

Papel de las plantas y sus hongos micorrízicos ante la contaminación por nanomateriales en suelo

The role of plants and their mycorrhizal fungi in response to soil contamination by nanomaterials

Blanca Edith Millán-Chiu*,[†]

ABSTRACT: The increasing production and release of nanomaterials into the environment have pointed out problems about their potential toxicity in terrestrial systems, particularly within agroecosystems. Plants serve as the basis of ecological balance and trophic networks and are generally adapted to grow under certain abiotic stress conditions. However, anthropogenic nanomaterials can add additional stress burdens, disrupting plant physiology, inducing oxidative responses, interfering with ionic homeostasis, damaging essential macromolecules, and inhibiting plant growth. Mycorrhizal associations have been shown to play a protective role through mechanisms such as the immobilization of nanomaterials within fungal hyphae, modulation of ionic transport, induction of enzymatic and non-enzymatic antioxidants, and stimulation of osmoprotectant production. These symbioses contribute to the attenuation of nanomaterial toxicity and enhance plant resilience. Nevertheless, the effectiveness of these interactions is influenced by multiple factors, including the concentration and type of nanomaterials, the identity of the plant and fungal species involved, and soil conditions. This work offers a review of advances in understanding plant-mycorrhizal fungus interactions under soil nanocontaminant stress. It emphasizes the biological mechanisms involved in damage mitigation and highlights emerging perspectives for exploitation.

KEYWORDS: filamentous fungi, ectomycorrhiza, endomycorrhiza, arbuscular mycorrhiza, plants, nanomaterials, nanocontaminants.

RESUMEN: La creciente producción y liberación de nanomateriales al ambiente ha despertado preocupación por su toxicidad potencial en sistemas terrestres, especialmente en agroecosistemas. Las plantas son la base del equilibrio ecológico y de las cadenas tróficas, y normalmente están adaptadas para desarrollarse en condiciones de estrés abiótico. No obstante, los nanomateriales de origen antropogénico pueden generar una carga adicional de tensión y alterar su fisiología, inducir respuestas oxidativas, interferir con la homeostasis iónica, dañar macromoléculas e inhibir el crecimiento vegetal. Las asociaciones micorrízicas han demostrado desempeñar un papel protector mediante mecanismos como la inmovilización de nanomateriales en las hifas, la modulación del tránsito iónico, la inducción de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos, así como la estimulación en la generación de osmoprotectores. Estas asociaciones contribuyen a reducir la toxicidad e incrementar la resiliencia vegetal. Sin embargo, la eficacia de estas simbiosis está condicionada por múltiples factores, como la concentración y el tipo de nanomateriales, la especie vegetal y fúngica involucradas, así como las condiciones edáficas. Este trabajo ofrece una revisión de avances en el conocimiento de la interacción entre plantas,

Recibido: 14 de mayo, 2025. Aceptado: 24 de septiembre, 2025. Publicado: 24 de octubre, 2025.

* Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Física Aplicada y Tecnología Avanzada. Investigadora por México, Secretaría de Ciencias, Humanidades Tecnología e Innovación.

[†] Autora de correspondencia: blanca.millan@fata.unam.mx



hongos micorrízicos y nanocontaminantes del suelo, destacando los mecanismos biológicos implicados en la mitigación del daño y las perspectivas para su aprovechamiento.

PALABRAS CLAVE: hongos filamentosos, ectomicorriza, endomicorriza, micorriza arbuscular, plantas, nanomateriales, nanocontaminantes.

Plantas

En el reino de las plantas, conocido como Plantae, se han identificado alrededor de 386 mil especies (Bánki *et al.*, Catalogue of Life, Taxon/P, 2025), agrupadas en dos grandes categorías: las plantas no vasculares y las vasculares. Como todos los seres vivos, las plantas están formadas por células, las cuales tienen una membrana lipídica y proteínas que las recubren. Hacia el interior se encuentran el núcleo, los retículos endoplasmáticos (rugoso y liso), ribosomas, mitocondrias, aparato de Golgi, peroxisomas, citoesqueleto y organelos exclusivos de las plantas, como los cloroplastos, amiloplastos, cromoplastos y grandes vacuolas que almacenan agua y nutrientes. Además, las células vegetales tienen una pared celular rígida conformada principalmente de celulosa y en plantas más complejas puede contener lignina, proteínas y otros compuestos. Entre las paredes celulares de células vecinas se forman pequeños canales llamados plasmodesmos, permitiendo el paso de agua y nutrientes (Kaplan 2001).

Las plantas no vasculares no desarrollan tejidos complejos. También son conocidas como briofitas. Incluyen a los musgos, las plantas hepáticas y las antocerofitas (figura 1). El ciclo de vida de estas plantas consta principalmente de dos etapas. En la etapa llamada gametofito, la planta nace de una espora, se fija al suelo y absorbe nutrientes mediante estructuras alargadas llamadas rizoides. Su cuerpo, conocido como talo, está formado por tejidos sencillos que realizan la fotosíntesis. Las hojas de estas plantas son muy delgadas, usualmente de una sola capa de células, lo cual limita su capacidad para transportar agua y nutrientes. Por eso, necesitan mantenerse en ambientes húmedos o estar cubiertas por una capa fina de agua. En la etapa de esporofito, desarrollan estructuras especializadas que producen esporas (Roberts, Roberts y Haigler, 2012). Dado que son muy sensibles a los cambios del entorno, las briofitas se utilizan frecuentemente como indicadores naturales de la calidad del aire y del agua en estudios ambientales (Sheffield y Rowntree, 2009).

Por otro lado, las plantas vasculares sí cuentan con tejidos especializados que les permiten mover el agua y los nutrientes de forma más eficiente. Este grupo incluye a la mayoría de las plantas. Se dividen en plantas sin semilla, como los helechos, y en plantas con semilla. Estas últimas se separan a su vez en dos grupos, las gimnospermas (como los pinos y otras coníferas, los cuales producen semillas, pero no flores) y las angiospermas, que sí producen flores y semillas. A su vez, las angiospermas se clasifican en monocotiledóneas y dicotiledóneas, según sus características morfológicas y fi-

FIGURA 1. Plantas briofitas: a) hepáticas, b) musgos.



Fuente: Fotografías de la autora.

siológicas (Kaplan, 2001). Las monocotiledóneas suelen ser plantas herbáceas como los cereales, el pasto, el bambú, la cebolla, el ajo, los lirios, las orquídeas y el plátano, entre otras. Sus semillas presentan un solo cotiledón (primera hoja), que por lo general nutre a la plántula en sus primeras etapas de desarrollo. Poseen un sistema radicular extenso y tallos delgados, normalmente por ausencia de cambium vascular; el xilema y el floema se disponen en forma de nervaduras paralelas a lo largo de las hojas y sus piezas florales se organizan en múltiplos de tres (Brian, 2022; González, 1999).

