

INFLUENCIA DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE MAÍZ RAZA CHOCOCITO BLANCO, BAJO ESTRÉS POR ANEGAMIENTO Y POR SEQUÍA, EN COLOMBIA

INFLUENCE OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE TRADITIONAL MAIZE RACE CHOCOCITO BLANCO, UNDER WATERLOGGING AND DROUGHT STRESS.

Nilsen Lasso-Rivas^{1*}, María Elena Caicedo-Riascos¹, Diana Katherine Cabezas-Cortes¹

¹Programa de Agronomía, Universidad del Pacífico, Kilómetro 13 vía al Aeropuerto El Triunfo, Buenaventura, Colombia. Correo-e: deys.t@hotmail.com, dianakcc2@gmail.com

*Autor para correspondencia. Correo-e: nileonard@yahoo.com,

RESUMEN

Se evaluó la influencia de los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) en plantas de maíz raza "chococito" tipo "blanco" sometidas a estrés por anegamiento y sequía. El ensayo consistió en evaluar bajo condiciones controladas, el efecto de tres niveles humedad del suelo, sequía severa (20% de la capacidad de campo de la maceta), condición normal (100% de capacidad de campo) y anegamiento (presencia permanente de película de agua en la superficie de la maceta), y dos condiciones de inoculación con HMA (-HMA inóculo esterilizado y +HMA inóculo vivo) en el crecimiento de plantas de maíz chococito blanco cultivadas en macetas plásticas, con ocho repeticiones por tratamiento para un total de 48 plantas. Después de 90 días se midieron las variables la altura, número de hojas, peso seco, área

foliar y porcentaje de colonización de raíces. Los resultados muestran que en general las plantas colonizadas por HMA presentaron mayor tolerancia a los efectos negativos causados por ambos tipos de estrés abiótico. Estos resultados dan soporte a la idea de difundir la implementación del uso de micorrizas entre los agricultores de la región Pacífica como una estrategia para mejorar el desempeño de sus cultivos frente al estrés abiótico.

Palabras clave: Simbiosis micorrízica, estrés abiótico, Pacífico colombiano, maíz tradicional.

ABSTRACT

The influence of the arbuscular mycorrhizal fungi (AM) on the traditional maize race chococito "white" response to

waterlogging and drought stress was evaluated in a greenhouse pot experiment. The essay consisted in evaluating the effects of three soil moisture conditions, severe drought (20% of the field capacity of the pot), optimal moisture condition (100% field capacity) and waterlogging (permanent presence of water film in the surface of the pot), and two conditions of inoculation with HMA (inoculum-sterilized and non-sterilized) on plant growth; with eight repetitions for a total of 48 plants. After 90 days, morphometric and physiological variables as well as the percentage of root colonization were recorded. The results show that in general, plants colonized by AM showed high tolerance to the negative effects caused by both types of abiotic stress. These results support the idea of encouraging the implementation of the use of mycorrhizae by farmers in the Pacific region, as a strategy to improve the performance of their crops against abiotic stress.

Key words: *Mycorrhizal symbiosis, drought, Colombian Pacific, traditional maize.*

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es un cereal consumido por millones de personas y es considerado un componente esencial de la seguridad alimentaria mundial (Boomsma & Vyn, 2008). En la región Pacífica de Colombia se cultiva ampliamente una variedad de maíz denominada “chococito” la cual es considerada como una raza primitiva (Hernández, 1985), esta planta constituye una fuente importante de alimento para las comunidades campesinas, afrodescendientes e indígenas (Chinguachi & García, 2013).

El estrés abiótico es uno de los factores que más limita la productividad agrícola en todo el mundo. Entre los tipos de estrés abiótico, el estrés por sequía es uno de los más importantes (Zhu *et al.*, 2012). El estrés por sequía puede causar una gran disminución en el rendimiento de los cultivos en regiones áridas y semiáridas, aunque también la sequía estacional (en particular las resultantes del fenómeno de El Niño) provoca graves pérdidas en los cultivos

como el maíz en las regiones afectadas (Logroño & Lothrop, 1997). En regiones tropicales y subtropicales las lluvias estacionales prolongadas causan pérdidas severas en los cultivos, el exceso de agua produce condiciones anóxicas del suelo, subsecuentemente las raíces de las plantas sufren de hipoxia o anoxia (Gambrell & Patrick, 1978). El maíz es muy sensible al anegamiento especialmente durante las primeras etapas del desarrollo vegetativo, en etapas más tardías del ciclo del cultivo, las plantas de maíz pueden tolerar anegamiento durante períodos de hasta una semana (Lafitte, 1993).

