



Revisar

Interacciones beneficiosas entre plantas y microbios y tolerancia al estrés en el maíz

Saroj Burlakoti , Ananta R. Devkota, Shital Poudyal y Amita Kaundal *



Departamento de Plantas, Suelos y Clima, Facultad de Agricultura y Ciencias Aplicadas, Universidad Estatal de Utah, Logan, UT 84332, EE. UU.; saroj.burlakoti@usu.edu (SB); ananta.devkota@usu.edu (ARD); shital.poudyal@usu.edu (ES)

* Correspondencia: amita.kaundal@usu.edu

Resumen: Los microbios beneficiosos son cruciales para mejorar la adaptación y el crecimiento de los cultivos bajo diversas tensiones. Mejoran la absorción de nutrientes, mejoran las respuestas inmunitarias de las plantas y las ayudan a tolerar tensiones como la sequía, la salinidad y el calor. El potencial de rendimiento de cualquier cultivo está significativamente influenciado por sus microbiomas asociados y su potencial para mejorar el crecimiento en diferentes entornos estresantes. Por lo tanto, es crucial y apasionante comprender los mecanismos de las interacciones entre plantas y microbios. El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los principales alimentos básicos en todo el mundo, junto con el trigo y el arroz. El maíz también es un cultivo industrial a nivel mundial y aporta el 83% de su producción para su uso en las industrias de piensos, almidón y biocombustibles. El maíz requiere una importante fertilización con nitrógeno para lograr un crecimiento y rendimiento óptimos. Las plantas de maíz son muy susceptibles al estrés por calor, salinidad y sequía y requieren métodos innovadores para mitigar los efectos nocivos del estrés ambiental y reducir el uso de fertilizantes químicos. Esta revisión resume nuestra comprensión actual de las interacciones beneficiosas entre las plantas de maíz y microbios específicos. Estos microbios beneficiosos mejoran la resistencia de las plantas al estrés y aumentan la productividad. Por ejemplo, regulan el transporte de electrones, regulan negativamente la catalasa y regulan positivamente los antioxidantes. También revisamos el papel de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) en la mejora de la tolerancia al estrés en el maíz. Además, exploramos la aplicación de estos microbios en la producción de maíz e identificamos importantes lagunas de conocimiento que deben abordarse para utilizar plenamente el potencial de los microbios beneficiosos.

Palabras clave: estrés abiótico y biótico; microbios beneficiosos; tolerancia al estrés; maíz; rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR); HMA; micorriza



Cita: Burlakoti, S.; Devkota, AR;

Poudyal, S.; Kaundal, A. Beneficioso

Interacciones y estrés entre plantas y microbios

Tolerancia en el maíz. *Aplica. Microbiol.* 2024, 4,

1000–1015. <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol4030068>

applmicrobiol4030068

Editora Académica: Sabina Fiján

Recibido: 4 de junio de 2024

Revisado: 18 de junio de 2024

Aceptado: 20 de junio de 2024

Publicado: 25 de junio de 2024



Copyright: © 2024 por los autores.

Licenciario MDPI, Basilea, Suiza.

Este artículo es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los términos y

condiciones de los Creative Commons

Licencia de atribución (CC BY)

(<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introducción

El maíz (*Zea mays* L.), junto con el trigo y el arroz, es uno de los principales alimentos básicos en todo el mundo, con una producción global de 1147,7 millones de toneladas métricas en 2020 [1]. El maíz ha adquirido importancia como cultivo industrial a escala mundial, y el 83% de su producción se destina a las industrias de piensos, almidón y biocombustibles. Entre los 125 países en desarrollo, aproximadamente 75 consideran el maíz un cultivo básico, contribuyendo al 70% de la producción mundial de maíz procedente de estas naciones [2]. El maíz es un cultivo hambriento de nitrógeno que requiere una cantidad significativa de fertilización con nitrógeno para lograr un crecimiento y rendimiento óptimos, particularmente durante sus etapas vegetativas y reproductivas tempranas, que son más sensibles a los requerimientos de nitrógeno. El suministro inadecuado de nitrógeno durante estas fases limita el desarrollo de las plantas, reduce la eficiencia fotosintética y, en última instancia, disminuye el rendimiento. Además, los cultivos de maíz son extremadamente susceptibles al estrés por calor, salinidad y sequía. Se prevé que el rendimiento mundial del maíz disminuirá entre un 20 y un 40 % en un escenario de calentamiento de 2 °C y entre un 40 y un 60 % en un escenario de calentamiento de 4 °C [5]. La variabilidad en la producción mundial de maíz entre 1980 y 2013 puede atribuirse al estrés por calor y la sequía [5]. El estrés por salinidad agrava aún más los desafíos al disminuir la tasa de germinación del maíz. Provoca estrés osmótico, inhibiendo la absorción de agua por las semillas y retrasando la germinación [6]. En el estrés salino,

La acumulación de Na^+ compite con K^+ , lo que lleva a la inhibición de la síntesis de proteínas [7]. Este estrés provoca toxicidad iónica, generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y estrés osmótico [8]. Además del estrés abiótico, entre el 6% y el 19% de la producción de maíz en todo el mundo se pierde anualmente debido al daño causado por insectos y otros herbívoros. Las principales plagas del maíz son el pulgón de las hojas (*Rhopalosiphum maidis*), los trips (*Frankliniella williamsi*) [9], el gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*), el gusano cortador negro (*Agrotis ipsilon*), el gusano cogollero (*Helicoverpa armigera*) y el gusano elotero (*Helicoverpa zea*).) [10], barrenador del tallo (*Elasmopalpus lignosellus*) y gusano cogollero (*Spodoptera* spp.).

Los microbiomas vegetales son microorganismos que viven dentro y alrededor de las plantas, formando un ecosistema microbiano complejo y pueden desempeñar un papel importante en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Estos microbiomas incluyen bacterias, hongos, nematodos, arqueas y virus que habitan en diferentes partes de las plantas. Estas partes incluyen la rizosfera (suelo que rodea las raíces), la filosfera (partes aéreas como hojas y tallos), la endosfera (tejido interno) y la espermosfera (superficies de las semillas) [11,12]. Las interacciones beneficiosas entre plantas y microbios afectan significativamente el crecimiento y desarrollo de las plantas y mitigan el estrés ambiental [13,14]. Las plantas están íntimamente asociadas con los microbios durante su crecimiento y supervivencia; Desempeñan un papel importante en la disponibilidad y absorción de nutrientes de las plantas y en la tolerancia al estrés de las plantas [15].

Los estudios informaron la presencia de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal de la planta nativa *Ceanothus velutinus*, que contiene varias rizobacterias que poseen rasgos promotores del crecimiento vegetal, como la producción de AIA, sideróforo, proteasa, catalasa, capacidad para fijar nitrógeno y solubilización de fosfato [16]. Además, la inoculación del suelo nativo de *Ceanothus velutinus* con una mezcla de propagación mejoró la propagación por esqueje, y los aislados productores de IAA de la rizosfera promovieron el crecimiento de *Arabidopsis* [17]. Por lo tanto, es crucial explorar cómo los microbiomas de las plantas pueden mejorar el rendimiento del maíz y ayudarlo a resistir diferentes estreses bióticos y abióticos. Esta revisión se centra en las interacciones beneficiosas entre plantas y microbios en el maíz para mejorar el rendimiento y mitigar el estrés ambiental. El objetivo es identificar nuevas estrategias con alto potencial de implementación para fortalecer la economía agrícola y abordar la demanda de prácticas que mitiguen los efectos de la sequía y otros factores de estrés en la producción de maíz. Hacer hincapié en la relación entre el maíz y su microbioma ofrece un área de investigación prometedora para aumentar la productividad y el rendimiento.

2. Estreses abióticos y su impacto en la productividad de los cultivos

Para satisfacer la alta demanda consuntiva de maíz, a menudo se cultiva en lugares áridos donde el maíz puede experimentar estrés relacionado con la sequía. El ciclo de vida del maíz tiene varias etapas de crecimiento distintas, que incluyen la emergencia y desarrollo de las plántulas, el crecimiento vegetativo, la floración y polinización, el llenado del grano y la maduración. La sequía y las altas temperaturas pueden afectar negativamente a los cultivos de maíz a lo largo de estas etapas de crecimiento, con los efectos más significativos durante las etapas vegetativa y de llenado del grano y cuando las plantas alcanzan la octava etapa de hoja [18]. En regiones donde el agua es escasa durante la temporada de crecimiento, la producción de maíz puede disminuir hasta un 15% [19]. En las principales zonas productoras de maíz de China, aproximadamente el 60% de los cultivos enfrentan estrés hídrico y térmico, lo que lleva a una reducción del 30% en el rendimiento [20]. De manera similar, diferentes estudios han demostrado que un aumento de temperatura de 6 °C por encima de 35 °C durante 3 días durante el período de floración redujo el rendimiento en un 13% en EE. UU. [21]; una temperatura de 33 a 36 °C durante la etapa previa y posterior a la floración redujo el rendimiento entre un 10% y un 45% en Argentina [22]; y cada grado por encima de 30 °C en la etapa reproductiva disminuyó el rendimiento entre un 1% y un 1,7% en África [23]. Sin embargo, la perspectiva más alarmante es el futuro. Con el cambio climático en curso y los cambiantes patrones climáticos globales, se proyecta que las tensiones hídricas y térmicas disminuirán el suministro mundial de maíz entre un 15% y un 20% anual [18]. Las temperaturas elevadas que superan los 35 °C pueden impedir el crecimiento reproductivo y vegetativo del cultivo de maíz desde la germinación de las semillas hasta el llenado del grano, la etapa final [24]. Al mismo tiempo, cuando el maíz enfrenta estrés hídrico y térmico durante sus fases reproductivas, se vuelve aún más vulnerable [25]. El impacto del estrés por sequía en el maíz incluye una reducción del área foliar, una baja eficiencia en el uso del agua, una menor absorción de nutrientes, una menor eficiencia fotosintética, una menor acumulación de biomasa y una menor productividad. Los estudios han demostrado que el estrés hídrico durante el crec