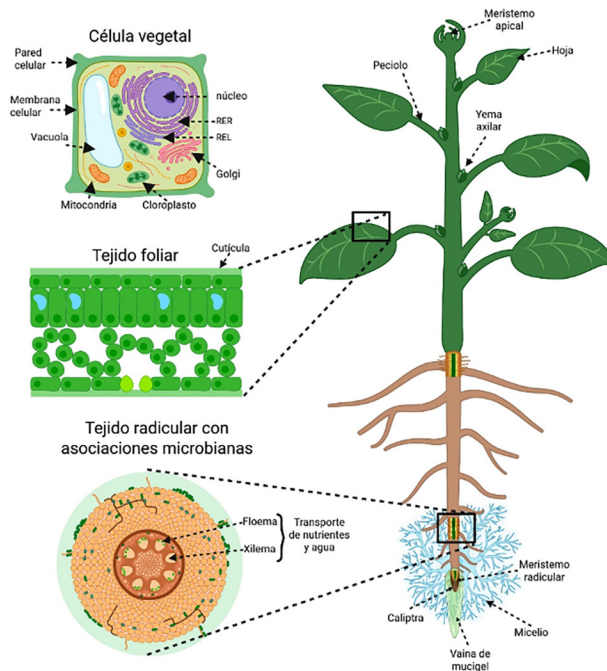
Por otro lado, las plantas dicotiledóneas como los árboles de roble y nogal, las hortalizas como el tomate, la zanahoria y las lechugas, las leguminosas como el frijol, las habas y los garbanzos y las plantas florales como la rosa, el clavel y la margarita presentan dos cotiledones en la semilla. Muchas de sus especies tienen crecimiento secundario, lo cual les permite producir madera y corteza. Desarrollan una raíz grande que funciona como eje principal (pivotante) de donde se originan raíces laterales más pequeñas. Sus hojas presentan una nervadura reticulada; mientras que sus elementos florales suelen organizarse en múltiplos de cuatro o cinco (Brian, 2022; González, 1999).

En las plantas vasculares, los tejidos tienen funciones definidas. Por ejemplo, el tejido meristemático está formado por células madre que se dividen para generar nuevos tejidos y se encuentra principalmente en las puntas de raíces y tallos. El tejido dérmico recubre la parte externa de la planta; su función es la protección. El tejido basal se encarga de la fotosíntesis y del almacenamiento de sustancias nutritivas. El tejido vascular incluye el xilema, que transporta agua y minerales desde las raíces hacia el resto de la planta a través de tubos reforzados con lignina, mientras que el floema es un conducto formado por células vivas, que distribuye los azúcares desde el tejido fotosintético hacia el resto de la planta. Finalmente, el tejido radicular permite la absorción de agua y minerales, el almacenamiento de

nutrientes y el anclaje de la planta al suelo (figura 2) (Millán-Chiu, Rodríguez-Torres y Loske, 2020; Berhin *et al.*, 2019).

Las plantas normalmente enfrentan factores de estrés, tanto bióticos (infecciones por patógenos y daño por herbivoría), como abióticos (disponibilidad limitada de agua, temperaturas extremas, radiación intensa, deficiencias nutricionales y acumulación de metales pesados), que pueden comprometer su fisiología y desarrollo (Zhu, 2016). Un componente central de la respuesta al estrés en plantas es la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y de nitrógeno (NOS), como el singulete de oxígeno (1O_2), el anión superóxido (O_2^-), el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), el radical hidroxilo ($\bullet OH$) y óxido nítrico (NO) (Milter 2017); moléculas que se producen como subproductos en reacciones bioquímicas como la respiración celular en la mitocondria, la fotosíntesis en los cloroplastos y la degradación lipídica en los peroxisomas (Noctor, Reichheld y Foyer, 2018). ROS y NOS también son aprovechadas por los organismos como mensajeros celulares, pues, en concentraciones basales, se usan como señales intracelulares, regulando procesos proliferativos como el crecimiento, la diferenciación y la división celular; pero también en procesos de muerte como la apoptosis, la mitofagia y la autofagia (Villalpando-Rodríguez y Gibson, 2021). Para evitar los efectos

FIGURA 2. Esquema general de la estructura de una planta vascular. Se muestran la célula vegetal y diferentes tipos de tejidos. También se ilustran sus asociaciones con hongos.



Fuente: Elaboración de la autora, creado en <https://BioRender.com>.

citotóxicos de una acumulación excesiva de ROS que puede desencadenar daño oxidativo, generar mutaciones, inhibición enzimática y desestabilización estructural, las plantas cuentan con un sistema antioxidante complejo, que incluye enzimas como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), peroxidasa (POD), glutatión peroxidasa (GPX) y proteínas tipo NOX (RBOHs), entre otras. Asimismo, mecanismos de regulación del hierro intracelular participan en el control del equilibrio redox (Mittler, 2017; Villalpando-Rodríguez y Gibson, 2021).

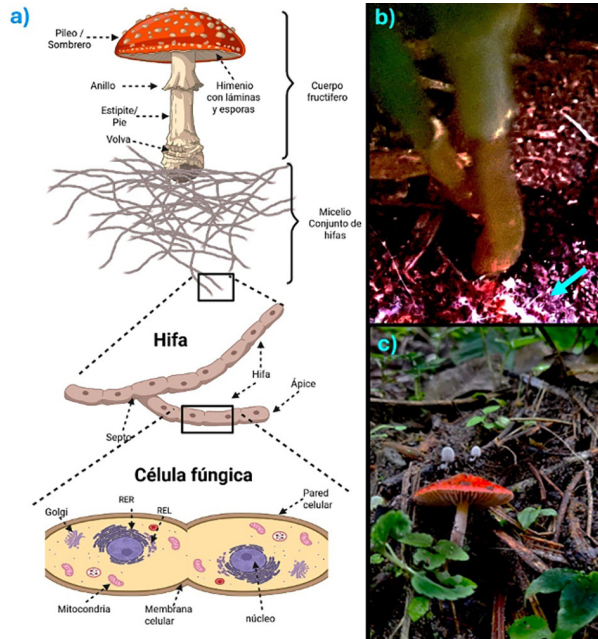
Las plantas son organismos eucariontes estructural y funcionalmente complejos. El conocimiento de sus adaptaciones celulares y tisulares frente a factores ambientales, así como de sus interacciones biológicas (beneficiosas, perjudiciales o neutras) con otros eucariontes como los hongos, detallados a continuación, permite analizar de una manera integral la dinámica de los ecosistemas.