La relación simbiótica entre hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) y las raíces de las plantas superiores está ampliamente establecida, se considera que entre el 70-90% de las plantas terrestres la presentan (Schüssler *et al.*, 2001). Los HMA contribuyen significativamente a la nutrición y crecimiento de las plantas (Azcón *et al.*, 1996; Augé, 2001; Liu *et al.*, 2007), en algunos cultivos como el maíz, se ha encontrado que esa simbiosis puede incrementar la productividad (Sylvia *et al.*, 1993). La simbiosis HMA también puede incrementar la resistencia de las plantas a condiciones ambientales drásticas, especialmente al estrés por sequía (Smith & Read, 2008). La contribución de la simbiosis micorrízica a la tolerancia a la sequía se debe a la combinación de efectos físicos, nutricionales, fisiológicos y celulares (Aroca *et al.*, 2008; Miransari, 2010). En comparación con la cantidad de investigaciones realizadas sobre los efectos de las micorrizas en plantas bajo estrés por sequía, son pocas las realizadas en relación a estrés por anegamiento (Entry *et al.*, 2002).

Uno de los impactos del cambio climático en la agricultura será la disminución en el rendimiento de los cultivos a causa de una mayor incidencia fenómenos de estrés abiótico, los modelos climáticos predicen el incremento en la incidencia de eventos climáticos extremos (IPCC, 2007). En el caso colombiano, las proyecciones en cuanto a la precipitación para el período 2011- 2070

indican que habrá lugares en la región Pacífica donde la precipitación anual podría aumentar, y otros en los que podría disminuir en casi un 15% del valor del período 1971-2000 (Arango *et al.*, 2012). Estos pronósticos implican que los cultivos de maíz chococito de la región Pacífica se verán sometidos a un incremento en la incidencia de eventos de estrés por anegamiento y sequía, lo que muy probablemente ejercerá un efecto negativo en el rendimiento de los cultivos de maíz en una de las regiones más pobres de Colombia; por tanto, es necesario explorar mecanismos que permitan mejorar el desempeño del cultivo de maíz chococito sometido a esos dos tipos de estrés abiótico. El objetivo de la presente investigación fue el de evaluar la influencia de los HMA en el crecimiento de las plantas de maíz chococito sometidas a estrés por anegamiento y sequía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

La sub raza de maíz chococito empleada para este ensayo fue la denominada “blanco”, la semilla fue seleccionada a partir de mazorcas sanas y de buen tamaño provenientes de cultivos de la vereda Citronela, Buenaventura D.E, Valle del Cauca, Colombia.

Diseño experimental y tratamientos de sequía

El trabajo fue realizado en condiciones de invernadero en el vivero experimental del programa de Agronomía de la Universidad del Pacífico, Buenaventura D.E. Colombia; ubicado entre 03°49'49.02" N y 77°00'26.98" O y 17 m de altitud.

El experimento se realizó utilizando macetas plásticas de 4.5 kg. Se utilizó un diseño completamente al azar con ocho repeticiones en un arreglo factorial 3 x 2, correspondiendo a tres niveles de humedad del suelo: sequía severa (20% de la capacidad de campo de la maceta),

condición normal (100% de capacidad de campo) y anegamiento (presencia permanente de película de agua en la superficie de la maceta), y dos condiciones de inoculación con HMA (inóculo esterilizado (-HMA) e inóculo vivo (+HMA)) para un total de 48 plantas. Para la determinación del contenido de agua a capacidad de campo se utilizó el protocolo descrito por (García *et al.*, 2003), una vez determinados los porcentajes de humedad del suelo se calcularon los volúmenes de agua equivalentes al 20% de la capacidad de campo del suelo, valor que correspondían a condición de sequía intensa (García *et al.*, 2003), para el tratamiento de anegamiento se taponaron los orificios de desagüe de la maceta de manera que el suelo permaneciera saturado de agua.