disminuir la tasa de crecimiento, disminuir el desarrollo del sistema radicular, prolongar la fase vegetativa, y el crecimiento vegetativo puede disminuir la tasa de crecimiento, disminuir el desarrollo del sistema radicular y favorecer la distribución de la asimilación de nutrientes. Un breve período de escasez de agua puede provocar una reducción del 20 al 32 % prolongar la fase vegetativa y afectar la distribución de CO₂. Un breve período de escasez de agua puede aumentar en peso seco durante el crecimiento vegetativo y entre 66 % y 93 % durante la formación de espigas/mazorcas [26]. conducir a una reducción del 28 % al 32 % en el peso seco durante el crecimiento vegetativo y del 66 % al 93 % durante el estrés por sequía prolongada antes de la floración puede disminuir el tamaño de las hojas y la distancia internodal. borlas/formación de orejas [26]. El estrés por sequía prolongado antes de la floración puede disminuir las hojas, retrasando la aparición de la seda y la formación de borlas, lo que resulta en una disminución del rendimiento general del 15 al 25 % [27]. Además, incluso unos pocos días de estrés por sequía durante la polinización/fertilización pueden provocar la polinización/fertilización puede conducir a una formación anormal de embriones y un menor número de granos por polinización se asocia con una disminución significativa en el conjunto de granos [27]. La fotosíntesis primaria- planta. El estrés por sequía antes y después de la polinización se asocia con una disminución significativa de la actividad ética de las plantas de maíz en sus hojas de cinco o seis mazorcas, lo que contribuye principalmente a en el conjunto de núcleos [27]. La actividad fotosintética primaria de las plantas de maíz ocurre en su biomasa de cinco plantas. Sin embargo, el estrés por sequía puede disminuir la tasa fotosintética al reducir u hojas de seis mazorcas, que contribuyen principalmente a la biomasa vegetal. Sin embargo, el estrés por sequía puede reducir el tamaño de las hojas y ralentizar el crecimiento de los cultivos [28]. Minimizar la tasa fotosintética reduciendo el tamaño de la hoja de la mazorca y ralentizando el crecimiento de los cultivos [28]. Temperaturas más altas en las etapas reproductivas, como la formación de borlas, la polinización y el grano. Las temperaturas más altas en las etapas reproductivas, como la formación de espigas, la polinización y el llenado del grano, pueden reducir la calidad del grano del maíz. Un estudio de Izaurralde et al. [29] sugiere que aumentar la temperatura media estacional en 1 °C puede reducir el rendimiento económico del maíz en 3-13 %. El estudio de Hussain et al. [20] en dos híbridos de maíz, Xida 319 y Xida 889, sometidos a estrés por calor observaron una altura reducida, una acumulación de biomasa reducida y un menor crecimiento de la planta, una menor acumulación de biomasa y un menor rendimiento. El aumento del estrés por calor reduce la utilización de la luz en las plantas de maíz, lo que provoca la degradación de la clorofila. Además, aumentos de temperatura durante la etapa de anthesis del cultivo de maíz da como resultado un crecimiento reducido [30]. De manera similar, la exposición de maíz al estrés por calor durante la etapa de 2 hojas reduce la producción de polen, la tasa de germinación de los granos, el contenido de almidón, el contenido de almidón y el tamaño de la borla [31].

El estrés abiótico es uno de los principales factores que afectan el crecimiento y el rendimiento del maíz. Una alta concentración de sal reduce la altura de la planta y la biomasa debido a la alta toxicidad de los iones sodio [32]. Esta reducción en el crecimiento es seguida por una disminución de la conductancia y estomática, fotoperiodo, pigmento de fotosíntesis, alteración de la actividad de las enzimas citosólicas y deterioro de las enzimas de fijación de carbono [33]. El estudio de Kaya et al. [35], aplicando enzimas de fijación de carbono [33,34]. En un concentración de sal de NaCl 100 mM durante la fase reproductiva del maíz redujo el peso del grano y el rendimiento en un 25 % y un 15 %, respectivamente. De manera similar, un estudio de Kaya et al. [35] mostró un 11,3 % reducción en el rendimiento de grano de maíz de suelos salinos sometidos a estrés salino. El aumento de sal eleva la concentración de sal en la planta de maíz, lo que reduce la capacidad de la planta de maíz para absorber iones nitrato. La concentración de iones cloruro y nitrato [37]. El efecto de la acción antagonista entre el estrés óptico se describe en la Figura 1B.

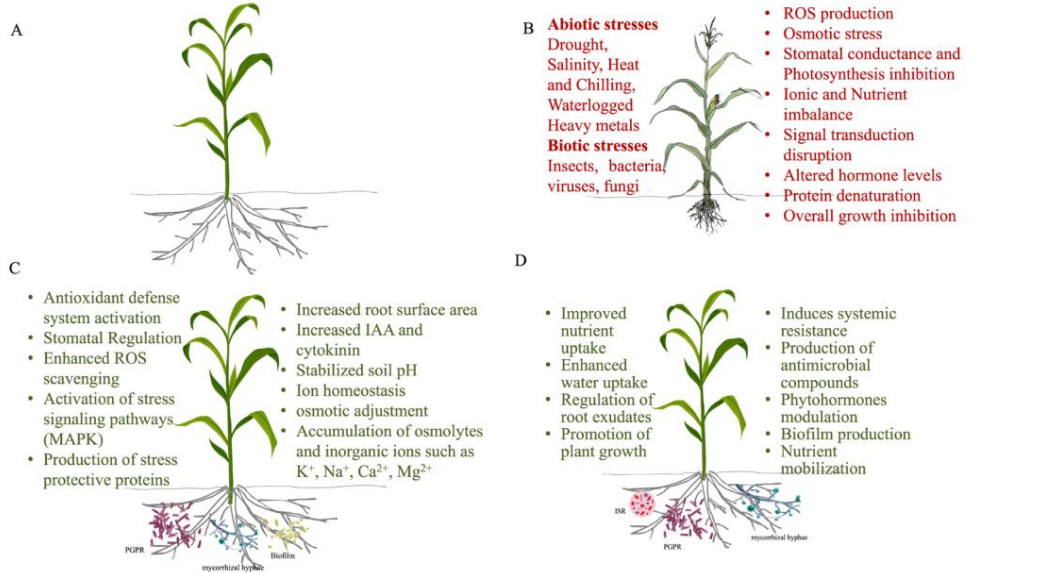


Figura 1. Efecto de la acción antagonista entre los factores de estrés abiótico y biótico en la planta de maíz. (A) una planta de maíz sana, (B) una planta de maíz afectada por estrés abiótico y biótico, (C) mecanismos de tolerancia al estrés abiótico, incluido el ajuste osmótico, actividad antioxidante y regulación estomática, y (D) mecanismos de tolerancia al estrés biótico, como activación de proteínas relacionadas con la patogénesis y barreras estructurales.

3. Mecanismo de tolerancia al estrés abiótico en el maíz

Las plantas desarrollaron varios mecanismos para hacer frente a diversos estreses abióticos, que son. A continuación se describen tres estreses abióticos principales en el maíz.

3.1. Estrés por sequía

Para hacer frente al estrés por sequía, las plantas de maíz han desarrollado varios mecanismos categorizados ampliamente en estrategias de escape, evitación y tolerancia [38]. El escape de la sequía se refiere a acortar el ciclo de vida de un cultivo para evitar el estrés por sequía, lo cual es particularmente crucial durante las etapas de crecimiento reproductivo. Rasgos como los días hasta la siembra, la floración y la madurez son genéticamente heredables, lo que permite ajustes fenológicos en respuesta a la disponibilidad de agua [38]. El desarrollo de cultivares de maduración temprana ayuda a evadir el estrés por sequía terminal [39]. Sin embargo, esta estrategia puede reducir los rendimientos, ya que la duración del cultivo se correlaciona directamente con el rendimiento [40]. Mediante la selección, los cultivos ajustan su período de crecimiento en función de la humedad disponible, completando su ciclo de vida antes de que comience la sequía. Las plantas de maíz intentan completar la etapa reproductiva antes de que la sequía se vuelva más frecuente. El maíz, al ser muy susceptible a la sequía, se beneficia significativamente de este mecanismo de escape [41].

La forma de evitar la sequía en el maíz se evalúa midiendo el estado hídrico de los tejidos, normalmente indicado por el potencial hídrico de turgencia en condiciones de estrés por sequía. Evitarlo implica mantener el estado hídrico de la planta reduciendo las tasas de transpiración o aumentando la absorción de agua [42]. Varios rasgos fisiológicos y morfológicos son criterios de selección esenciales para evitar la sequía en el maíz, incluido el enrollamiento de las hojas, el encendido de las hojas, la temperatura del dosel, el cierre de los estomas, los atributos de las hojas y los rasgos de las raíces [43]. Los estomas regulan la transpiración y el intercambio gaseoso, gobernando la fotosíntesis y la respiración. Las plantas reducen la pérdida de agua al cerrar sus estomas, preservar el estado del agua y mejorar la prevención. La tolerancia a la sequía para la combinación de estrés por calor y sequía implica mantener el crecimiento y el desarrollo a través de adaptaciones celulares y bioquímicas. Además de sostener el crecimiento físico promedio, la tolerancia a la sequía también se asocia con la estabilidad del rendimiento en condiciones de estrés hídrico, un proceso complejo en el que los cultivos han desarrollado varios mecanismos naturales para adaptarse y tolerar el estrés por sequía [44]. Estas adaptaciones incluyen la acumulación de osmolitos compatibles como prolina, glicina betaína, azúcares solubles y diversos (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- y NO_3^-) para el potencial osmótico de K^+ , Na^+ [44,45]. respaldar el estado hídrico de la planta a través de iones inorgánicos (ajuste

Además, los sistemas antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos, incluidos la superóxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), la peroxidasa (POD) y la ascorbato peroxidasa (APX), se activan para mitigar el daño oxidativo. Los reguladores del crecimiento como el ácido abscísico (ABA) también desempeñan un papel [20,28]. Además, los factores de transcripción (TF) se activan para regular la expresión genética sensible a la sequía y las altas temperaturas, mientras que las proteínas del estrés como las proteínas de choque térmico (HSP), las proteínas abundantes en la embriogénesis tardía (LEA) y las acuaporinas ayudan en el movimiento del agua bajo estrés [41].

De manera similar, los antioxidantes son moléculas que protegen a las plantas al eliminar las especies reactivas de oxígeno, previniendo así el daño oxidativo. Forman un escudo de defensa contra el estrés oxidativo. Los antioxidantes pueden ser enzimáticos o no enzimáticos. Los antioxidantes enzimáticos incluyen catalasa (CAT), superóxido dismutasa (SOD), glutatión reductasa (GR), ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa y polifenol oxidasa. Los antioxidantes no enzimáticos incluyen α -tocoferol, ácido ascórbico, β -caroteno, glutatión y cisteína [46]. Estos componentes son esenciales para neutralizar las especies reactivas de oxígeno y preservar la salud de las plantas en condiciones de estrés oxidativo. Las hormonas vegetales, también conocidas como reguladores del crecimiento vegetal o fitohormonas, desempeñan funciones vitales en la regulación del crecimiento y desarrollo de las plantas, actuando como moléculas de señalización que desencadenan la diferenciación celular y funcionan localmente o se transportan a objetivos distantes.

En respuesta al estrés por sequía, las plantas experimentan diversas adaptaciones, incluido el mantenimiento del equilibrio hormonal endógeno [47]. Diferentes reguladores del crecimiento de las plantas confieren tolerancia a la sequía, incluidas auxinas, citoquininas, ácido abscísico (ABA), giberelinas, ácido salicílico, brasinoesteroides, jasmonato de metilo, poliaminas, etileno y zeatina. Estas hormonas

interactúan para regular las respuestas de las plantas, etapas de crecimiento específicas, tejidos y condiciones ambientales. Por ejemplo, las auxinas participan en las respuestas al estrés por sequía, observándose interacciones entre el etileno, las citoquininas y las auxinas que afectan su biosíntesis [48,49].

La concentración de ácido indol acético (AIA) disminuye en las hojas de maíz bajo estrés por sequía, mientras que la acumulación de ABA aumenta, lo que influye en el equilibrio hormonal. La acumulación de AIA aumenta bajo estrés moderado (13,4%) y disminuye bajo estrés de sequía severa (63,2%) en el maíz [28]. El ácido salicílico ayuda a mantener la fotosíntesis al retener un mayor contenido de clorofila en condiciones de estrés por sequía, lo que contribuye a la tolerancia a la sequía [50].