Hongos

El reino Fungi constituye un grupo diverso; se estima que alberga entre 2.2 y 3.8 millones de especies, aunque a la fecha solo se han descrito aproximadamente 150,000 (Bánki, Catalogue of Life, Taxon/F, 2025; Hawksworth y Lücking, 2017). Desde el punto de vista morfológico, los hongos presentan dos formas de crecimiento principales como levaduras unicelulares o como micelios filamentosos. Estos últimos están conformados por una red de hifas multicelulares que se desarrollan y expanden sobre diversos sustratos, tales como suelo, materia orgánica en descomposición, tejidos vivos, frutas y otros materiales biológicos. A nivel celular, las hifas y levaduras poseen características estructurales típicas de los eucariontes, incluyendo una membrana plasmática y organelos como mitocondrias, retículo endoplásmico rugoso y liso, ribosomas, aparato de Golgi, peroxisomas y citoesqueleto. Poseen una pared celular compuesta por una compleja red tridimensional de polisacáridos estructurales, en la cual predominan la quitina y los glucanos, decorada con péptidos, glicoproteínas, glicolípidos y otros oligosacáridos cumpliendo funciones en el reconocimiento celular, la defensa frente a patógenos y la resistencia al estrés ambiental. En los hongos filamentosos, el crecimiento de las hifas es apical. Su nutrición es heterótrofa; se lleva a cabo en el ápice de la hifa, a partir de donde se secretan enzimas que degradan los compuestos complejos en moléculas más simples. La captación de estos nutrientes se localiza en una zona denominada collar (figura 3) (Money, 2016).

Históricamente, los hongos han sido empleados en la biotecnología tradicional para procesos fermentativos, tales como la producción de alimentos y las bebidas artesanales. En la actualidad, diversas cepas fúngicas catalogadas como seguras por la Administración de Medicamentos y Alimentos (FDA, por sus siglas en inglés) se utilizan en la industria alimentaria. Asimismo, varios hongos comestibles poseen alto valor gastronómico. Desde

FIGURA 3. a) Esquema de la estructura jerárquica en los hongos, células con algunos organelos, hifa, micelio y tejidos aéreos que constituyen el cuerpo fructífero; b) planta con micorriza (flecha); c) cuerpo fructífero de hongo en la naturaleza.



Fuente: Elaboración de la autora, creado en <https://BioRender.com>.

una perspectiva ecológica, los hongos desempeñan funciones como agentes descomponedores, facilitando la degradación de materia orgánica y contribuyendo al reciclaje de nutrientes y a la formación de suelo. Además, participan en el control biológico de plagas mediante la parasitación natural de plantas, insectos y otros animales. Otra función bien estudiada es su capacidad de establecer una asociación mutualista con las plantas, denominada micorriza, una interacción importante para la estabilidad y sano desarrollo de los ecosistemas.

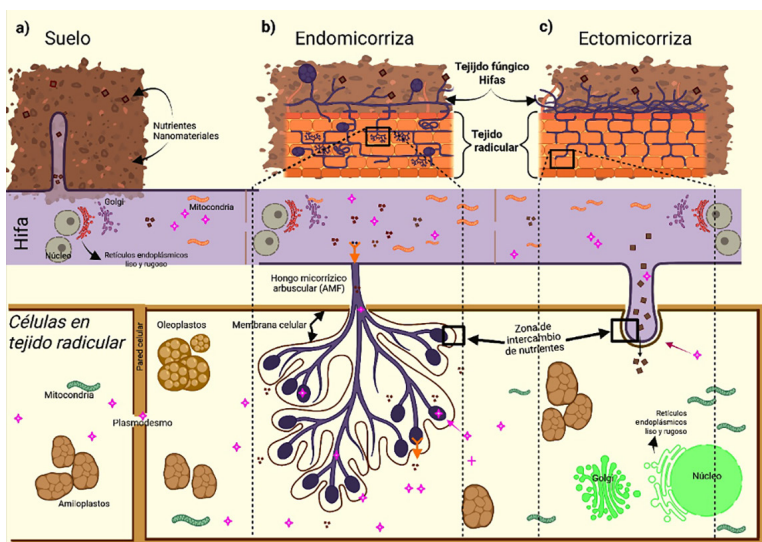
Micorrizas

Las micorrizas son asociaciones simbióticas mutualistas entre un hongo y una planta hospedera, en la cual ambas partes obtienen beneficios. Evidencias fósiles indican que los hongos existen en la Tierra desde hace al menos 460 millones de años y que, durante el periodo Devónico, ciertas plantas vasculares primitivas establecieron asociaciones con hongos filamentosos, posiblemente precursores de las micorrizas actuales, un evento de importancia ecológica y evolutiva para la colonización de las plantas en los ecosistemas terrestres (Taylor *et al.*, 1995).

Los hongos micorrízicos son de morfología filamentosa. Facilitan la absorción y transferencia de nutrientes minerales del suelo hacia la planta, en particular fósforo y nitrógeno, mediante la expansión de sus hifas en la rizosfera. A cambio, reciben carbohidratos derivados de la fotosíntesis en la planta, asegurando su supervivencia y actividad metabólica (Wahab *et al.*, 2023). Se estima que más del 80% de las especies vegetales terrestres, incluidas hepáticas, helechos, gimnospermas y angiospermas, son capaces de formar micorrizas (Smith y Read, 2008). El intercambio de nutrientes ocurre dentro de una estructura especializada de contacto, la cual exige la presencia activa y viable de ambos organismos. En el caso de los hongos que forman micorrizas arbusculares (AMF, por sus siglas en inglés), esta interfaz, denominada compartimiento interfacial, está conformada por una membrana derivada de la planta; un material semejante a la pared celular y las membranas fúngicas, lo cual permite una transferencia bidireccional eficiente de nutrientes (Mbodj, 2018).

Según la morfología del contacto entre el hongo y la raíz de la planta (figura 4), las micorrizas se clasifican en ectomicorrizas (ECMs) y endomicorrizas. Las ectomicorrizas son comunes en árboles y arbustos leñosos. Se caracterizan porque las hifas se insertan entre las células del córtex radicular para maximizar la superficie de intercambio. Las endomicorrizas incluyen a

FIGURA 4. Esquema de la formación de micorrizas: a) desarrollo de una hifa en el suelo, en donde capta agua y nutrientes para el intercambio con las células vegetales; b) formación de micorriza arbuscular, las estructuras del hongo se integran en la zona delimitada por la membrana en las células del tejido radicular, la planta provee de carbohidratos al hongo; c) ectomicorriza, la hifa tiene una menor zona de intercambio con la célula vegetal.