Se sembraron diez semillas en cada maceta, estas contenían una mezcla 1:1 de arena y suelo previamente esterilizada en autoclave durante 90 minutos (las características químicas del suelo se presentan en el Cuadro 1). Dos semanas después de la germinación se ralearon todas las macetas y se dejó una sola plántula por maceta. Los tratamientos se comenzaron a aplicar 30 días después de la siembra y las plantas fueron cosechadas a 90 días después de la siembra. Las plantas crecieron bajo un régimen de temperatura que estuvo en un rango de 21.8 a 42.2 °C, con una humedad relativa que estuvo entre 31% y 99%. La luminosidad a medio día sobre el dosel se registró mediante el uso de un Quantum Light Meter Fildscout® los resultados mostraron que la luminosidad al interior del invernadero se mantuvo en promedio de 210 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Inoculación micorrízica

La infección micorrízica fue establecida mediante la adición al suelo de 120 g del inóculo comercial MICORRIZAS M.A. SAFER® (este inóculo contiene una mezcla de fragmentos raíces colonizadas, micelios y esporas). El procedimiento consistió en hacer un hoyo en el centro de la maceta adicionar el inóculo y mezclar con el

suelo. Las plántulas del control recibieron la misma cantidad de inóculo previamente esterilizado en autoclave por 90 minutos. En el momento de la siembra las semillas se pusieron en contacto directo con el inóculo.

Cuadro 1. Características químicas del suelo empleado en el ensayo de plantas de maíz chococito blanco colonizadas con HMA y sometidas a estrés por sequía y anegamiento, en Colombia.

Determinación analítica	Unidad	Valor
pH		5.58
Conductividad eléctrica	dS/m	0.62
Materia orgánica	%	3.05
Fósforo disponible	mg/kg	9.9
Azufre disponible	mg/kg	9.25
Capacidad de intercambio catiónico	cmol/k g	9.41
Hierro disponible	mg/kg	181.2

Análisis de crecimiento

El número de hojas y la altura de las plantas se midieron cada 15 días por 90 días. Tres meses después de la siembra las plantas fueron cosechadas y divididas en hojas tallos y raíces. Las hojas fueron fotografiadas y el área foliar se determinó utilizando el software Image J[®]. Las diferentes partes de las plantas se empacaron en bolsas de papel y se secaron a 70°C durante 48 horas al horno, para después determinar el peso seco y calcular los índices de crecimiento área foliar específica (AFE) (división del área foliar entre el peso seco de la hoja) y razón de área foliar (RAF) (división del área foliar entre el peso seco de la planta).

Determinación del porcentaje de colonización de las raíces

Durante la cosecha se tomó una muestra de la raíz (1-2 g) de cada plántula. Las muestras de raíces se lavaron y se aclararon en una solución de KOH, posteriormente se acidificaron en HCl y se tiñeron con azul de tripano (0.05%) en glicerol ácido (Robertson *et al.*, 1999). Las muestras procesadas se examinaron bajo

microscopio y el porcentaje de colonización HMA se calculó según el método de Sieverding *et al.* (1991).

Análisis estadístico

Se utilizó el software R-2.15.1 para realizar el análisis estadístico, el nivel de significancia se fijó en 0.05. Se realizaron pruebas de ANOVA para determinar diferencias significativas entre los tratamientos. Se empleó la prueba HSD de Tukey para probar las diferencias entre las medias. Los porcentajes de colonización de la raíz se transformaron para lograr la normalidad y cumplir con los supuestos de los análisis estadísticos paramétricos. Para la evaluación de la colonización de las raíces se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de crecimiento

Los registros de la altura de las plantas muestran que el desarrollo de estas fue similar durante el primer mes tanto para plantas inoculadas como no inoculadas, la tendencia continuó igual aún después de aplicar los tratamientos de sequía y anegamiento. A partir del día 60 se comenzaron a identificar tres grupos conformados por tratamientos con alturas similares: el primero conformado por las plantas micorrizadas tanto en condición de anegamiento como a 100% CC (capacidad de campo), dichas plantas presentaron las mayores alturas. En el segundo grupo, de alturas intermedias, se observaron en las plantas micorrizadas en sequía y no micorrizadas a 100% de capacidad de campo; el tercer grupo, con las menores alturas, lo conformaron las plantas no micorrizadas tanto en anegamiento como en sequía. Dichos grupos se mantuvieron hasta la última medición, en la cual desaparece el tercer grupo pues se observó una separación entre los dos tratamientos de estrés, siendo las plantas de sequía las que presentaron la menor altura (Figura 1).