El ABA y el etileno regulan de forma antagónica la conductancia estomática, el número de granos, la tasa de llenado de granos y el crecimiento del ápice de la planta, mientras que la citoquinina mejora el crecimiento y el desarrollo. El ABA desempeña un papel crucial como hormona del estrés, modulando el crecimiento, el desarrollo y las respuestas al estrés a través de una vía de señalización que involucra varios componentes altamente sensibles al ABA. La disponibilidad promedio de agua no induce la acumulación de ABA, y una sequía extremadamente severa reduce la acumulación de ABA debido al cese de los precursores de ABA [51]. El sistema de defensa antioxidante desintoxica las ROS y mantiene la homeostasis redox [52]. El equilibrio hormonal general de las plantas es fundamental para diversos procesos de crecimiento y desarrollo, y las interacciones entre hormonas desempeñan un papel crucial en la adaptación de las plantas al estrés por sequía.

3.2. Estrés por

salinidad Un desequilibrio en el proceso de intercambio iónico celular provoca estrés por salinidad en la planta. Debido a este desequilibrio iónico, el Na⁺ ingresa y el K⁺ sale a través de varios transportadores de iones en la membrana celular [53]. El exceso de concentración de Na⁺ aumenta el estrés oxidativo al mejorar la producción de ROS (especies reactivas de oxígeno) [54]. En consecuencia, las membranas celulares se alteran, lo que provoca una alteración de la homeostasis celular. Durante el estrés salino, se activan genes y factores de transcripción que regulan el transporte de iones, lo que ayuda a aliviar la toxicidad de los iones en las células. Estos incluyen la proteína de membrana plasmática (PMP), el transportador de alta afinidad por el sodio (HKT), la vía demasiado sensible a la sal (SOS) y los intercambiadores de Na⁺/H⁺ (NHX) [55]. ZmCIPK24a y ZmCBL4 más ZmCBL8 actúan como SOS2 y SOS3 en maíz [56]. Durante el estrés por salinidad, SOS3 detecta cambios en el nivel de Ca²⁺ citoplasmático, lo que activa SOS2. El complejo SOS2-SOS3 fosforila ZmSOS1, activando SOS1 y aumentando el flujo de Na⁺ de la raíz al suelo, mejorando la tolerancia a la sal [57]. Un estudio identificó QTL para el contenido de K⁺ (qKC3), que codifica ZmHKT2, un transportador de K⁺ localizado en el parénquima del xilema [58]. ZmHKT2 reduce el contenido de K⁺ en los brotes al recuperar K⁺ de los vasos del xilema.

Los mutantes que carecen de ZmHKT2 tienen un mayor contenido de K⁺ en los brotes y tolerancia a la sal [59]. Disminuir la actividad de ZmHKT2 es una estrategia viable para desarrollar variedades de maíz tolerantes a la sal.

3.3. Estrés por calor

El ajuste osmótico es un mecanismo que ayuda a las plantas de maíz a afrontar las altas temperaturas. Esto implica crear un gradiente de agua para mejorar la entrada de agua, manteniendo así la turgencia al reducir el potencial osmótico. Este ajuste ayuda a preservar el estado hídrico de los tejidos al minimizar los efectos perjudiciales de la sequía mediante la acumulación de solutos en el citoplasma y las vacuolas celulares. Al mantener el potencial de turgencia y apoyar los procesos fisiológicos, el ajuste osmótico protege contra los daños inducidos por la sequía [60]. El contenido relativo de agua es un indicador crucial para estimar la tolerancia a la sequía en plantas con estomas cerrados y acumulación reducida de CO₂ como resultado de un menor contenido relativo de agua bajo estrés por sequía [42]. La regulación sostenible de la tasa fotosintética y el potencial de turgencia asegura la translocación de asimilados fotosintéticos a los granos en desarrollo [61].

Los osmoprotectores, incluidos compuestos nitrogenados como prolina, polioles, poliaminas y glicina betaina, así como compuestos hidroxilo como alcoholes polihídricos, sacarosa y oligosacáridos, desempeñan un papel crucial en el ajuste osmótico [62]. Estos compuestos protegen las proteínas y membranas celulares contra los efectos de la deshidratación y ayudan a mantener la integridad celular [63]. La glicina betaina, por ejemplo, actúa como un importante osmoprotector, protegiendo a las plantas contra diversos tipos de estrés, como la sequía, la salinidad, el frío y el calor, protegiendo el aparato fotosintético y estabilizando las proteínas celulares [64]. prolina,

Otro osmoprotector, ayuda a mantener el estado hídrico, proteger las membranas celulares y prevenir la desnaturalización de proteínas bajo estrés osmótico [64,65]. Los azúcares solubles, acumulados en respuesta al estrés por sequía, desempeñan múltiples funciones en el metabolismo y la protección de las plantas, incluida la actuación como sustratos para procesos de biosíntesis y la protección de orgánulos celulares mediante la vitrificación [66]. Los polioles, como el sorbitol, el glicerol y el manitol, forman esferas de hidratación alrededor de las macromoléculas, protegiéndolas de la deshidratación [67]. Estos mecanismos contribuyen colectivamente a la capacidad de las plantas para tolerar el estrés por sequía y mantener procesos fisiológicos esenciales.

4. Estrés biótico y producción de cultivos

Aunque el estrés abiótico es el principal obstáculo para alcanzar el rendimiento potencial de la producción de maíz en todo el mundo, el estrés biótico también amenaza el cultivo de maíz, lo que a menudo conduce a pérdidas sustanciales de rendimiento [68]. Las enfermedades, los insectos y las plagas son los principales factores responsables de estas pérdidas, y patógenos como hongos, bacterias y virus provocan síndromes como pudrición de la mazorca/tallo/grano, enfermedad del enanismo rugoso/marchitez y tizón foliar del norte/mosaico del maíz [69], cuáles son las principales enfermedades que reducen el rendimiento del maíz. La aparición simultánea de estreses abióticos y bióticos exacerba la situación, lo que resulta en una reducción notable en la producción mundial de maíz. Los estudios indican que se produce una reducción de más del 50% en el rendimiento en los principales cultivos, incluido el maíz, debido únicamente al estrés abiótico. En comparación, aproximadamente el 10% de la productividad del maíz se pierde anualmente debido al estrés biótico en todo el mundo [70], y el 22,5% de la pérdida mundial de maíz se debe a enfermedades y plagas. El barrenador europeo del maíz por sí solo causó hasta 2 mil millones de dólares en pérdidas por año en los EE. UU., mientras que en las regiones del norte de China se produjo una reducción del rendimiento del 50% debido al tizón foliar del norte [71]. De manera similar, *Colletotrichum graminicola*, que causa antracnosis en el maíz, es una amenaza importante responsable de la pérdida anual de hasta mil millones de dólares, mientras que el gorgojo del maíz (*Sitophilus zeamais*) daña más del 30% del grano durante el almacenamiento en la granja [70]. La producción de aflatoxinas altamente cancerígenas por parte de *Aspergillus flavus* por sí sola ha provocado una asombrosa pérdida de 686,6 millones de dólares en el cultivo de maíz en los EE. UU. Estas estadísticas no son meras estadísticas, sino un crudo recordatorio de los estragos económicos causados por el estrés biótico. Otros patógenos dependientes del clima, como *Fusarium* spp. y *Ustilago maydis*, agravan aún más la cuestión [72,73]. Entre las múltiples estrategias para abordar el estrés biótico causado por dichos patógenos, el uso de poliaminas (PA) ha surgido como una estrategia eficaz para reducir el estrés biótico causado por diversos patógenos en el maíz. Las AP desempeñan un papel crucial en la producción de H₂O₂, actuando como una herramienta defensiva y como una molécula de señalización en respuesta al estrés biótico [73]. Por ejemplo, la espermina (Spm), una forma de PA, funciona como una molécula de señalización en la defensa de patógenos y desempeña un papel fundamental en la resistencia contra infecciones virales [74]. En el caso de *Ustilago maydis*, un hongo dimórfico específico del huésped, induce el "huitlacoche" o carbón común en las plantas de maíz. La acumulación de H₂O₂ derivada de la poliaminooxidasa juega un papel importante en la formación de tumores causados por *U. maydis* en las plantas de maíz. Se descubrió que el factor de transcripción de las poliaminooxidases del maíz (zMPAO) estaba regulado negativamente en los tumores. Se observó que los síntomas de la enfermedad se reducían con la aplicación de 1,8-diamino octano (1,8-DO), un potente inhibidor de la poliaminooxidasa [73]. El efecto del estrés abiótico se describe en la Figura 1B.

5. Interacciones beneficiosas entre plantas y microbios en el maíz

5.1. Simbiosis de micorrizas arbusculares

El maíz forma asociaciones simbióticas con hongos micorrízicos arbusculares (MA). Esta asociación, establecida a través de la vía de las micorrizas y las raíces, permite que las plantas absorban los nutrientes del suelo de manera eficiente. En esta simbiosis, los hongos y las plantas participan en un intercambio mutuo donde los hongos proporcionan nutrientes minerales mientras que las plantas suministran carbono (C). Las raíces del maíz, además de tener relaciones beneficiosas con microbios como los hongos micorrízicos, desempeñan un papel crucial en la absorción de nutrientes como el fósforo (P) y el nitrógeno (N). Los residuos de las raíces del maíz, un importante subproducto de esta simbiosis, proporcionan N para otras plantas en la rotación de cultivos, mejorando así la productividad agrícola [75,76]. Este intercambio se produce a través de arbusculos dentro de las células de la corteza de la raíz, donde los hongos AM adquieren entre el 4 y el 20% del total de la

Carbono fijado por la planta a través de relaciones simbióticas. Las hifas de los hongos AM luego utilizan este carbono para generar exudados especializados, que atraen y establecen un microbioma de hifosfera. Este microbioma juega un papel crucial a la hora de compensar la incapacidad de los hongos para utilizar nutrientes orgánicos directamente. Al secretar enzimas y fomentar la mineralización de fuentes de nutrientes orgánicos, el microbioma de la hipósfera aumenta significativamente la disponibilidad de nitrógeno y fósforo. Esta funcionalidad colaborativa dentro del holobionte mejora sustancialmente la accesibilidad a los nutrientes para todos los organismos que interactúan, incluidas las plantas, los hongos AM y las bacterias de la hiposfera (Figura 1C,D).

En el maíz, la colonización de las raíces del maíz por hongos AM comienza temprano en la fase de desarrollo de la planta, y alcanza su punto máximo en las etapas de crecimiento vegetativo. Las raíces del maíz producen estrigolactonas (5-desoxi-strigol y sorgohumulol), que son esenciales para establecer la simbiosis AM [77,78]. Estos compuestos actúan como quimioatrayentes y guían las hifas de los hongos hacia el sistema radicular [79]. Al entrar en contacto con las estrigolactonas, los hongos AM inician cascadas de señalización que activan genes como SYM y RAM1 involucrados en la colonización. Al igual que otras plantas como las zanahorias, las raíces del maíz forman aparatos de prepenetración (PPA) en la superficie de la raíz para facilitar la penetración de las hifas fúngicas en el tejido de la raíz. Tras la penetración, las hifas fúngicas inician una serie de eventos moleculares, como la producción de quitina y lipoquitooligosacáridos para el reconocimiento y la señalización entre plantas y hongos [80].