Fuente: Elaboración de la autora, creado en <https://BioRender.com>.

las micorrizas arbusculares, ericoides y las de orquídeas. En este caso, las hifas penetran las células corticales de la raíz, generando estructuras intracelulares especializadas como los arbúsculos en las AMF, espiras fúngicas (ericoides y orquídeas) o hipopodios, según el tipo específico de asociación (Luginbuehl y Oldroyd, 2017; Martin *et al.*, 2016).

Las micorrizas no solo participan en la adquisición de nutrientes y adecuación a las condiciones del entorno, sino que la regulación durante el intercambio en la interfaz planta-hongo, adquiere relevancia frente al desafío representado por la presencia de contaminantes emergentes como los nanomateriales y los nanoplásticos en el suelo. De manera general, la nanotoxicología se encarga de estudiar los efectos de los nanomateriales sobre la salud humana y el medio ambiente, identificando y cuantificando su toxicidad y mecanismos de acción en los diferentes organismos.

Nanotoxicología en plantas y sus hongos micorrízicos

Los nanomateriales representan una clase de materiales cuya característica es que al menos una dimensión estructural mide entre 1 y 100 nanómetros (European Commission, 2011; ISO, 2015). Sus propiedades fisicoquímicas distintivas han impulsado su aplicación en múltiples sectores industriales, biomédicos y agrícolas. Su elevada relación superficie-volumen, junto con características como alta reactividad, conductividad eléctrica y biocompatibilidad, ha favorecido su integración en tecnologías avanzadas (Koivisto *et al.*, 2017). Como consecuencia, ha aumentado la producción y liberación al ambiente, sin normas oficiales que los regulen. Por ello, también surgió la necesidad de evaluar el comportamiento, persistencia e interacciones de estos nanomateriales en sistemas naturales, como los cuerpos de agua y suelos, pues podrían modificar sus características y disminuir o potenciar su toxicidad generando un impacto ecológico y sanitario (Dwivedi *et al.*, 2015; Goswami, 2017).

En las plantas, los efectos de los nanomateriales han sido reportados tanto de manera beneficiosa en concentraciones bajas (< 500 mg/L o mg/Kg, dependiendo del sistema), como adversa en concentraciones altas (> 500 mg/L o mg/Kg) (Rico *et al.*, 2011). Su estudio es complejo, pues los mecanismos involucrados en la interacción entre nanomateriales y sistemas vegetales dependen de numerosos factores, como la especie vegetal, su estado fenológico, la morfología y fisiología, así como la presencia de asociaciones simbióticas, tales como micorrizas o nódulos bacterianos. Además, las propiedades fisicoquímicas de los nanomateriales, entre ellas, su composición química, forma, tamaño, cristalinidad, solubilidad, concentración, área superficial y carga eléctrica, influyen significativamente en su interacción con las células y tejidos vegetales (Gorczyca 2024). De igual forma, variables como el contenido de materia orgánica, el tipo de partícula del suelo, el pH, la humedad y las condiciones climáticas modifican la biodisponibilidad y el

comportamiento de las nanopartículas en el sistema planta-suelo (Dwivedi *et al.*, 2015; Goswami, 2017).

Actualmente, se sabe que las nanopartículas metálicas, así como sus iones derivados, inducen aumentos excesivos en la concentración de ROS y NOS en células y tejidos (Qian *et al.*, 2013). Esto genera efectos nocivos en la integridad de las membranas celulares, principalmente a través de la peroxidación lipídica. Además, pueden ocasionar alteraciones químicas en biomoléculas como el ADN provocando deficiencias en la expresión génica o inducir mutaciones; mientras que, si el daño afecta a proteínas, se altera su estructura y función, derivando en trastornos metabólicos y daños estructurales, así como en una menor captación y aprovechamiento de nutrientes. Como consecuencia, puede haber disminución en la cantidad de biomasa vegetal y un deterioro en la calidad de tallos, hojas, flores, frutos y semillas. Desde el punto de vista agrícola y alimentario, los nanomateriales pueden usarse en las formulaciones de nanofertilizantes, nanopesticidas y suplementos alimenticios para animales. Sin embargo, existe una delgada línea entre una concentración útil y una concentración tóxica. Rico *et al.* (2011), Mishra *et al.* (2014) y Jampílek y Králová (2015) señalan que los nanomateriales manufacturados se acumulan en tejidos de plantas comestibles. Por ello, existe incertidumbre sobre su transferencia a la siguiente generación, así como sobre la posible acumulación progresiva en la cadena alimentaria, con implicaciones para la salud animal y humana. Aunque a la fecha, no existen estadísticas sobre afectaciones en cultivos, sí se ha reportado que, alcanzando la dosis tóxica, los daños pueden ocasionar pérdida de biomasa por inhibición en el crecimiento de raíces y tallos, disminución en la calidad de la planta o las semillas y hasta la pérdida de la planta por inducción de muerte celular.

Las asociaciones micorrízicas representan la primera barrera físico-biológica del sistema radicular en la interacción con nanomateriales presentes en el suelo. Los hongos micorrízicos actúan como agentes mitigadores de los efectos tóxicos de los nanomateriales metálicos en las plantas. Algunas investigaciones han demostrado que estos organismos atenúan el daño mediante el secuestro de nanomateriales dentro de la hifas, impidiendo su acumulación en las raíces y su posterior traslocación a otros tejidos (Yang *et al.*, 2023; Noori, 2017; Larue *et al.*, 2012). Asimismo, se ha observado que las plantas con asociaciones micorrízicas presentan una respuesta mejor frente el estrés oxidativo inducido por dichos materiales; se ha documentado un aumento en la expresión de genes involucrados en vías metabólicas relacionadas con la respuesta al estrés, especialmente aquellos que codifican enzimas como CAT, SOD, POD y APX, entre otras (Ghaffari, 2025; Yang, 2023; Gatasheh *et al.*, 2024; Ban y Xiao, 2021; Noori, 2017). También se ha evidenciado la activación de rutas antioxidantes no enzimáticas, con un aumento en la producción de ácido ascórbico y glutatión (figura 5) (Aloufi y Halawani, 2025; Gatasheh *et al.*, 2024; Ban *et al.*, 2021). Otros mecanismos de respuesta incluyen la producción de pigmentos, antocianinas y aceites esen-