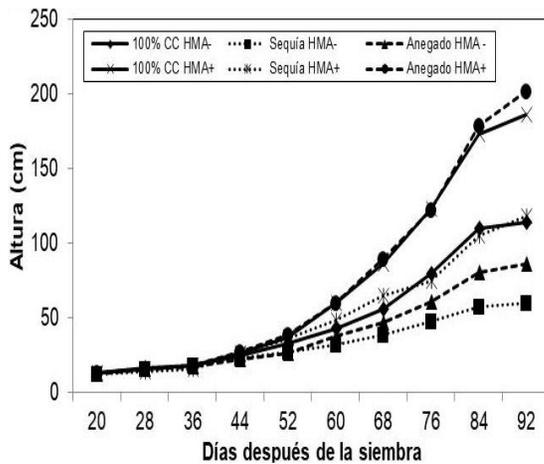


Figura 1. Curva de crecimiento de las plantas de maíz chococito blanco colonizadas con HMA y sometidas a estrés por sequía y anegamiento, en Colombia.

Efectos en las variables morfométricas y fisiológicas

Los resultados del análisis de varianza mostraron que hubo diferencias significativas entre tratamientos HMA para todas las variables evaluadas, igual sucedió para los tratamientos de humedad del suelo (Cuadro 2). La prueba de comparación múltiple de medias de Tukey muestra que en general, las plantas micorrizadas tenían mayor número de hojas, altura, área foliar,

peso seco de raíz, peso seco total. Resultados similares fueron reportados para un ensayo con maíz chococito en la región Pacífica colombiana, en dicho estudio la aplicación de 150 gramos de micorrizas del género *Glomus* a plantas de maíz chococito causó un aumento en el tamaño y la producción del cultivo (Vega & Mosquera, 2011). El efecto positivo de los HMA en la variable área foliar se reporta para experimentos conducidos por Vega y Mosquera (2011). Las plantas micorrizadas tuvieron en promedio valores más pequeños que las plantas no micorrizadas para los índices área foliar específica (AFE) y razón de área foliar (RAF) (Figura 2). El AFE es una medida del grosor de la hoja y / o la densidad del tejido foliar (baja AFE indica hojas gruesas o densas), la RAF es una medida de la superficie fotosintética con relación a la masa total de la planta, estos resultados indican que las plantas micorrizadas tuvieron hojas más gruesas que las no colonizadas y una menor superficie fotosintética en relación a la biomasa. Los resultados arriba descritos demuestran el efecto positivo de la inoculación micorrizica en las plantas de maíz chococito blanco, muy probablemente debido a una mejora en la adquisición de fósforo (Roveda & Polo, 2007; Ruiz *et al.*, 2012), esta afirmación soportada por los resultados del análisis de suelo que indica bajos niveles de fósforo (Cuadro 1).

Cuadro 2. Resumen de los resultados del ANOVA para los efectos de HMA y niveles de humedad del suelo en plantas de maíz "Chococito blanco", en Colombia.

Parámetro	HMA			Agua			HMA: Agua		
	gl	F	Pr(>F)	gl	F	Pr(>F)	gl	F	Pr(>F)
Número de hojas	1	107.65	2.3e-12 ***	2	24.95	1.6e-07 ***	2	9.57	0.00046 ***
Altura	1	110.29	1.7e-12 ***	2	31.09	1.4e-08 ***	2	7.64	0.0017 **
Peso seco Raíz	1	65.36	1.3e-09 ***	2	27.09	6.6e-08 ***	2	7.42	0.002 **
Peso seco Total	1	60.27	3.4e-09 ***	2	17.67	4.5e-06 ***	2	1.18	0,32
Área foliar	1	22.31	2.1 e-16 ***	2	31.12	1.4e-08 ***	2	8.69	0.00083 ***
AFE	1	27.83	6.5e-06 ***	2	8.73	0.00081 ***	2	1.55	0,22
RAF	1	33.98	1.2e-06 ***	2	7.09	0.0025 **	2	2.51	0,09

HMA= Hongos Micorrizicos Arbusculares; AFE= área foliar específica; RAF= razón de área foliar.