La transducción de señales también conduce a la activación de factores de transcripción y a la formación de arbuscúlos. Las proteínas derivadas de hongos, como las proteínas efectoras secretadas pequeñas (SSEP), se transportan al interior de la célula vegetal y se cree que desempeñan funciones en la formación y función de los arbuscúlos [81]. El intercambio de nutrientes entre los hongos y las plantas de maíz ocurre dentro de los arbuscúlos. Además de los arbuscúlos, se forman vesículas dentro de las células de la raíz, que actúan como estructuras de almacenamiento de lípidos, glucógeno y otros metabolitos.

Una vez que se establece la simbiosis entre los hongos AM y las plantas de maíz, los hongos AM pueden aumentar el volumen de las raíces, aumentando la superficie de absorción de agua. La D-mio-inositol-3-fosfato sintasa (IPS) y la proteína similar a 14-3-3 GF14 (14-3GF) son fundamentales para facilitar la comunicación de señales entre el maíz y los HMA durante el estrés por sequía. Se ha demostrado que la coexpresión de estos dos genes mejora significativamente la tolerancia a la sequía del maíz [82]. De manera similar, la infección por hongos AM regula positivamente el nivel de expresión de los homólogos de NPF4.5, lo que indica una mayor absorción de nitrato durante la simbiosis [82]. El transportador de amonio ZmAMT3;1 expresado en las células corticales del maíz durante la infección por hongos AM absorbe entre el 68% y el 70% del nitrógeno transportado por los hongos AM a las plantas de maíz [83].

5.2. Simbiosis fijadora de nitrógeno con rizobios

Los rizobios, una bacteria gramnegativa ampliamente distribuida en el suelo, pueden mejorar el cultivo de maíz. A pesar de estar asociadas principalmente con las leguminosas, estas bacterias beneficiosas pueden promover el crecimiento y el rendimiento del maíz a través de diversos mecanismos. Si bien su eficiencia con el maíz es generalmente menor que con las leguminosas, el potencial de mejora es prometedor [84].

Se descubrió que la inoculación de la cepa *Azospirillum* en raíces de maíz aumenta los niveles de GA₃, impulsando así el crecimiento de las raíces [85]. De manera similar, las cepas de *Rhizobium* (tales como *R. etli* bv. *Phaseoli* y *R. leguminosarum* bv. *trifolii*) y *Sinorhizobium* sp. han mostrado resultados prometedores en la mejora del crecimiento, el aumento de la altura de las plantas y la mejora del rendimiento de grano en el maíz [86]. Numerosos estudios han informado sobre la capacidad fijadora de nitrógeno de *Herbaspirillum* seopedicae y *Azospirillum* spp. en maíz. Un estudio sobre dos genotipos de maíz, Morgan 318 y Dekalb 4D-70, demostró un aumento significativo en el rendimiento de grano y una mayor acumulación de N con la inoculación de una mezcla de *Azospirillum* spp. cepas, resultado comparable a la aplicación de 100 Kg N ha⁻¹ [87]. Otro estudio reveló la identificación de una asociación fijadora de nitrógeno con la variedad nativa de maíz cultivada en suelos pobres en nitrógeno en México. El ambiente microóxico para una mejor fijación de nitrógeno es creado por el tubo de mucílago que rodea las raíces, que tenía una gran abundancia de proteobacterias [88]. Estas relaciones simbióticas son cruciales para mejorar el crecimiento de las plantas,

mayor adquisición de nutrientes y rendimiento de los cultivos, lo que ofrece una perspectiva esperanzadora para el futuro del cultivo de maíz.

5.3. Aplicación agrícola de microbios tolerantes al estrés El uso de

microbios tolerantes al estrés muestra un aumento significativo en el rendimiento de las plantas de maíz. Las plantas de maíz inoculadas con *Piriformospora indica*, un hongo endofítico cultivado en condiciones de estrés por sequía, tuvieron un mayor área foliar, un valor SPAD, un mayor peso fresco y seco de las raíces y una regulación positiva de los antioxidantes, incluidas la catalasa y la superóxido dismutasa.

La regulación positiva de los genes relacionados con la sequía DREB2A, CBL1, ANAC072 y RD29A aumentó la resistencia al estrés por sequía [89]. *Bacilospp.* PM31 también mejoró el crecimiento del maíz bajo estrés salino [90]. Se pueden aplicar microbios para mejorar el rendimiento de las plantas y mejorar la salud del suelo. Los microbios tolerantes al estrés pueden reemplazar entre el 20% y el 40% de los fertilizantes químicos y al mismo tiempo aliviar el impacto del estrés por sequía. La integración de bacterias tolerantes al estrés con otros microbios beneficiosos, como los hongos AM, puede aumentar la tolerancia al estrés en el maíz y otras plantas, ofreciendo beneficios agrícolas más significativos. Estos microbios se pueden integrar en las prácticas agronómicas a través de diversas estrategias de aplicación que contribuyen a la agricultura sostenible, como se enumera en la Tabla 1.

5.4. Resistencia sistémica inducida (ISR) mediada por microbios en maíz

La resistencia sistémica adquirida (SAR) y la resistencia sistémica inducida (ISR) son mecanismos diferentes mediante los cuales las plantas pueden desarrollar resistencia sistémica contra patógenos y enfermedades. SAR es un mecanismo de defensa de las plantas que las protege contra un amplio espectro de patógenos después de una infección inicial. La SAR se induce mediante el reconocimiento de patrones moleculares asociados a patógenos (PAMP) o moléculas efectoras liberadas por un patógeno [91]. ISR es un mecanismo de defensa de la planta en el que la exposición a ciertos microorganismos, patógenos o compuestos químicos beneficiosos prepara el sistema inmunológico de la planta para mejorar su resistencia contra ataques patógenos posteriores. A diferencia de la SAR, que es inducida por una infección patógena directa, la ISR es provocada por microbios beneficiosos o ciertos compuestos químicos en el entorno de la planta [92].

La ISR es un proceso complejo que implica la activación de diversas respuestas de defensa dentro de la planta, incluida la producción de compuestos antimicrobianos, el refuerzo de las paredes celulares y la activación de genes relacionados con la defensa. La ISR es provocada por rizobacterias no patógenas, que colonizan la rizosfera. Los microbios preparan el sistema inmunológico innato de la planta, mejorando su respuesta de defensa contra patógenos posteriores y ataques de insectos [93]. Microorganismos específicos, como las rizobacterias beneficiosas, *B. velezensis* SQR9 y el hongo *Trichoderma harzianum*, desempeñan papeles cruciales en la inducción de ISR en el maíz contra patógenos. *B. velezensis* SQR9 coloniza las raíces del maíz y activa vías de señalización de defensa. Esta colonización conduce al enriquecimiento de la biosíntesis de fenilpropanoides, el metabolismo de los aminoácidos y las vías de interacción entre plantas y patógenos en las raíces del maíz. La vía de señalización del calcio es fundamental en la ISR inducida por SQR9, ya que la inhibición de la señalización del calcio debilita la resistencia inducida [58]. De manera similar, *T. harzianum* desencadena la ISR en el maíz contra la mancha foliar por *Curvularia* al liberar celulasas y celobiosa de las raíces. La celobiosa liberada de las raíces colonizadas por *T. harzianum* provoca la expresión de genes relacionados con la defensa (*Opr7*, *Pr4*, *Aoc1*, *Erf1*) en el maíz, mejorando así la ISR contra el patógeno [94]. La ISR en maíz involucra vías de señalización de ácido jasmónico y etileno mediadas por la proteína NPR1.

Cuadro 1. Rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) que mejoran la tolerancia al estrés en el maíz.

Cepas microbianas asociadas al huésped	Efecto/mecanismo de la tolerancia al estrés	Referencias
Tolerancia beneficiosa al estrés por sequía mediada por microbios		
Rhizobium R. etli bv. Phaseoli, R. leguminosarum bv. Trifolii, Sinorhizobium sp.	Crecimiento mejorado, mayor altura de las plantas, mejor rendimiento de grano	[86]
Herbaspirillum seopedicae Azospirillum sp.	Mayor rendimiento de grano Mayor acumulación de N	[87]
Piriformospora indica	Mayor área foliar y valor SPAD Aumento del peso fresco y seco de la raíz. Disminución de la acumulación de malondialdehído (MDA) Regulación positiva de antioxidantes y genes relacionados con la sequía.	[89]
Pseudomonas putida	Formar biopelículas viables alrededor de las raíces. Mayor capacidad de retención del suelo. Estructura del suelo mejorada	[95]
Pseudomonas aeruginosa Alcaligenes faecalis Proteo peneri	Mayor contenido de humedad del suelo. Rasgos mejorados de crecimiento de las plantas, como el área de las hojas, la longitud de los brotes y la longitud de las raíces. Regulación negativa de catalasa, ascorbato peroxidasa y glutatión peroxidasa.	[96]
Klebsiella varicola Pseudomonas fluorescens Raoultella planticola	Aumento de los niveles de betaína, glicina y colina. Crecimiento mejorado de las plantas.	[97]
Burkholderia sp. Mitsuariasp.	Aumento de la acumulación de prolina y fitohormonas. Mayor actividad antioxidante Disminución del contenido de MDA	[98]
Megatirso máximo	Mayor acumulación de prolina Disminución del contenido de MDA Actividad reducida de la glutatión reductasa	[99]
Azospirillum brasilense Pseudomonas putida Esfigomonas	Los síntomas que contienen estos microbios aumentaron el peso seco de los brotes, el peso seco de las raíces y la altura de las plantas.	[100]
Azospirillum lipoferum	Aumento de la acumulación de prolina y azúcar soluble y aminoácidos. Peso mejorado de brotes y raíces, longitud de raíces.	[101,102]
Bacilo sp.	Mayor acumulación de prolina Reducción de las fugas de electrolitos Disminución de la actividad de los antioxidantes.	[103]
Burkholderia phytofirmans Cepa PsJN Enterobacter sp. FD17	Aumento de la biomasa de raíces y brotes. Mayor contenido de clorofila Aumento del área foliar y de la tasa fotosintética.	[104]
Rizofago irregular	Mayor conductividad hidráulica y coeficiente de permeabilidad al agua. Aumento de la fosforilación de proteínas intrínsecas de la membrana plasmática (PIP) Aumento de la actividad fotosintética.	[105]
B. pumilus	Aumento del contenido relativo de agua y del potencial osmótico. Mayor actividad fotosintética Mayor producción de ABA	[106]
Azospirillum brasilense SP-7 Herbaspirillum seropedicae Z-152	Disminución de la expresión de ZmVP14.	[107]

Tabla 1. Cont.