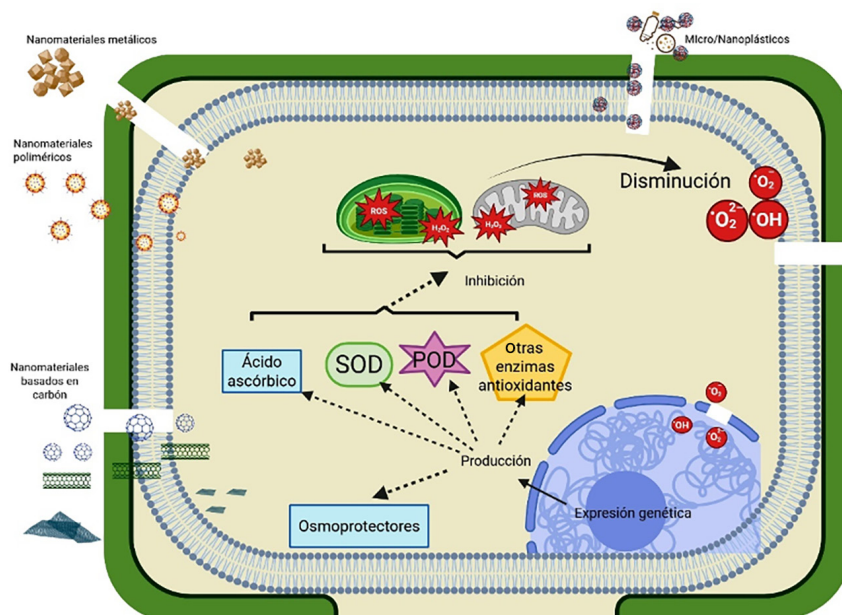
ciales, entre ellos, mentol, timol, alcanfor, germacreno, farnesol, geraniol, mentona, entre otros (Lala, 2021). Se ha reportado que la asociación de AMF, ya sea de forma individual o en consorcio (asociación de especies), mejora la captura y compartimentalización de iones de sodio (Na^+), potasio (K^+) y fósforo (PO_4^{3-}) (Ghaffari, 2025; Watts-Williams *et al.*, 2014), así como la inmovilización de metales como plata (Ag^+), cadmio (Cd^{2+}) (Yang, 2023; Rizwan *et al.*, 2019), zinc (Zn^+) (Watts-Williams *et al.*, 2014), arsénico (As^{3+}) (Gatasheh *et al.*, 2024), cobre (Cu^+) (Apodaca *et al.*, 2022; Ban *et al.*, 2021), entre otros. Esta discriminación en el tránsito de iones metálicos desde las hifas hacia las raíces y tejidos vegetales ayuda a mantener el equilibrio iónico K^+/Na^+ y modera la pérdida de magnesio (Mg) y manganeso (Mn), aliviando el daño ocasionado a los procesos fotosintéticos (Apodaca *et al.*, 2022). Adicionalmente, se ha documentado la fitotoxicidad en cultivos de sorgo y avena. En estos casos la presencia de micorriza favoreció la activación de vías metabólicas relacionadas con la producción de osmoprotectores como fructosa y sacarosa, y mitigó el estrés oxidativo mediante la acción de prolina, poliaminas. Hubo incremento en la síntesis de ácido oleico y mirístico, ambos, relacionados con la adaptación de las membranas celulares; aumentando también la producción de ácidos orgánicos implicados en la detoxificación y quelación de metales (Aloufi y Halawani, 2025; Sun *et al.*, 2021).

Los nanomateriales basados en carbono, como los fulerenos, las nanoláminas de óxido grafeno y las nanopartículas de carbono (CNP), inducen estrés oxidativo en altas concentraciones ($> 5\%$) (Duo, 2024), modifican las tasas de crecimiento, reducen la biomasa vegetal y fúngica, inhiben la colonización radicular e incluso inducen la muerte celular. No obstante, se ha descrito que, cuando se administran en concentraciones subletales y en combinación con hongos micorrízicos, ambos componentes pueden actuar sinérgicamente en la mitigación del daño causado por otros contaminantes. En suelos contaminados con cloruro de plomo II (PbCl_2), se ha demostrado que la combinación de fulerenos y AMF de suelos de sorgo, mejora las tasas de crecimiento, la absorción de nutrientes y la fotosíntesis en la planta de canola (*Brassica napus*), alivia el estrés oxidativo por vías enzimática y no enzimática y estimula el incremento en la exudación de ácidos orgánicos que contribuyen a la quelación y a la inhibición de la peroxidación lipídica (Shah *et al.*, 2024). En condiciones de sequía o ambientes con estrés hídrico, el uso de CNPs en conjunto con AMF ha inducido en la planta de maíz (*Zea mays*) cambios metabólicos incrementando la producción y acumulación de osmoprotectores como la sucrosa, la prolina y las poliaminas, así como ácidos grasos que contribuyen a la homeostasis hídrica (Alsherif *et al.*, 2023).

Un tema creciente de interés es la toxicidad inducida por los microplásticos (100 nm - 5 mm) y los nanoplásticos (1 nm - 100 nm) (M/NPs) (Russo, 2023). El suelo en todos los ecosistemas terrestres actúa como un sumidero para estos contaminantes, donde los materiales más densos pueden persistir por más tiempo y migrar hacia capas más profundas. Los procesos de degra-

dación o envejecimiento pueden liberar monómeros, oligómeros y aditivos tóxicos. Estos compuestos pueden ingresar a la cadena alimentaria; así como, modificar la estructura física y las propiedades químicas en el suelo (Prakash *et al.*, 2023). Se ha observado que los M/NPs interactúan con las poblaciones microbianas humícolas, incluidas aquellas formando asociaciones simbióticas con plantas (Wang *et al.*, 2023). La susceptibilidad a los M/NPs varía según el microorganismo, pero también pueden afectar la tasa de crecimiento vegetal y ocasionar reducción de biomasa debido al secuestro de nutrientes y la reducción en su absorción. Aunque existen pocos estudios sobre el papel de los hongos micorrízicos en la mitigación de estos contaminantes, algunos resultados comienzan a clarificar sus efectos. En 2024, Li *et al.* (2024) observaron un aumento en la captación de nanopartículas de poliestireno en plantas micorrizadas, lo cual incrementó el estrés oxidativo, posiblemente porque los hongos funcionaron como vías de entrada. En 2023, Giambalvo *et al.* reportaron que microfibras de polipropileno (PP) redujeron la biomasa en plantas de maíz e inhibieron la tasa de colonización fúngica en raíces, sin observarse mitigación, e incluso una exacerbación del daño, alterando el equilibrio coste-beneficio de la simbiosis. En contraste, Zhang *et al.* (2024) encontraron que algunas especies fúngicas fueron más resilientes que las bacterias a la contaminación por M/NPs del PP, obser-

FIGURA 5. Esquema general representando la formación de especies reactivas de oxígeno inducida por diversos tipos de nanomateriales en células eucariontes vegetales; así como la respuesta antioxidante enzimática y no enzimática.