En cuanto a los tratamientos de humedad del suelo, las plantas crecidas a 100% de capacidad de campo tuvieron mayor peso seco que las plantas de sequía y anegamiento ($P= 0.001$), pero no hubo diferencia significativa entre estos últimos tratamientos ($P= 0.5$). Para la variable altura las plantas, las de humedad 100% fueron más altas que las de anegamiento ($P= 0.036$) y estas últimas más altas que las de sequía ($P= 0.000$). Igual comportamiento se encontró para el número de hojas ($P= 0.000$ y $P= 0.028$). De manera similar, las plantas de 100% CC presentaron mayor área foliar que las plantas de sequía y anegamiento ($P=0.000$), pero no hubo diferencia significativa entre estos dos tratamientos ($P=0.106$). En cuanto a los índices de crecimiento RAF y AFE las plantas sometidas a estrés presentaron valores más altos que las del control, pero no hubo diferencias significativas entre estas ($P= 0.867$). Estos resultados muestran que las plantas sometidas a estrés tuvieron hojas más delgadas y mayor superficie fotosintética en relación a la biomasa.

La interacción entre los tratamientos indica que las plantas inoculadas con micorrizas y sometidas a tratamientos de estrés tenían mayor peso seco que aquellas sometidas a estrés pero no micorrizadas, llama la atención que el tratamiento con el valor más bajo en las plantas inoculadas (sequía) es igual al valor más alto de las plantas no micorrizadas (100% CC) (Figura 2). El patrón anteriormente descrito se repite para la variable área foliar. Estudios similares mostraron una disminución del efecto negativo que causa el estrés por sequía en el área foliar de plantas cuando estas son colonizadas por HMA (Dell'Amico *et al.*, 2002). Con relación a la variable altura, las plantas micorrizadas al 100% CC y las de anegamiento eran más altas que las de sequía, estas últimas tenían alturas similares a las plantas del tratamiento 100% de humedad, pero no micorrizadas (Figura 2). En las plantas no micorrizadas los tratamientos de estrés causaron la disminución en el número de hojas (Figura

2). Otro aspecto interesante es que para los índices RAF y AFE no existen diferencias significativas entre los tratamientos de humedad de suelo cuando las plantas están micorrizadas (Figura 2). Estos resultados concuerdan con los reportados por Dell'Amico *et al.* (2002) en ensayos en plantas de tomate, en los que se demuestra que la micorrización provoca cambios sustanciales en el crecimiento de las plantas y generan un aumento en la biomasa total, tanto en condiciones de buen abastecimiento hídrico como de sequía. Algunos investigadores explican el efecto positivo de las micorrizas en plantas bajo estrés por anegamiento como un posible efecto de la producción de fitohormonas estimuladoras de crecimiento como resultado de la asociación micorrízica (Ruiz-Sánchez *et al.*, 2016).

Porcentaje de colonización de las raíces

El inoculo micorrízico utilizado causó la colonización de las raíces en todas las plantas del tratamiento +HMA, cabe mencionar que también hubo presencia de estructuras fúngicas en las raíces de algunas de las plantas inoculadas con el inoculo esterilizado lo que indica algo de contaminación. Las plantas del tratamiento de sequía presentaron un promedio de colonización igual a 78% mientras que las de los tratamientos control y anegamiento mostraron porcentajes de colonización de 65.8% y 61.2% respectivamente (Figura 3), sin embargo, la prueba de Kruskal-Wallis indica que estos porcentajes no son estadísticamente diferentes ($P= 0.13$). Usualmente el estrés por sequía tiene efectos en la tasa de colonización de hongos HMA, estos efectos pueden ser positivos, negativos, o neutros. Como ejemplos de efectos positivos se tienen los de Zhao *et al.* (2015) quienes reportan para un ensayo con plantas de maíz, que aquellas sometidas a sequía del 40% de capacidad de campo presentaron tasas de colonización de HMA más altas que las plantas bien regadas, resultados similares son reportados por Birhane *et al.* (2013). En contraste Zhu *et al.*

(2011 y 2012) reportan la disminución en la tasa de colonización en plantas de maíz sometidas a sequía. El aumento en la tasa de colonización podría darse como resultado de los cambios en la estructura de poros y aireación del suelo a causa del riego bajo condiciones de sequía lo que beneficiaría el desarrollo de las micorrizas (Zhao *et al.*, 2015). Así mismo, la sequía podría aumentar la colonización HMA si los niveles de fósforo

de la planta disminuyen debido a la disminución en las tasas de difusión de fósforo o la baja capacidad de captación de este (Augé, 2001). Bajos valores de colonización micorrízica en plantas en anegamiento usualmente se explican, como resultado del incremento en producción de aerénquima en la raíz en detrimento del tejido cortical donde ocurre la simbiosis (Liao & Lin, 2001; Vallino *et al.*, 2014).