Cepas microbianas asociadas al huésped	Efecto/mecanismo de la tolerancia al estrés	Referencias
Tolerancia beneficiosa al estrés salino mediada por microbios		
Bacilo sp. PM31	Mejora del crecimiento del maíz bajo estrés salino	[90]
Coinoculación de Rhizophagus intraradices Massilia sp. RK4	Mayor absorción de nutrientes Aumento de la colonización de raíces de HMA Disminución de los niveles de prolina en las hojas.	[108]
Rhizobio sp. Pseudomonassp.	Producción mejorada de prolina Disminución de la fuga de electrolitos Potencial osmótico reducido Captación selectiva de iones K	[109]
Pseudomonas fluorescens, P. syringae, P. chlororaphis Enterobacter aerógenos	ACC-desaminasa para aumentar la altura de las plantas, la biomasa y el rendimiento de las mazorcas Mayor masa de grano y rendimiento de paja Mayor absorción de P y K Mayor relación K+/Na+	[110]
glomus mosseae	Mayor acumulación de azúcar soluble Aumento de la acumulación de ácidos orgánicos totales, ácido acético, ácido málico, ácido oxálico, ácido fumárico y ácido cítrico. Aumento de la regulación positiva del proceso de osmorregulación.	[111]
B. amyloliquefaciens SQR9	Mayor contenido de clorofila. Contenido de azúcar soluble mejorado Disminución del nivel de Na+ Regulación positiva de RBCS, RBCL, H+ -PPasa, HKT1, NHX1, NHX2 y NHX3	[112]
Kocuria rhizophila Y1	Mayor capacidad fotosintética y contenido relativo de agua. Aumento de los niveles de antioxidantes. Disminución del nivel de Na+	[113]
Azotobacter croococcus	Aumento de la relación K+/Na+ Mayor contenido de clorofila Aumento de la concentración de prolina.	[95]
Tolerancia beneficiosa al estrés por calor mediada por microbios		
Bacilo sp. AH-08, AH-67, AH-16 Pseudomonas sp. SH-29	Regulación positiva de las proteínas de choque térmico (HSP) Aumento de clorofila total, catalasa y peroxidasa. Altura de la planta, área foliar y peso fresco y seco de raíces y brotes mejorados. Disminución de la concentración de MDA.	[114]
Rhizophagus intraradices Funneliformis mosseae F. geosporum	Mayor eficiencia cuántica del PSII. Mayor tasa fotosintética Mayor altura de la planta, ancho de hojas y número de mazorcas.	[115]
glomus etunicatum	Mayor contenido de agua y potencial hídrico de las hojas. Aumento de la actividad fotosintética. Mayor conductancia estomática	[116]
Glomussp.	Regulación del transporte de electrones a través del PSII. Mayor altura de la planta y ancho de las hojas.	[117]

6. Desafíos y perspectivas de futuro

No se puede subestimar la importante influencia del estrés abiótico y biótico en el crecimiento y desarrollo de las plantas de maíz. El estrés salino altera la absorción de agua y la adquisición de nutrientes , mientras que el estrés por sequía dificulta la actividad fotosintética, disminuyendo el rendimiento del maíz. A pesar de

Debido a su tolerancia al calor, la exposición prolongada a temperaturas superiores a 35 °C es perjudicial para el crecimiento y desarrollo de los cultivos, y superar los 40 °C durante la temporada de floración y llenado de granos reducirá la productividad de los granos.

A pesar de los conocidos beneficios de las interacciones entre plantas y microbios, como los hongos micorrízicos arbusculares (MA) y los rizobios, así como los endófitos bacterianos y fúngicos, todavía hay mucho que aprender sobre la diversidad de microbios beneficiosos presentes en la rizosfera del maíz y sus funciones específicas. Comprender qué microbios son más útiles en diferentes condiciones de cultivo y tipos de suelo es crucial para optimizar los inoculantes microbianos. Las interacciones entre los microbios beneficiosos introducidos y la microbiota nativa del suelo son complejas y poco conocidas. La competencia, la cooperación y las interacciones antagónicas entre microbios pueden influir en su eficacia para promover el crecimiento de las plantas. Para abordar los desafíos actuales que enfrentan la sociedad y los científicos, el trabajo futuro debería centrarse en evaluar la durabilidad a largo plazo de los efectos causados por los microorganismos. Esto incluye evaluar la estabilidad de estos efectos durante múltiples temporadas de crecimiento y diferentes condiciones ambientales. Es importante destacar que un aspecto clave es seleccionar las cepas microbianas más efectivas para condiciones específicas, como sequía, salinidad, estrés por calor o deficiencia de nutrientes. Educar a los agricultores sobre el uso y la eficiencia de los biofertilizantes es otro desafío importante.

Se necesita más investigación para evaluar los efectos a largo plazo de la inoculación microbiana en la salud del suelo, la dinámica de la comunidad microbiana y la productividad de los cultivos. Somos responsables de desarrollar prácticas de gestión sostenible que integren las interacciones microbianas en los sistemas agrícolas existentes.

7. Conclusiones

Las interacciones positivas entre las plantas de maíz y los microbios beneficiosos ofrecen una solución prometedora para mejorar el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes en condiciones ambientales desafiantes. Estas interacciones no sólo tienen el potencial de reforzar la resiliencia ambiental de la producción de maíz, sino que también pueden promover la sostenibilidad. Los microbios beneficiosos contribuyen produciendo hormonas promotoras del crecimiento, facilitando la disponibilidad de fósforo y mejorando la fotosíntesis y el rendimiento de granos. También refuerzan la resiliencia de las plantas ante tensiones como la sequía, la salinidad y el calor y pueden inducir resistencia sistémica. Aprovechar estos microbios para defenderse del estrés tiene el potencial de aumentar significativamente el rendimiento y la productividad de los cultivos, proporcionando ventajas económicas a los agricultores y al mismo tiempo reduciendo potencialmente la dependencia de insumos químicos, beneficiando así al medio ambiente.

Contribuciones de los autores: AK y SB concibieron el concepto. SB escribió el borrador original. AK, ARD y SP editaron y revisaron este artículo. Todos los autores han leído y aceptado la versión publicada del manuscrito.

Financiamiento: Esta investigación no recibió financiamiento externo. Este trabajo es producto de la tarea final de un curso de posgrado en Interacciones Planta-Microbio.

Conflictos de intereses: Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

1. Chávez-Arias, CC; Ligarreto-Moreno, GA; Ramírez-Godoy, A.; Restrepo-Díaz, H. Respuestas del maíz desafiadas por la sequía, la temperatura elevada durante el día y el estrés de la herbivoría de artrópodos: una visión fisiológica, bioquímica y molecular. *Frente. Ciencia vegetal.* 2021, 12, 702841. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
2. Nyirenda, H.; Mwangomba, W.; Nyirenda, EM Profundizando en los posibles vínculos faltantes para lograr la seguridad alimentaria en Malawi central: percepciones de los agricultores y dinámica a largo plazo en la producción de maíz (*Zea mays* L.). *Helio* 2021, 7, e07130. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#) 3. Asibi, AE; Chai, Q.; A. Coulter, J. Mecanismos de uso de nitrógeno en el maíz. *Agronomía* 2019, 9, 775. [\[CrossRef\]](#)
4. Gheith, EMS; El-Badry, OZ; Lamiom, SF; Ali, HM; Siddiqui, MH; Ghareeb, RY; El-Sheikh, MH; Jebri, J.; Abdelsalam, NR; Kandil, EE Productividad del maíz (*Zea mays* L.) y eficiencia del uso de nitrógeno en respuesta a los niveles y el tiempo de aplicación de nitrógeno. *Frente. Ciencia vegetal.* 2022, 13, 941343. [\[Referencia cruzada\]](#)
5. Maitah, M.; Malec, K.; Maitah, K. Influencia de la precipitación y la temperatura en la producción de maíz en la República Checa desde 2002 a 2019. *Ciencia. Rep.* 2021, 11, 10467. [\[CrossRef\]](#)

6. AbdElgawad, H.; Zinta, G.; Hegab, MM; Pandey, R.; Asard, H.; Abuelsoud, W. La alta salinidad induce diferentes estrés oxidativo y respuestas antioxidantes en los órganos de las plántulas de maíz. *Frente. Ciencia vegetal*. 2016, 7, 276. [\[Referencia cruzada\]](#)
7. Schachtman, D.; Liu, W. Piezas moleculares del rompecabezas de la interacción entre la absorción de potasio y sodio en las plantas. *Tendencias de ciencia vegetal*. 1999, 4, 281–287. [\[Referencia cruzada\]](#)
8. Chawla, S.; Jainista, S.; Jain, V. Estrés oxidativo inducido por salinidad y sistema antioxidante en cultivares tolerantes y sensibles a la sal de Arroz (*Oryza sativa* L.). *J. Bioquímica vegetal. Biotecnología*. 2011, 22, 27–34. [\[Referencia cruzada\]](#)
9. Corona, AO Plagas de insectos del maíz: guía para la identificación en el campo; CIMMYT: Ciudad de México, México, 1987.
10. Widstrom, NW El papel de los insectos y otras plagas de plantas en la contaminación por aflatoxinas del maíz, el algodón y el maní: una revisión. *J. Medio Ambiente. Cual.* 1979, 8, 5–11. [\[Referencia cruzada\]](#)
11. Shelake, RM; Pramanik, D.; Kim, J.-Y. Exploración de las interacciones planta-microbio para la agricultura sostenible en la era CRISPR. *Microorganismos* 2019, 7, 269. [\[CrossRef\]](#)
12. Rochefort, A.; Simonín, M.; Marais, C.; Guillerem-Eckelboudt, A.-Y.; Barret, M.; Sarniguet, A. Transmisión de semillas y suelo. *Microbiota a Plántula. mSystems* 2021, 6, e0044621. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
13. Harman, G.; Khadka, R.; Doni, F.; Uphoff, N. Beneficios para la salud y la productividad de las plantas al mejorar los simbiontes microbianos de las plantas. *Frente. Ciencia vegetal*. 2021, 11, 610065. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
14. Voccianti, M.; Grifoni, M.; Fusini, D.; Petruzzelli, G.; Franchi, E. El papel de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) en Mitigación del estrés ambiental de las plantas. *Aplica. Ciencia*. 2022, 12, 1231. [\[Referencia cruzada\]](#)
15. Zilber-Rosenberg, I.; Rosenberg, E. Papel de los microorganismos en la evolución de animales y plantas: la teoría del hologenoma de Evolución. *Microbiol FEMS. Rev.* 2008, 32, 723–735. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
16. Ganesh, J.; Singh, V.; Hewitt, K.; Kaundal, A. Exploración del microbioma de la rizosfera de la planta nativa *Ceanothus velutinus*: un excelente recurso de bacterias promotoras del crecimiento de las plantas. *Frente. Ciencia vegetal*. 2022, 13, 979069. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
17. Ganesh, J.; Hewitt, K.; Devkota, AR; Wilson, T.; Kaundal, A. El crecimiento de plantas productoras de IAA que promueven las rizobacterias de *Ceanothus velutinus* mejoran la eficiencia de propagación de esquejes y la biomasa de *Arabidopsis*. *Frente. Ciencia vegetal*. 2024, 15, 1374877. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
18. Kim, K.-H.; Lee, B.-M. Efectos del cambio climático y la tolerancia a la sequía en el crecimiento del maíz. *Plantas* 2023, 12, 3548. [\[CrossRef\]](#)
19. Ziyomo, C.; Bernardo, R. Tolerancia a la sequía en el maíz: selección indirecta a través de rasgos secundarios versus selección de todo el genoma. *Ciencia de cultivos*. 2013, 53, 1269–1275. [\[Referencia cruzada\]](#)
20. Hussain, HA; De los hombres.; Hussain, S.; Chen, Y.; Ali, S.; Zhang, S.; Zhang, K.; Li, Y.; Xu, Q.; Liao, C.; et al. Efectos interactivos de la sequía y el estrés por calor sobre los atributos morfofisiológicos, el rendimiento, la absorción de nutrientes y el estado oxidativo en los híbridos de maíz. *Ciencia. Rep.* 2019, 9, 3890. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
21. Siebers, MH; Slaterry, RA; Yendrek, CR; Locke, AM; Arrastre, D.; Ainsworth, EA; Bernacchi, CJ; Ort, DR Las olas de calor simuladas durante las etapas reproductivas del maíz alteran el crecimiento reproductivo pero no tienen un efecto duradero cuando se aplican durante las etapas vegetativas. *Agrícola. Ecosistema. Reinar.* 2017, 240, 162–170. [\[Referencia cruzada\]](#)
22. Neiff, N.; Trachsel, S.; Valentínuz, OR; Balbí, CN; Andrade, FH Altas temperaturas alrededor de la floración del maíz: efectos sobre la fotosíntesis y el rendimiento de grano en tres genotipos. *Ciencia de cultivos*. 2016, 56, 2702–2712. [\[Referencia cruzada\]](#)
23. Lobell, DB; Bänziger, M.; Magorokosho, C.; Vivek, B. Efectos del calor no lineales en el maíz africano como lo demuestra el rendimiento histórico. *Ensayos. Nat. Subir. Chang.* 2011, 1, 42–45. [\[Referencia cruzada\]](#)
24. Hatfield, J. El aumento de temperaturas tiene efectos espectaculares sobre el crecimiento y el rendimiento de grano de tres híbridos de maíz. *Agrícola. Reinar.* 2016, 1, 150006. [\[Referencia cruzada\]](#)
25. Boehlein, SK; Liu, P.; Webster, A.; Ribeiro, C.; Suzuki, M.; Wu, S.; Guan, J.-C.; Stewart, JD; Tracy, WF; Se instala, AM; et al. Efectos de la exposición prolongada a temperaturas elevadas sobre el desarrollo del endospermo de *Zea mays* durante el llenado del grano. *Planta J.* 2019, 99, 23–40. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
26. Kahir, R. Efecto del estrés hídrico en diferentes etapas de desarrollo sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo del maíz. *Res. de cultivos extensivos*. 2004, 89, 1–16. [\[Referencia cruzada\]](#)
27. Hütsch, BW; Fausto, F.; Jung, S.; Schubert, S. El estrés por sequía durante la floración del maíz puede provocar el aborto del grano por inhibición de Actividad H⁺-ATPasa de la membrana plasmática. *J. Nutrición vegetal. Ciencia del suelo*. 2024, 187, 321–332. [\[Referencia cruzada\]](#)
28. Aslam, M.; Maqbool, MA; Cengiz, R. Estrés por sequía en maíz (*Zea mays* L.): efectos, mecanismo de resistencia, logros globales y estrategias biológicas de mejora; Springer: Berlín/Heidelberg, Alemania, 2015; ISBN 978-3-319-25442-5.
29. Izaurralde, RC; Thomson, AM; Morgan, JA; Fay, Pensilvania; Polley, HW; Hatfield, JL Impactos climáticos en la agricultura: implicaciones para la Producción de Forrajes y Pastizales. *Agrón. J.* 2011, 103, 371–381. [\[Referencia cruzada\]](#)
30. Gabaldón-Leal, C.; Webber, H.; Otegui, ME; Slafer, Georgia; Ordóñez, RA; Gaiser, T.; Lorita, IJ; Ruiz-Ramos, M.; Ewert, F. Modelización del impacto del estrés por calor en la formación del rendimiento del maíz. *Res. de cultivos extensivos*. 2016, 198, 226–237. [\[Referencia cruzada\]](#)
31. Sol, J.; Wang, H.; Ren, H.; Zhao, B.; Zhang, J.; Ren, B.; Liu, P. Maíz (*Zea mays* L.) Respuestas al estrés por calor: mecanismos que alteran el desarrollo y el equilibrio hormonal de las borlas y el polen. *J. Agrón. Ciencia de cultivos*. 2023, 209, 502–516. [\[Referencia cruzada\]](#)
32. Singh, V.; Krause, M.; Sandhu, D.; Sekhon, RS; Kaundal, A. Predicción de la tolerancia al estrés por salinidad para rasgos relacionados con la biomasa en maíz (*Zea mays* L.) utilizando marcadores de todo el genoma. *Genoma de la planta* 2023, 16, e20385. [\[Referencia cruzada\]](#)
33. Farooq, M.; Hussain, M.; Wakeel, A.; Siddique, KHM Estrés salino en maíz: efectos, mecanismos de resistencia y manejo. Una revisión. *Agrón. Sostener. Desarrollo*. 2015, 35, 461–481. [\[Referencia cruzada\]](#)