Fuente: Elaboración de la autora, creado en <https://BioRender.com>.

vando atrapamiento en las hifas y menor dispersión. Chen *et al.* (2023) al estudiar el efecto de nanopartículas de polimetilmetacrilato (PMMA) como contaminantes de suelos agrícolas con cultivos de lechuga (*Lactuca sativa*), encontraron que, aunque la absorción radicular no disminuyó, sí se redujo la traslocación a brotes, debido a su retención y agregación en hifas y estructuras vesiculares intracelulares. Wei *et al.* (2024), publicaron que en suelos contaminados con M/NPs de polietileno (PE), ácido poliláctico (PLA) y plomo (Pb), las plantas de *Fagopyrum tataricum* o alforfón tártaro presentaron menor afectación cuando estuvieron en contacto con AMF, en comparación con plantas en simbiosis bacteriana.

Actualmente, no se conocen los efectos agrícolas, benéficos o dañinos, en plantas micorrizadas. Por ello, resulta de gran relevancia desarrollar estudios a largo plazo con protocolos de análisis nanotoxicológicos en sistemas reales que involucren la relación suelo-planta-micorriza-animal-humano, a fin de determinar la inocuidad alimentaria y sostenibilidad ambiental.

Conclusión

Las plantas enfrentan constantemente múltiples factores de estrés abiótico, entre los que destacan la exposición creciente a nanomateriales de origen antropogénico. Esta exposición puede generar efectos adversos en las estructuras celulares especializadas y los tejidos diferenciados en los sistemas vegetales, alterando su fisiología, reduciendo su biomasa, afectando la homeostasis iónica, interfiriendo en la expresión génica y promoviendo un estado de estrés oxidativo crónico. Ante este escenario, el papel de las asociaciones micorrízicas ha cobrado importancia por su contribución al incremento de la resiliencia vegetal frente a la toxicidad generada por nanomateriales contaminantes en el entorno edáfico. Durante la simbiosis, los hongos no solo optimizan la absorción de nutrientes, sino que también actúan como filtros bioactivos capaces de inmovilizar, secuestrar o redistribuir los nanocompuestos, limitando su traslocación hacia los tejidos aéreos. No obstante, este comportamiento no es uniforme, al estar determinado por múltiples factores. Si bien algunos estudios muestran efectos sinérgicos entre hongos micorrízicos y nanomateriales a bajas concentraciones, otros documentan la exacerbación de daños o la disrupción de la simbiosis. Por ello, se requiere un mayor conocimiento multidisciplinario sobre la biología de los hongos micorrízicos, la nanotoxicología vegetal, las características de los nanomateriales y la ecología de suelos, con el fin de comprender los diferentes mecanismos involucrados.

Perspectivas

Los avances en el conocimiento de las interacciones planta-micorriza-nanomateriales contribuirán al desarrollo de regulaciones para el uso y la liberación de nanomateriales en los diferentes ecosistemas, así como al diseño de estrategias

de mitigación ajustadas a cada contexto particular y orientadas a la disminución de nanocontaminantes. En este sentido, la identificación y selección de especies de hongos micorrízicos con mayor resiliencia para el desarrollo de inoculantes compatibles con especies vegetales contribuiría a favorecer la productividad agrícola bajo condiciones de estrés abiótico. En suelos contaminados, la aplicación simultánea de nanomateriales y hongos bajo condiciones controladas permitiría comprender los mecanismos de absorción selectiva de nutrientes, lo cual facilitaría el desarrollo de estrategias para optimizar el uso de insumos agrícolas. Adicionalmente, el conocimiento de la interacción planta-hongo abre la posibilidad de emplear estas bioformulaciones en la rehabilitación de suelos afectados por residuos industriales y agrícolas a escala nanométrica.

Referencias

- Aloufi, Fahed A. y Riyadh F. Halawani. (2025). Differential AMF-mediated biochemical responses in sorghum and oat plants under environmental impacts of neodymium nanoparticles. *Plant Physiology and Biochemistry*, 219: 109348. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109348>.
- Alsherif, Emad A., Omar Almaghrabi, Ahmed M. Elazzazy, Mohamed Abdel-Mawgoud, Gerrit T. S. Beemster and Hamada AbdElgawad. (2023). Carbon nanoparticles improve the effect of compost and arbuscular mycorrhizal fungi in drought-stressed corn cultivation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 194: 29-40. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.11.005>.
- Apodaca, Suzanne A., Keni Cota-Ruiz, José A. Hernández-Viezcas y Jorge L. Gardea-Torresdey. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate phytotoxic effects of copper-based nanoparticles/compounds in spearmint (*Mentha spicata*). *ACS Agricultural Science & Technology*, 2(3): 661-70. <https://doi.org/10.1021/acsagscitech.2c00079>.
- Ban, Yihui, Zong Xiao, Chen Wu, Yichao Lv, Fake Meng, Jinyi Wang y Zhouying Xu. (2021). The positive effects of inoculation using arbuscular mycorrhizal fungi and/or dark septate endophytes on the purification efficiency of CuO-nanoparticles-polluted wastewater in constructed wetland. *Journal of Hazardous Materials*, 416: 126095. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126095>.
- Bánki, O., Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D. R. Hernández Robles, C. A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, T. Pape, D. Hobern, S. Garnett, H. Little, R. E. DeWalt, K. Ma, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, R. Adlard *et al.* (2025). *Catalogue of Life* (Taxon P). Amsterdam: Catalogue of Life. <https://doi.org/10.48580/dgplc>.
- Berhin, Alice, Damien De Bellis, Rochus B. Franke, Rafael A. Buono, Moritz K. Nowack y Christiane Nawrath. (2019). The root cap cuticle: a cell wall structure for seedling establishment and lateral root formation. *Cell*, 176(6): 1367-78.e.8. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.01.005>.
- Brian, W. (2022). Differences between monocot stem and dicot stem. *Journal of Plant Biochemistry and Physiology*, 8: 290. <https://www.longdom.org/open-access/differences-between-monocot-stem-and-dicot-stem-89813.html>.