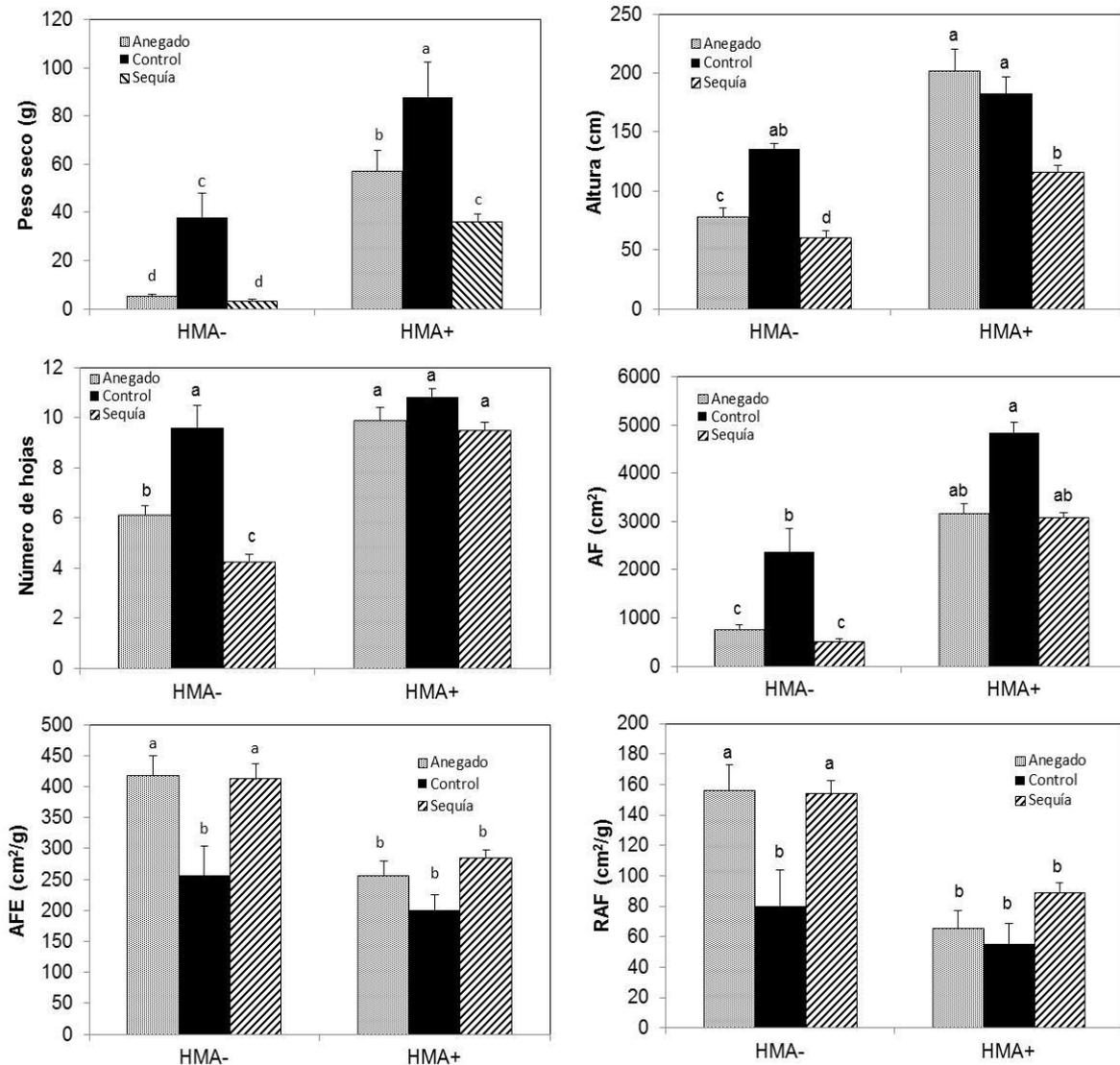


Figura 2. Efectos de los factores HMA y nivel de humedad de suelo en los parámetros de crecimiento de plántulas de maíz chococito blanco, 3 meses después de la siembra. Cada valor es la media \pm ES. Medias con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0.005$, prueba post-ANOVA Tukey). La barra rotulada "control" equivale al nivel de 100% de capacidad de campo del suelo.