34. Gong, X.; Chao, L.; Zhou, M.; Hong, M.; Luo, L.; Wang, L.; Ying, W.; Jingwei, C.; Songjie, G.; Fashui, H. Daños oxidativos de plántulas de maíz causados por la exposición a una combinación de deficiencia de potasio y estrés salino. *Suelo vegetal* 2011, 340, 443–452. [\[Referencia cruzada\]](#)
35. Kaya, C.; Ashraf, M.; Dikilitas, M.; Tuna, AL Alivio de los efectos adversos inducidos por el estrés salino en las plantas de maíz mediante la aplicación exógena de ácido indolacético (IAA) y nutrientes inorgánicos: un ensayo de campo. Agosto. *J. Ciencia de cultivos*. 2013, 7, 249–254.
36. Katerji, N.; van Hoorn, JW; Hamdy, A.; Karam, F.; Mastrorilli, M. Efecto de la salinidad sobre el estrés hídrico, el crecimiento y el rendimiento del maíz y Girasol. *Agrícola. Gestión del agua*. 1996, 30, 237–249. [\[Referencia cruzada\]](#)
37. Shahzad, M.; Witzel, K.; Zörb, C.; Mühling, KH Cambios relacionados con el crecimiento en los patrones de iones subcelulares en hojas de maíz (*Zea mays* L.) bajo estrés salino. *J. Agrón. Ciencia de cultivos*. 2012, 198, 46–56. [\[Referencia cruzada\]](#)
38. Arshad, M.; Ranamukhaarachchi, SL; Ahmad, S.; Nawaz, R.; Qayyum, MMN; Razaq, A.; Faiz, F. Variabilidad y correlación de atributos seleccionados del suelo y rendimiento del maíz influenciados por sistemas de labranza en agroecosistemas montañosos. *J. Conservación del agua del suelo*. 2022, 77, 466–481. [\[Referencia cruzada\]](#)
39. Kumar, J.; Abbo, S. Genética del tiempo de floración del garbanzo y su influencia en la productividad en ambientes semiáridos. *Adv. Agrón.* 2001, 72, 107–138. [\[Referencia cruzada\]](#)
40. Turner, N.; Wright, G.; Siddique, K. Adaptación de leguminosas de grano (legumbres) a entornos con escasez de agua. *Adv. Agrón.* 2001, 71, 193–231. [\[Referencia cruzada\]](#)
41. Khan, S.; Anwar, S.; Ashraf, MI; Khaliq, B.; Sol, M.; Hussain, S.; Gao, Z.; Noor, H.; Alam, S. Mecanismos y adaptación. Estrategias para mejorar la tolerancia al calor en el arroz. Una revisión. *Plantas* 2019, 8, 508. [\[CrossRef\]](#)
42. Seleiman, MF; Al-Suhaibani, N.; Ali, N.; Akmal, M.; Alotaibi, M.; Refay, Y.; Dindaroglu, T.; Abdul-Wajid, HH; Battaglia, ML Impactos del estrés por sequía en las plantas y diferentes enfoques para aliviar sus efectos adversos. *Plantas* 2021, 10, 259. [\[CrossRef\]](#)
43. Zhang, F.; Wang, P.; Zou, YN; Wu, Q.-S.; Kuća, K. Efectos de los hongos micorrizicos sobre el crecimiento del pelo de la raíz y los niveles hormonales de la raíz principal y las raíces laterales en naranja trifoliada bajo estrés por sequía. *Arco. Agrón. Ciencia del suelo*. 2019, 65, 1316–1330. [\[Referencia cruzada\]](#)
44. Blum, A. El ajuste osmótico es un motor adaptativo principal al estrés por sequía en apoyo de la producción vegetal. *Entorno de células vegetales*. 2017, 40, 4–10. [\[Referencia cruzada\]](#)
45. Lamaoui, M.; Jemo, M.; Datla, R.; Bekkaoui, F. Estrés por calor y sequía en los cultivos y enfoques para mitigarlo. *Frente. Química*. 2018, 6, 26. [\[Referencia cruzada\]](#)
46. Rajput, VD; Harish; Singh, RK; Verma, KK; Sharma, L.; Quiroz-Figueroa, FR; Meena, M.; Gour, VS; Minkina, T.; Sushkova, S.; et al. Desarrollos recientes en el mecanismo de defensa antioxidante enzimático en plantas con especial referencia al estrés abiótico. *Biología* 2021, 10, 267. [\[CrossRef\]](#)
47. Wang, C.; Yang, A.; Yin, H.; Zhang, J. Influencia del estrés hídrico en el contenido de hormonas endógenas y el daño celular del maíz Plántulas. *J. Integral. Biol vegetal*. 2008, 50, 427–434. [\[Referencia cruzada\]](#)
48. Jones, B.; Gunnerås, SA; Petersson, SV; Tarkowski, P.; Graham, N.; Mayo, S.; Dolezal, K.; Sandberg, G.; Ljung, K. La regulación por citoquininas de la síntesis de auxinas en *Arabidopsis* implica un circuito de retroalimentación homeostática regulado mediante la transducción de señales de auxinas y citoquininas. *Célula vegetal* 2010, 22, 2956–2969. [\[Referencia cruzada\]](#)
49. Weiss, D.; Ori, N. Mecanismos de comunicación cruzada entre giberelina y otras hormonas. *Fisiol vegetal*. 2007, 144, 1240–1246. [\[Referencia cruzada\]](#)
50. Rao, SR; Qayyum, A.; Razaq, A.; Ahmad, M.; Mahmood, I.; Sher, A. Papel de la aplicación foliar de ácido salicílico y L- triptófano en la tolerancia del maíz a la sequía. *J.Anim. Ciencia vegetal*. 2012, 22, 768–772.
51. Shen, Y.-Y.; Wang, X.-F.; Wu, F.-Q.; Du, S.-Y.; Cao, Z.; Shang, Y.; Wang, X.-L.; Peng, C.-C.; Yu, X.-C.; Zhu, S.-Y.; et al. El La subunidad H de la mg-quelatasa es un receptor de ácido abscísico. *Naturaleza* 2006, 443, 823–826. [\[Referencia cruzada\]](#)
52. Hasanuzzaman, M.; Bhuyan, MHMB; Zulfikar, F.; Raza, A.; Mohsin, SM; Mahmud, JA; Fujita, M.; Fotopoulos, V. Especies reactivas de oxígeno y defensa antioxidante en plantas sometidas a estrés abiótico: revisando el papel crucial de un regulador de defensa universal. *Antioxidantes* 2020, 9, 681. [\[CrossRef\]](#)
53. Sandhu, D.; Kaundal, A. Dinámica de la tolerancia a la sal: perspectivas moleculares. En *Biotechnologías de mejora de cultivos*, Volumen 3: Enfoques genómicos; Gosal, SS, Wani, SH, Eds.; Springer International Publishing: Cham, Suiza, 2018; págs. 25–40, ISBN 978-3-319-94746-4.
54. Amin, I.; Rasool, S.; Mir, MA; Wani, W.; Masoodi, KZ; Ahmad, P. Homeostasis iónica para la tolerancia a la salinidad en plantas: un estudio molecular Acercarse. *Fisiol. Planta* 2021, 171, 578–594. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
55. Basu, S.; Kumar, A.; Benazir, I.; Kumar, G. Reevaluación del papel de la homeostasis de los iones para mejorar la tolerancia a la salinidad en las plantas de cultivo. *Fisiol. Planta*. 2021, 171, 502–519. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
56. Zhou, X.; Li, J.; Wang, Y.; Liang, X.; Zhang, M.; Lu, M.; Guo, Y.; Qin, F.; Jiang, C. La vía SOS clásica confiere naturalidad Variación de la tolerancia a la sal en maíz. *Nuevo fitol.* 2022, 236, 479–494. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
57. Yang, Y.; Guo, Y. Aclaración de los mecanismos moleculares que median las respuestas de las plantas al estrés por sal. *Nuevo fitol.* 2018, 217, 523–539. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
58. Cao, Y.; Wang, Y.; Gui, C.; Nguvo, KJ; Mamá, L.; Wang, Q.; Shen, Q.; Zhang, R.; Gao, X. Desencadenantes beneficiosos de *Rhizobacterium* que inducen la resistencia sistémica del maíz a la pudrición del tallo por *Gibberella* mediante señalización de calcio. *Mol. Interacción de microbios vegetales*. 2023, 36, 516–528. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)