- Chen, Hanwen, Xin Zhang, Haixi Wang, Shuping Xing, Rongbin Yin, Wei Fu, Matthias C. Rillig, Baodong Chen y Yongguan Zhu. (2023). Arbuscular mycorrhizal fungi can inhibit the allocation of microplastics from crop roots to aboveground edible parts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(47): 18323-32. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c05570>.
- Duo, Lian, Hang Su, Jiayi Li, Qi Wang and Shulan Zhao. (2024). Impact of graphene oxide disturbance on the structure and function of arbuscular mycorrhizal networks. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 288: 117412. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2024.117412>.
- Dwivedi, Amarendra Dhar, Shashi Prabha Dubey, Mika Sillanpää, Young-Nam Kwon, Changha Lee y Rajender S. Varma. (2015). Fate of engineered nanoparticles: implications in the environment. *Coordination Chemistry Reviews*, 287: 64-78. <https://doi.org/10.1016/j.ccr.2014.12.014>.
- European Union Commission. (2011). Commission recommendation of 18 October 2011 on the definition of nanomaterial (2011/696/EU). *Official Journal of the European Union*. <http://data.europa.eu/eli/reco/2011/696/oj>.
- Gatasheh, Mansour K., Anis Ali Shah, Muhammad Kaleem, Sheeraz Usman y Shifa Shaffique. (2024). Application of CuNPs and AMF alleviates arsenic stress by encompassing reduced arsenic uptake through metabolomics and ionomics alterations in *Elymus sibiricus*. *BMC Plant Biology*, 24(1): 667. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05359-z>.
- Ghaffari, Zahra Yaichi, Mohammad Bagher Hassanpouraghdam, Farzad Rasouli, Mohammad Ali Aazami, Lamia Vojodi Mehrabani, Samaneh Fathpour Jabbari, Mohammad Asadi, Ezatollah Esfandiari and Silvia Jimenez-Becker. (2025). Zinc oxide nanoparticles foliar use and arbuscular mycorrhiza inoculation retrieved salinity tolerance in *Dracocephalum moldavica* L. by modulating growth responses and essential oil constituents. *Scientific Reports*, 5(1): 492. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-84198-2>.
- Giambalvo, Dario, Gaetano Amato, Rosolino Ingrassia, Antonella Lo Porto, Giulia Mirabile, Paolo Ruisi, Livio Torta and Alfonso S. Frenda. (2023). Nitrogen fertilization and arbuscular mycorrhizal fungi do not mitigate the adverse effects of soil contamination with polypropylene microfibers on maize growth. *Environmental Pollution*, 334: 122146. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122146>.
- González, Favio. (1999). Monocotiledóneas y dicotiledóneas: un sistema de clasificación que acaba con el siglo. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(87): 195-204. [https://doi.org/10.18257/raccefyn.23\(87\).1999.2890](https://doi.org/10.18257/raccefyn.23(87).1999.2890).
- Gorczyca, Anna, Sebastian Wojciech Przemieniecki y Magdalena Oćwieja. (2024). Comparative effect of silver nanoparticles on maize rhizoplane microbiome in initial phase of plants growth. *International Agrophysics*, 38(2): 155-64. <https://doi.org/10.31545/intagr/184863>.
- Goswami, Linee, Ki-Hyun Kim, Akash Deep, Pallabi Das, Satya Sundar Bhattacharya, Sandeep Kumar and Adedeji A. Adelodun. (2017). Engineered nanoparticles: nature, behavior, and effect on the environment. *Journal of Environmental Manage-*

- ment, 196: 297-315. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.01.011>.
- Hawksworth, David L. y Robert Lücking. (2017). Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*, 5(4). <https://doi.org/10.1128/microbiol-spec.funk-0052-2016>.
- International Organization for Standardization. (2015). *Nanotechnologies – Vocabulary – Part 1: Core Terms*. ISO/TS 80004-1:2015. <https://www.iso.org/obp/ui/#iso:std:iso:ts:80004:-1:ed-2:v1:en>.
- Jampilek, Josef y Katarína Kráľová. (2015). Application of nanotechnology in agriculture and food industry, its prospects and risks. *Ecological Chemistry and Engineering S*, 22(3): 321-61. <https://doi.org/10.1515/eces-2015-0018>.
- Kaplan, Donald R. (2001). The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany*, 88: 1711-41. <https://doi.org/10.2307/3558347>.
- Koivisto, Antti Joonas, Alexander Christian Østerskov Jensen, Kirsten Inga Kling, Asger Nørgaard, Anna Brinch, Frans Christensen y Keld Alstrup Jensen. (2017). Quantitative material releases from products and articles containing manufactured nanomaterials: towards a release library. *NanoImpact*, 5: 119-32. <https://doi.org/10.1016/j.impact.2017.02.001>.
- Lala, Sanchaita. 2021. Nanoparticles as elicitors and harvesters of economically important secondary metabolites in higher plants: a review. *IET Nanobiotechnology*, 15(1): 28-57. <https://doi.org/10.1049/nbt2.12005>.
- Larue, Camille, Julien Laurette, Nathalie Herlin-Boime, Hicham Khodja, Barbara Fayard, Anne-Marie Flank, François Brisset y Marie Carriere. (2012). Accumulation, translocation and impact of TiO₂ nanoparticles in wheat (*Triticum aestivum* spp.): influence of diameter and crystal phase. *The Science of the Total Environment*, 431: 197-208. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.04.073>.
- Li, Xinru, Feng Shi, Min Zhou, Fengchang Wu, Hailei Su, Xuesong Liu, Yuan Wei and Fanfan Wang. (2024). Migration and accumulation of microplastics in soil-plant systems mediated by symbiotic microorganisms and their ecological effects. *Environment International*, 191: 108965. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2024.108965>.
- Luginbuehl, Leonie H. y Giles E. D. Oldroyd. (2017). Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology*, 27(17): R952-63. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042>.
- Martin, Francis, Anders Kohler, Christophe Murat, Claude Veneault-Fourrey y David S. Hibbett. (2016). Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 14(12): 760-73. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.149>.
- Mbodj, D., B. Effa-Effa, A. Kane, B. Manneh, P. Gantet, L. Laplaze, A. Diedhiou y A. Grondin. (2018). Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice: establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses. *Rhizosphere*, 8: 12-26. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.08.003>.
- Millán-Chiu, Blanca E., María del Pilar Rodríguez-Torres y Achim M. Loske. (2020). Nanotoxicology in plants. En J. Patra, L. Fraceto, G. Das y E. Campos (eds.), *Green nanoparticles. Nanotechnology in the life sciences*. Cham, Suiza: Springer.

https://doi.org/10.1007/978-3-030-39246-8_3.