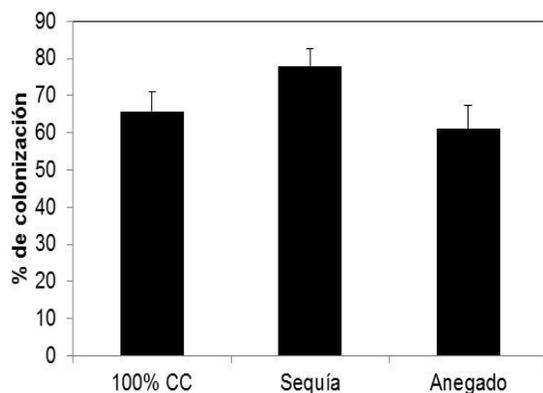


Figura 3. Porcentaje de colonización de las raíces de las plantas de maíz chococito blanco sometidas a diferentes niveles de humedad del suelo (100% de capacidad de campo, sequía, anegamiento). Cada valor es la media \pm ES.

CONCLUSIONES

Los resultados de la presente investigación mostraron que el establecimiento de la simbiosis micorrízica ayuda a las plantas de maíz chococito blanco a tolerar los efectos negativos causados por el estrés por anegamiento y por sequía.

Estos resultados dan soporte a la idea de estimular la implementación del uso de micorrizas por los agricultores de la región Pacífica, como una estrategia para mejorar el desempeño de sus cultivos frente al estrés abiótico, teniendo en cuenta el inminente incremento en la incidencia de dichos eventos debido al cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean brindar sus más sinceros agradecimientos al Programa de Agronomía de la Universidad del Pacífico Buenaventura D.E., por el apoyo irrestricto que brindó al proyecto sin el cual no podría haberse realizado.

LITERATURA CITADA

Arango, C., J. Dorado, D. Guzmán, & J. Ruíz. 2012. Cambio Climático más probable para Colombia a lo largo del siglo XXI respecto al clima presente. Subdirección de Meteorología-IDEAM.

Aroca R., M. del Mar Alguacil, P. Vernieri, & J.M. Ruiz-Lozano. 2008. Plant responses to drought stress and exogenous ABA application are modulated differently by mycorrhization in tomato and an ABA-deficient mutant (*Sitiens*). *Microbial Ecology* 56: 704-719.

Augé, R.M. 2001. *Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis*. *Mycorrhiza* 11(1): 3-42.

Azcón, R., M. Gomez, & R. Tobar. 1996. *Physiological and nutritional responses by Lactuca sativa L. to nitrogen sources and mycorrhizal fungi under drought conditions*. *Biology and Fertility of soils* 22(1): 156-161.

Birhane, E., F. J. Sterck, F. Bongers, & T.W. Kuyper. 2013. *Arbuscular mycorrhizal impacts on competitive interactions between Acacia etbaica and Boswellia papyrifera seedlings under drought stress*. *Journal of Plant Ecology* 7(3): 298-308.

Boomsma, C. R., & T. J. Vyn. 2008. *Maize drought tolerance: potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis?* *Field Crops Research* 108(1): 14-31.

Chinguachi, D., M. & García. 2013. *Diagnóstico de maíces criollos de Colombia*. Grupo Semillas 50: 1-30.

Dell'Amico, J., P. Rodríguez, A. Torrecillas, A. Morte, & M.D.J Sánchez-Blanco. 2002. *Influencia de la micorrización en el crecimiento y las relaciones hídricas de plantas de tomate sometidas a un ciclo de sequía y recuperación*. *Cultivos Tropicales* 23(1).

