restoration. *Mycorrhizal Technology in Agriculture*, 137–149. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8117-3_12
- [37] Maltz, M. R., & Treseder, K. K. (2015). Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: A meta-analysis. *Restoration Ecology*, 23(5), 625–634. <https://doi.org/10.1111/rec.12231>
- [38] Ehrenfeld, J. G., & Toth, L. A. (1997). Restoration ecology and the ecosystem perspective. In *Restoration Ecology* (Vol. 5, Issue 4, pp. 307–317). Blackwell Publishing Inc. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00544.x>
- [39] Fester, T., & Sawers, R. (2011). Progress and challenges in agricultural applications of arbuscular mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(5), 459–470. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.605741>
- [40] Brunelle, T., Dumas, P., Souty, F., Dorin, B., & Nadaud, F. (2015). Evaluating the impact of rising fertilizer prices on crop yields. *Agricultural Economics (United Kingdom)*, 46(5), 653–666. <https://doi.org/10.1111/agec.12161>
- [41] Van Der Heijden, M. G. A., & Horton, T. R. (2009). Socialism in soil? the importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6), 1139–1150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01570.x>