- Mishra, Vani, Rohit K. Mishra, Anupam Dikshit y Avinash C. Pandey. (2014). Interactions of nanoparticles with plants: an emerging prospective in the agriculture industry. En P. Ahmad (ed.), *Emerging technologies and management of crop stress tolerance*, vol. 1. Elsevier eBooks. 159-84. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800876-8.00008-4>.
- Mittler, Ron. (2017). ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22: 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>.
- Money, Nicholas P. (2016). Fungal cell biology and development. En S. C. Watkinson, L. Boddy y N. P. Money (eds.), *The fungi*. 3a ed. Boston: Academic Press, 37-66. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382034-1.00002-5>.
- Noctor, Graham, Jean-Philippe Reichheld y Christine H. Foyer. (2018). ROS-related redox regulation and signaling in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 80: 3-12. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.07.013>.
- Noori, Azam, Jason C. White y Lee A. Newman. (2017). Mycorrhizal fungi influence on silver uptake and membrane protein gene expression following silver nanoparticle exposure. *Journal of Nanoparticle Research*, 19(2): 66. <https://doi.org/10.1007/s11051-016-3650-4>.
- Prakash, D. V. Surya, Istuti Gupta, Maheswara Reddy Mallu y T. Mohammad Munawar. (2023). Soil pollution by micro- and nanoplastics: sources, fate, and impact. En N. R. Maddela, K. V. Reddy y P. Ranjit (eds.), *Micro and nanoplastics in soil: threats to plant-based food*. Cham, Switzerland: Springer ebooks International Publishing, 11-34. https://doi.org/10.1007/978-3-031-21195-9_2.
- Qian, Haifeng, Xiaofeng Peng, Xiao Han, Jie Ren, Liwei Sun and Zhengwei Fu. (2013). Comparison of the toxicity of silver nanoparticles and silver ions on the growth of terrestrial plant model arabis thaliana. *Journal of Environmental Sciences*, 25(9): 1947-56. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(12\)60301-5](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(12)60301-5).
- Rico, Cyren M., Sanghamitra Majumdar, María Duarte-Gardea, José R. Peralta-Videa y Jorge L. Gardea-Torresdey. (2011). Interaction of nanoparticles with edible plants and their possible implications in the food chain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 59(8): 3485-98. <https://doi.org/10.1021/jf104517j>.
- Rizwan, Muhammad, Shafaqat Ali, Muhammad Zia Ur Rehman, Muhammad Adrees, Muhammad Arshad, Muhammad Farooq Qayyum, Liaqat Ali, Afzal Hussain, Shahzad Ali Shahid Chatha y Muhammad Imran. (2019). Alleviation of cadmium accumulation in maize (*Zea mays* L.) by foliar spray of zinc oxide nanoparticles and biochar to contaminated soil. *Environmental Pollution*, 248: 358-67. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.02.031>.
- Roberts, Alison W., Eric M. Roberts y Candace H. Haigler. (2012). Moss cell walls: structure and biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 3: 166. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00166>.
- Russo, Mariateresa, Mariateresa Oliva, M. Iftikhar Hussain y Adele Muscolo. (2023). The hidden impacts of micro/nanoplastics on soil, crop and human health. *Journal of Agriculture and Food Research*, 14: 100870. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100870>.

- Shah, Anis Ali, Sheeraz Usman, Zahra Noreen, Muhammad Kaleem, Vaseem Raja, Mohamed A. El-Sheikh, Zakir Ibrahim y Shafaque Sehar. (2024). Fullerenol nanoparticles and AMF application for optimization of *Brassica napus* L. resilience to lead toxicity through physio-biochemical and antioxidative modulations. *Scientific Reports*, 14(1): 30992. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-82086-3>.
- Sheffield, Liz y Jennifer Rowntree. (2009). Bryophyte biology. 2a ed. *Annals of Botany*. 104(1). Exeter, UK. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp109>.
- Smith, Sally E. y David J. Read. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. 3a ed, Elsevier ebooks. Londres y Cambridge, MA: Academic Press, 525-72. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>.
- Sun, Dongnian, Junli Hu, Jianfeng Bai, Hua Qin, Junhua Wang, Jingwei Wang y Xian-gui Lin. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungus facilitates ryegrass (*Lolium perenne* L.) growth and polychlorinated biphenyls degradation in a soil applied with nanoscale zero-valent iron. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 215: 112170. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112170>.
- Taylor, Thomas N., Winfried Remy, Hans Hass y Hans Kerp. (1995). Fossil arbuscular mycorrhizae from the early devonian. *Mycologia*, 87(4): 560-73. <https://doi.org/10.1080/00275514.1995.12026569>.
- Villalpando-Rodríguez, Gloria E. y Spencer B. Gibson. (2021). Reactive oxygen species (ROS) regulate different types of cell death by acting as a rheostat. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2021(1): 9912436. <https://doi.org/10.1155/2021/9912436>.
- Wahab, Abdul, Murad Muhammad, Asma Munir, Gholamreza Abdi, Wajid Zaman, Asma Ayaz, Chandni Khizar y Sneha Priya Pappula Reddy. (2023). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. *Plants*, 12(17): 3102. <https://doi.org/10.3390/plants12173102>.
- Wang, Quanlong, Peng Zhang, Weichen Zhao, Yuanbo Li, Yaqi Jiang, Yukui Rui, Zhiling Guo e Iseult Lynch. (2023). Interplay of metal-based nanoparticles with plant rhizosphere microenvironment: implications for nanosafety and nano-enabled sustainable agriculture. *Environmental Science Nano*, 10(2): 372-92. <https://doi.org/10.1039/d2en00803c>.
- Watts-Williams, Stephanie J., Terence W. Turney, Antonio F. Patti y Timothy R. Cavagnaro. (2014). Uptake of zinc and phosphorus by plants is affected by zinc fertiliser material and arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil*, 376: 165-75. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1967-7>.
- Wei, Xieluyao, Xianrui Tian, Ke Zhao, Xiumei Yu, Qiang Chen, Lingzi Zhang, Decong Liao, Petri Penttinen y Yunfu Gu. (2024). Bacterial community in the buckwheat rhizosphere responds more sensitively to single microplastics in lead-contaminated soil compared to the arbuscular mycorrhizal fungi community. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 281: 116683. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2024.116683>.
- Yang, Dongguang, Li Wang, Fang Ma, Gen Wang y Yongqiang You. (2023). Effects of Ag nanoparticles on plant growth, Ag bioaccumulation, and antioxidant enzyme activities in *Phragmites australis* as influenced by an arbuscular mycorrhizal

fungus. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2: 4669-79.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-22540-9>.

Zhang, Lan, Guorui Zhang, Ziyue Shi, Mengxuan He, Dan Ma y Jie Liu. (2024). Effects of polypropylene micro(nano)plastics on soil bacterial and fungal community assembly in saline-alkaline wetlands. *Science of the Total Environment*, 945: 173890. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173890>.

Zhu, Jian-Kang. (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167(2): 313-24. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>.