- Entry J.A., P.T. Rygielwicz, L.S. Watrud, & P.K. Donnelly. 2002. *Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas*. *Adv. Environ. Res.* 7:123-138.
- García P., M. Puppo, R. Hayashi, & P. Morales. 2003. *Metodología para determinar los parámetros hídricos de un suelo a campo*. Facultad de agronomía, Departamento de Suelos y Agua. Universidad de la República Uruguay.
- Gambrell, R. P., & W.H. Patrick Jr. 1978. *Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments*. *Plant life in anaerobic environments* 1: 375-423.
- HERNANDEZ, C. 1985. Maize and man in the greater southwest. *Economic Botany* 39(4): 416-430.
- IPCC. 2007. Summary for Policymakers. In: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (Eds.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 7-22.
- Liu, A., C. Plenchette, & C. Hamel. 2007. *Soil nutrient and water providers: how arbuscular mycorrhizal mycelia support plant performance in a resource limited world*. In: Hamel, C., & C. Plenchette, (Eds.), *Mycorrhizae in Crop Production*. Haworth Food & Agricultural Products Press, Binghamton, NY, pp. 37-66.
- Lafitte, H.R. 1993. *Identificación de problemas en la producción de maíz tropical*. Guía de campo. México, D.F., CIMMYT.
- Liao, C-T & C-L Lin. 2001. *Physiological adaptation of crop plants to flooding stress*. *Proc Natl Sci Counc Repub China B* 25: 148-157.
- Logroño, M.L. & J.E. Lothrop. 1997. *Impact of drought and low nitrogen on maize production in South Asia*. In: Edmeades, G.O., M. Bänziger, H.R. Mickelson, and C.B. Peña-Valdivia (Eds.), *Developing Drought and Low-N Tolerant Maize*, CIMMYT, El Batán, Mexico, pp 39-43.
- Miransari M. 2010. *Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress*. *Plant Biology* 12: 563-569.
- Robertson, G.P., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, & P. Sollins. 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press.
- Roveda, G., & C. Polo. 2007. *Mecanismos de adaptación de maíz asociado a Glomus spp. en suelos con bajo fósforo disponible*. *Agronomía colombiana* 25(2): 349-356.
- Ruiz S.M., P.R. Polón, B. Vázquez Del Llano, H.Y. Muñoz, O.N. Cuéllar, & J.M. Ruiz-Lozano. 2012. *La simbiosis micorrizica arbuscular en plantas de arroz (Oryza sativa L.) sometidas a estrés hídrico: Parte I. Mejora la respuesta fisiológica*. *Cultivos Tropicales* 33(4): 47-52.
- Ruiz-Sánchez, M., Y. Muñoz-Hernández, J.M. Dell-Amico-Rodríguez, J. Simó-González, & J.A. Cabrera-Rodríguez. 2016. *Evaluación de diferentes cepas de micorrizas arbusculares en el desarrollo de plantas de arroz (Oryza sativa L.) en condiciones inundadas del suelo*. *Cultivos Tropicales* 37(4): 67-75.
- Schüssler A., D. Schwarzott, & C. Walker. 2001. *A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution*. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- Smith S.E., & D.J. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd Edition. Academic Press, London.
- Sieverding, E., J. Friedrichsen, & W. Suden. 1991. *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical*

agrosystems. Sonderpublikation der GTZ (Germany).

Sylvia, D.E., L.C. Hammond, J.M. Bennet, J.H. Hass, S.B. Linda. 1993. *Field response of maize to a VAM fungus and water management*. Agron. J. 85: 193-198.

Vega H.V.Y. & B.M. Mosquera. 2011. *Evaluación de la efectividad de las micorrizas vesículo-arbusculares nativas sobre el desarrollo vegetativo y la producción de maíz chococito cultivado en suelos de vocación minera, en la cuenca alta del río San Juan, Chocó, Colombia*. Bioetnia 8 (2): 187-194.

Vallino, M., V. Fiorilli, & P. Bonfante. 2014. *Rice flooding negatively impacts root branching and arbuscular mycorrhizal colonization, but not fungal viability*. Plant, Cell Environ. 37:557-572.

Zhao, R., W. Guo, N. Bi, J. Guo, L. Wang, J. Zhao, & J. Zhang. 2015. *Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (Zea mays L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress*. Applied Soil Ecology 88: 41-49.

Zhu, X. C., F.B. Song, & S.Q. Liu. 2011. *Arbuscular mycorrhiza impacts on drought stress of maize plants by lipid peroxidation, proline content and activity of antioxidant system*. J Food Agric Environ 9(2): 583-587.

Zhu, X.C., F.B. Song, S.Q. Liu, T.D. Liu, & X. Zhou. 2012. *Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of Zea mays L. under drought stress*. Plant Soil Environ 58(4): 186-191.