59. Yao, X.; Horie, T.; Xue, S.; Leung, H.-Y.; Katsuhara, M.; Brodsky, DE; Wu, Y.; Schroeder, JI Selectividades diferenciales de transporte de sodio y potasio de los transportadores OshKT2;1 y OshKT2;2 de arroz en células vegetales. *Fisiol vegetal*. 2009, 152, 341–355. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
60. Zivcak, M.; Bréštic, M.; Sytar, O. Ajuste osmótico y adaptación de las plantas al estrés por sequía. En *Tolerancia al estrés por sequía en las plantas*, Vol. 1: Fisiología y bioquímica; Hossain, MA, Wani, SH, Bhattacharjee, S., Burritt, DJ, Tran, L.-SP, Eds.; Springer International Publishing: Cham, Suiza, 2016; págs. 105-143, ISBN 978-3-319-28899-4.
61. Subbarao, GV; Nam, Nuevo Hampshire; Chauhan, YS; Johansen, C. Ajuste osmótico, relaciones hídricas y removilización de carbohidratos en gandul bajo déficit de agua. *J. Fisiol vegetal*. 2000, 157, 651–659. [\[Referencia cruzada\]](#)
62. Ghosh, Reino Unido; Islam, Minnesota; Siddiqui, Minnesota; Khan, MAR Comprensión de las funciones de los osmolitos en la aclimatación de las plantas a un entorno cambiante: una revisión del mecanismo potencial. *Señal de Planta. Comportamiento*. 2021, 16, 1913306. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
63. Yancey, Solutos compatibles y contrarrestantes del PH: protección de las células desde el Mar Muerto hasta las profundidades del mar. *Ciencia. Prog.* 2004, 87, 1–24. [\[Referencia cruzada\]](#)
64. Ashraf, M.; Foolad, MR Funciones de la glicina betaína y la prolina en la mejora de la resistencia al estrés abiótico de las plantas. *Reinar. Exp. Bot.* 2007, 59, 206–216. [\[Referencia cruzada\]](#)
65. Yoshiba, Y.; Kiyosue, T.; Nakashima, K.; Yamaguchi-Shinozaki, K.; Shinozaki, K. Regulación de los niveles de prolina como osmolito en plantas bajo estrés hídrico. *Fisiol de células vegetales*. 1997, 38, 1095–1102. [\[Referencia cruzada\]](#)
66. Rosa, M.; Prado, C.; Podazza, G.; Interdonato, R.; González, JA; Hilal, M.; Prado, FE Azúcares solubles: metabolismo, detección y estrés abiótico. *Señal de Planta. Comportamiento*. 2009, 4, 388–393. [\[Referencia cruzada\]](#)
67. Liu, F.-F.; Ji, L.; Zhang, L.; Dong, X.-Y.; Sun, Y. Base molecular para la estabilidad de proteínas inducida por polioles revelada por métodos moleculares Simulaciones dinámicas. *J. química. Física*. 2010, 132, 225103. [\[Referencia cruzada\]](#)
68. Njeru, F.; Wambua, A.; Muge, E.; Haesaert, G.; Gettemans, J.; Misinzo, G. Principales tensiones bióticas que afectan la producción de maíz en Kenia y sus implicaciones para la seguridad alimentaria. *PeerJ* 2023, 11, e15685. [\[Referencia cruzada\]](#)
69. Lodha, TD; Hembram, P.; Nitile Tep, JB Proteómica: un enfoque exitoso para comprender el mecanismo molecular de Interacción Planta-Patógeno. *Soy. J. Ciencia vegetal*. 2013, 2013, 32899. [\[Referencia cruzada\]](#)
70. Gong, F.; Yang, L.; Tai, F.; Hu, X.; Wang, W. "Ómicas" de la respuesta al estrés del maíz para la producción sostenible de alimentos: oportunidades y Desafíos. *Ómicas J. Integr. Biol.* 2014, 18, 714–732. [\[Referencia cruzada\]](#)
71. Basu, SK; Dutta, M.; Goyal, A.; Bhowmik, PK; Kumar, J.; Nandy, S.; Scagliusi, SM; Prasad, R. Es un cultivo genéticamente modificado ¿Respuesta para la próxima Revolución Verde? *Cultivos transgénicos* 2010, 1, 68–79. [\[Referencia cruzada\]](#)
72. Hung, H.-Y.; Shannon, LM; Tian, F.; Bradbury, PJ; Chen, C.; Flint-Garcia, SA; McMullen, MD; mercancias, D.; Buckler, ES; Doebley, JF; et al. ZmCCT y la base genética de la adaptación a la duración del día que subyace a la propagación del maíz después de la domesticación. *Proc. Nacional. Acad. Ciencia. EE.UU.* 2012, 109, E1913–E1921. [\[Referencia cruzada\]](#)
73. Jasso-Robles, FI; Jiménez-Bremont, JF; Becerra-Flora, A.; Juárez-Montiel, M.; González, ME; Pieckenstain, Florida; García De La Cruz, RF; Rodríguez-Kessler, M. La inhibición de la actividad de la poliaminooxidasa afecta el desarrollo tumoral durante la interacción maíz-Ustilago maydis. *Fisiol vegetal. Bioquímica*. 2016, 102, 115-124. [\[Referencia cruzada\]](#)
74. Takahashi, Y.; Berberich, T.; Miyazaki, A.; Seo, S.; Ohashi, Y.; Kusano, T. Señalización de espermina en el tabaco: la activación de proteínas quinasas activadas por mitógenos por parte de espermina está mediada por disfunción mitocondrial. *Planta J.* 2003, 36, 820–829. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
75. Herridge, DF; Pueblos, MB; Boddey, RM Insumos globales de fijación biológica de nitrógeno en sistemas agrícolas. *Suelo vegetal* 2008, 311, 1–18. [\[Referencia cruzada\]](#)
76. Pueblos, MB; Brockwell, J.; Herridge, DF; Rochester, IJ; Alves, BJR; Urquiaga, S.; Boddey, RM; Dakora, FD; Bhattarai, S.; Máscara, SL; et al. Las contribuciones de las leguminosas fijadoras de nitrógeno a la productividad de los sistemas agrícolas. *Simbiosis* 2009, 48, 1–17. [\[Referencia cruzada\]](#)
77. Akiyama, K.; Hayashi, H. Estrigolactonas: señales químicas para simbiosis de hongos y malezas parásitas en raíces de plantas. *Ana. Bot.* 2006, 97, 925–931. [\[Referencia cruzada\]](#)
78. Lucido, A.; Andrade, F.; Basallo, O.; Eleiwa, A.; Marín-Sanguino, A.; Vilapriyó, E.; Sorribas, A.; Alves, R. Modelado de los efectos de Niveles de estrigolactona en la arquitectura del sistema radicular del maíz. *Frente. Ciencia vegetal*. 2024, 14, 1329556. [\[Referencia cruzada\]](#)
79. Guan, JC; Koch, KE; Suzuki, M.; Wu, S.; Latshaw, S.; Petrucci, T.; Goulet, C.; Klee, HJ; McCarty, DR Diversas funciones de la señalización de estrigolactona en la arquitectura del maíz y el desacoplamiento de una subred de ramificación específica. *Fisiol vegetal*. 2012, 160, 1303–1317. [\[Referencia cruzada\]](#)
80. Género, A.; Chabaud, M.; Timmers, T.; Bonfante, P.; Barker, DG Los hongos micorrízicos arbusculares provocan un nuevo aparato intracelular en las células epidérmicas de la raíz de Medicago Truncatula antes de la infección. *Célula vegetal* 2005, 17, 3489–3499. [\[Referencia cruzada\]](#)
81. Mortier, E.; Mounier, A.; Kreplak, J.; Martin-Laurent, F.; Recorbet, G.; Lamotte, O. Evidencia de que una red común de micorrizas arbusculares alivia la escasez de fosfato en plantas de maíz y árboles jóvenes de nogal interconectados. *Frente. Ciencia vegetal*. 2023, 14, 1206047. [\[Referencia cruzada\]](#)
82. Wang, Q.; Liu, M.; Wang, Z.; Li, J.; Liu, K.; Huang, D. El papel de la simbiosis de micorrizas arbusculares en el estrés abiótico de las plantas. *Frente. Microbiol.* 2024, 14, 1323881. [\[Referencia cruzada\]](#)
83. Hui, J.; An, X.; Li, Z.; Neuhauser, B.; Ludewig, U.; Wu, X.; Schulze, W.; Chen, F.; Feng, G.; Lambers, H.; et al. El transportador de amonio específico de las micorrizas ZmAMT3;1 media la absorción de nitrógeno dependiente de las micorrizas en las raíces del maíz. *Célula vegetal* 2022, 34, 4066–4087. [\[Referencia cruzada\]](#)

84. Cheng, Z.; Meng, L.; Yin, T.; Li, Y.; Zhang, Y.; Li, S. Cambios en la diversidad de rizobios del suelo y sus efectos sobre la eficiencia simbiótica de la soja intercalada con el maíz. *Agronomía* 2023, 13, 997. [\[CrossRef\]](#)
85. Lucas, TMR; Carlos, HC; Fabio, LCM; Gustavo, VM *Azospirillum* spp. Potencial de crecimiento y rendimiento del maíz. *África. J. Biotecnología*. 2018, 17, 574–585. [\[Referencia cruzada\]](#)
86. Hayat, R.; Ahmed, I.; Sheirdil, RA Una descripción general de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR) para la agricultura sostenible. En *Producción de Cultivos para el Mejoramiento Agrícola*; Ashraf, M., Öztürk, M., Ahmad, MSA, Aksoy, A., Eds.; Springer: Dordrecht, Países Bajos, 2012; págs. 557–579, ISBN 978-94-007-4115-7.
87. García de Salamone, IE; Döbereiner, J.; Urquiaga, S.; Boddey, RM Fijación biológica de nitrógeno en asociaciones de genotipo de maíz y cepa de *Azospirillum* según lo evaluado mediante la técnica de dilución de isótopos ^{15}N . *Biol. Fertil. Suelos* 1996, 23, 249–256. [\[Referencia cruzada\]](#)
88. Deynze, AV; Zamora, P.; Delaux, P.-M.; Heitmann, C.; Jayaraman, D.; Rajasekar, S.; Graham, D.; Maeda, J.; Gibson, D.; Schwartz, KD; et al. La fijación de nitrógeno en una variedad local de maíz está respaldada por una microbiota diazotrófica asociada al mucílago. *PLoS Biol.* 2018, 16, e2006352. [\[Referencia cruzada\]](#)
89. Xu, L.; Wang, A.; Wang, J.; Wei, Q.; Zhang, W. Piriformospora indica confiere tolerancia a la sequía a *Zea mays* L. mediante mejora de actividad antioxidante y expresión de genes relacionados con la sequía. *Cultivo J.* 2017, 5, 251–258. [\[Referencia cruzada\]](#)
90. Ali, B.; Hafeez, A.; Afridi, MS; Javed, MA; Sumaira; Suleman, F.; Nadeem, M.; Ali, S.; Alwahibi, MS; Elshikh, MS; et al. Tolerancia al estrés por salinidad mediada por bacterias en el maíz (*Zea mays* L.): un camino afortunado hacia la agricultura sostenible. *ACS Omega* 2023, 8, 20471–20487. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
91. Ryals, J.; Neuenschwander, U.; Willits, M.; Molina, A.; Steiner, H.; Hunt, M. Resistencia sistémica adquirida. *Célula vegetal* 1996, 8, 1809–1819. [\[Referencia cruzada\]](#) [\[PubMed\]](#)
92. Yu, Y.; Gui, Y.; Li, Z.; Jiang, C.; Guo, J.; Niu, D. Resistencia sistémica inducida para mejorar la inmunidad de las plantas mediante microbios beneficiosos. *Plantas* 2022, 11, 386. [\[CrossRef\]](#)
93. Bakker, PAHM; Doornbos, RF; Zamioudis, C.; Berendsen, RL; Pieterse, Resistencia sistémica inducida por CMJ y la Microbioma de la rizosfera. *Patol de plantas. J.* 2013, 29, 136–143. [\[Referencia cruzada\]](#)
94. Saravanakumar, K.; Fan, L.; Fu, K.; Yu, C.; Wang, M.; Xia, H.; Sol, J.; Li, Y.; Chen, J. La celulasa de *Trichoderma harzianum* interactúa con las raíces y desencadena la resistencia sistémica inducida a las enfermedades foliares en el maíz. *Ciencia. Rep.* 2016, 6, 35543. [\[CrossRef\]](#)
95. Rojas-Tapias, D.; Moreno-Galván, A.; Pardo-Díaz, S.; Obando, M.; Rivera, D.; Bonilla, R. Efecto de la inoculación con bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPB) sobre la mejora del estrés salino en maíz (*Zea mays*). *Aplica. Ecología del suelo.* 2012, 61, 264–272. [\[Referencia cruzada\]](#)
96. Naseem, H.; Bano, A. Papel de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal y su exopolisacárido en la tolerancia a la sequía de Maíz. *J. Interacción de plantas.* 2014, 9, 689–701. [\[Referencia cruzada\]](#)
97. Gou, W.; Tian, L.; Ruan, Z.; Zheng, P.; Chen, F.; Zhang, L.; Cui, Z.; Zheng, P.; Li, Z.; Gao, M.; et al. Acumulación de colina y glicinebetaína y tolerancia al estrés por sequía inducida en maíz (*Zea mays*) por tres cepas de rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR). *Paquete. J.Bot.* 2015, 47, 581–586.
98. Huang, X.-F.; Zhou, D.; Lapsansky, E.; Reardón, K.; Guo, J.; Andales, M.; Vivanco, J.; Manter, D. *Mitsuraria* sp. y *Burkholderia* sp. de *Arabidopsis Rhizosphere* mejora la tolerancia a la sequía en *Arabidopsis thaliana* y maíz (*Zea mays* L.). *Suelo vegetal* 2017, 419, 523–539. [\[Referencia cruzada\]](#)
99. Moreno-Galván, A.; Cortés-Patiño, S.; Romero-Perdomo, F.; Uribe-Vélez, D.; Basán, Y.; Bonilla, R. Acumulación de prolina y actividad de glutatión reductasa inducida por rizobacterias tolerantes a la sequía como mecanismos potenciales para aliviar el estrés por sequía en el pasto de Guinea. *Aplica. Ecología del suelo.* 2020, 147, 103367. [\[Referencia cruzada\]](#)
100. Molina-Romero, D.; Báez, A.; Quintero Hernández, V.; Castañeda-Lucio, M.; Fuentes-Ramírez, LE; Bustillos Cristales, MdR; Rodríguez-Andrade, O.; Morales-García, YE; Munive, A.; Muñoz-Rojas, J. Mezcla Bacteriana Compatible, Tolerante a la Desecación, Mejora el Crecimiento de las Plantas de Maíz. *MÁS UNO* 2017, 12, e0187913. [\[Referencia cruzada\]](#)
101. Baño, Q.; Ilyas, N.; Baño, A.; Zafar, N.; Akram, A.; Hassan, FU Efecto de la inoculación de *Azospirillum* en maíz (*Zea mays* L.) en Estrés por sequía. *Paquete. J.Bot.* 2013, 45, 13–20.
102. Cohen, A.; Travaglia, C.; Bottini, R.; Piccoli, P. Participación del ácido abscísico y las giberelinas producidas por el *azospirillum* endofítico en el alivio de los efectos de la sequía en el maíz. *Botánica* 2009, 87, 455–462. [\[Referencia cruzada\]](#)
103. Vardharajula, S.; Shaik, ZA; Grover, M.; Reddy, G.; Venkateswarlu, B. Crecimiento de plantas tolerantes a la sequía que promueven *Bacillus* spp.: Efecto sobre el crecimiento, los osmolitos y el estado antioxidante del maíz bajo estrés por sequía. *J. Interacción de plantas.* 2011, 6, 1–14. [\[Referencia cruzada\]](#)
104. Naveed, M.; Mitter, B.; Reichenauer, TG; Wieczorek, K.; Sessitsch, A. Aumento de la resiliencia del maíz al estrés por sequía mediante la colonización endofítica por *Burkholderia phytofirmans* PsJN y *Enterobacter* sp. FD17. *Reinar. Exp. Bot.* 2014, 97, 30–39. [\[Referencia cruzada\]](#)
105. Quiroga, G.; Erice, G.; Ding, L.; Chaumont, F.; Aroca, R.; Ruiz-Lozano, JM La simbiosis de micorrizas arbusculares regula la actividad de las acuaporinas y mejora la permeabilidad al agua de las células de la raíz en plantas de maíz sometidas a estrés hídrico. *Entorno de células vegetales.* 2019, 42, 2274–2290. [\[Referencia cruzada\]](#)
106. Yasmín, H.; Nosheen, A.; Naz, R.; Baño, A.; Keyani, R. Inducción de tolerancia a la sequía mediada por PGPR asistida por L-triptófano en Maíz (*Zea mays* L.). *J. Interacción de plantas.* 2017, 12, 567–578. [\[Referencia cruzada\]](#)
107. Curá, JA; Franz, DR; Filosofía, JE; Balestrasse, KB; Burgueño, LE Inoculación con *Azospirillum* sp. y *Herbaspirillum* sp. Las bacterias aumentan la tolerancia del maíz al estrés por sequía. *Microorganismos* 2017, 5, 41. [\[CrossRef\]](#)

108. Krishnamoorthy, R.; Kim, K.; Subramanian, P.; Senthilkumar, M.; Anandham, R.; Sa, T. Los hongos micorrízicos arbusculares y las bacterias asociadas aisladas de suelos afectados por la sal mejoran la tolerancia del maíz a la salinidad en suelos de recuperación costera. *Agrícola. Ecosistema. Reinar*. 2016, 231, 233–239. [\[Referencia cruzada\]](#)
109. Baño, A.; Fátima, M. Tolerancia a la sal en *Zea mays* (L). Después de la inoculación con *Rhizobium* y *Pseudomonas*. *Biol. Fértil. Suelos* 2009, 45, 405–413. [\[Referencia cruzada\]](#)
110. Nadeem, SM; Zahir, ZA; Naveed, M.; Arshad, M. Las rizobacterias que contienen ACC-desaminasa confieren tolerancia a la sal en el maíz cultivado en campos afectados por la sal. *Poder. J. Microbiol.* 2009, 55, 1302–1309. [\[Referencia cruzada\]](#)
111. Sheng, M.; Tang, M.; Zhang, F.; Huang, Y. Influencia de las micorrizas arbusculares en solutos orgánicos en hojas de maíz bajo sal. *Estrés. Micorrizas* 2011, 21, 423–430. [\[Referencia cruzada\]](#)
112. Chen, L.; Liu, Y.; Wu, G.; Kimani, V.; Shen, Q.; Zhang, N.; Zhang, R. Tolerancia inducida a la sal del maíz mediante inoculación de la rizosfera de *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Fisiol. Planta*. 2016, 158, 34–44. [\[Referencia cruzada\]](#)
113. Li, X.; Sol, P.; Zhang, Y.; Jin, C.; Guan, C. Una nueva cepa PGPR de *Kocuria rhizophila* Y1 mejora la tolerancia al estrés salino en el maíz mediante la regulación de los niveles de fitohormonas, la adquisición de nutrientes, el potencial redox, la homeostasis iónica, la capacidad fotosintética y la expresión de genes que responden al estrés. *Reinar. Exp. Bot.* 2020, 174, 104023. [\[Referencia cruzada\]](#)
114. Ahmad, M.; Imtiaz, M.; Nawaz, MS; Mubeen, F.; Sarwar, Y.; Hayat, M.; Asif, M.; Naqvi, RZ; Ahmad, M.; Imran, A. El Consorcio PGPR termotolerante B3P modula la maquinaria fisiobioquímica y molecular para mejorar la tolerancia al calor en el maíz durante el crecimiento vegetativo temprano. *Ana. Microbiol.* 2023, 73, 34. [\[Referencia cruzada\]](#)
115. Mathur, S.; Agnihotri, R.; Sharma, diputado; Reddy, realidad virtual; Jajoo, A. Efecto del estrés por altas temperaturas en los rasgos fisiológicos de las plantas y Simbiosis micorrícica en plantas de maíz. *J. Hongos* 2021, 7, 867. [\[CrossRef\]](#)
116. Zhu, X.; Canción, F.-B.; Xu, H.-W. Las micorrizas arbusculares mejoran el estrés por bajas temperaturas en el maíz mediante alteraciones en el agua huésped Estado y fotosíntesis. *Suelo vegetal* 2010, 331, 129–137. [\[Referencia cruzada\]](#)
117. Mathur, S.; Jajoo, A. Los hongos micorrízicos arbusculares protegen las plantas de maíz del estrés por altas temperaturas regulando la fotosíntesis. *Tema II Heterogeneidad. Prod. de cultivos industriales.* 2020, 143, 111934. [\[Referencia cruzada\]](#)

Descargo de responsabilidad/Nota del editor: Las declaraciones, opiniones y datos contenidos en todas las publicaciones son únicamente de los autores y contribuyentes individuales y no de MDPI ni de los editores. MDPI y/o los editores renuncian a toda responsabilidad por cualquier daño a personas o propiedad que resulte de cualquier idea, método, instrucción o producto mencionado en el contenido.