



EFFECTOS BENEFICIOSOS DE LAS **MICORRIZAS SOBRE LAS PLANTAS**

Juan de Dios Franco Navarro

Ldo en Biología por la Universidad de Sevilla.

Página Web: www.bioscripts.net. email: juafranav@alum.us.es

ÍNDICE

1. ¿QUÉ SON LAS MICORRIZAS?

- Características e Historia
- Taxonomía
- Diferencias entre endo y ecto-micorrizas
- Ectendotróficas, un grupo intermedio
- Simbiosis planta-micorriza: establecimiento y colonización

2. ESTRÉS Y SIMBIOSIS

- Estrés abiótico
 - ✓ Hídrico
 - ✓ Salino

- Efectos beneficiosos de las micorrizas sobre el estrés
 - i. Beneficio para tolerar el estrés hídrico, y aumento de producción y calidad biológica. Datos experimentales de la interacción micorriza – planta. Resultados y discusión de los datos. Conclusiones.
 - ii. Beneficio para resistir enfermedades

3. BIBLIOGRAFÍA

1. ¿QUÉ SON LAS MICORRIZAS?

El término **micorriza** fue acuñado por el botánico alemán Albert Bernard Frank en 1885, y procede del griego mykos que significa hongo y del latín rhiza que significa raíz, es decir, que literalmente quiere decir “hongo-raíz”, definiendo así la asociación simbiótica, o mutualista, entre el micelio de un hongo y las raíces o rizoides de una planta terrestre

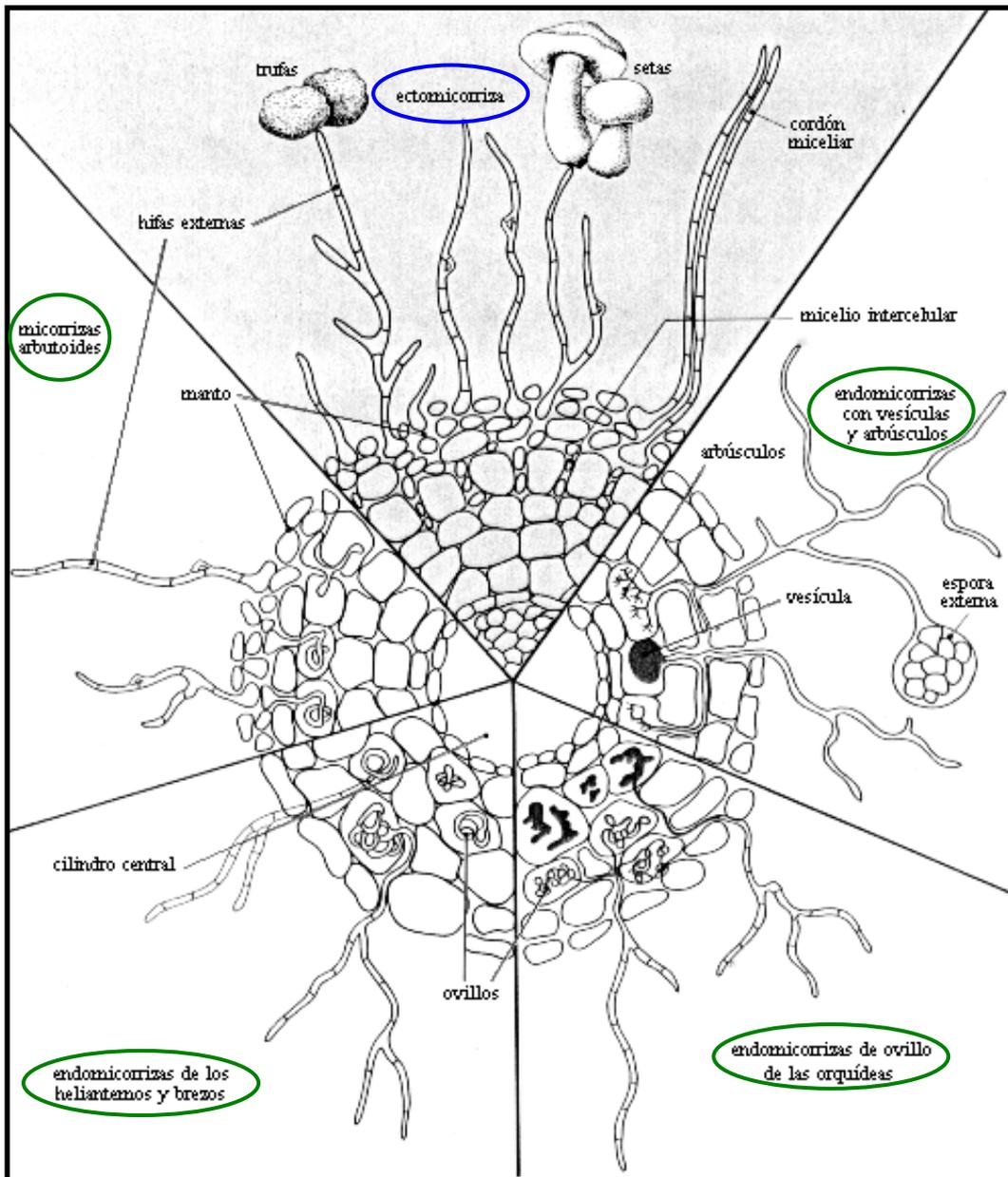
Las micorrizas son uno de los tipos de simbiosis más abundante de la biosfera, que mejoran la absorción de agua y nutrientes de la raíz, permitiendo que colonicen los suelos más pobres.

La historia de las Micorrizas, se remonta a unos 400 millones de años, especialmente al período DEVÓNICO, a partir del cual las plantas acuáticas con la ayuda de las micorrizas, consiguieron colonizar el medio terrestre hasta lo que son hoy en día (**Barea y Azcon-Aguilar, 1983**) [14]. Por ello, estas asociaciones están presentes en casi todos los grupos de plantas terrestres (**Simon, 1996**) [10]. Aparecen en Briofitos, sobre todo en Hepáticas, muchos Pteridófitos, en todos los grupos de Gimnospermas y en la mayoría de Angiospermas. No están presentes en algunas familias de Angiospermas en las que han desarrollado resistencia, como: Ciperáceas, Juncáceas, Cariofiláceas o Crucíferas (**Harley y Harley, 1987**) [2]; **Allen 1991** [1]; **López-Sánchez y Honrubia, 1992** [6]; **Honrubia et al., 1992** [4]). Los grupos de hongos que establecen micorrizas se incluyen en Zigomicetos, Ascomicetos, Basidiomicetos y Deuteromicetos. Éstos se hallan difundidos no solo en simbiosis con las plantas arbóreas, sino también con las herbáceas perennes e incluso con las anuales, como el trigo; y son especialmente frecuentes en los terrenos ricos en humus. Muchísimas especies de hongos micorrizantes viven en simbiosis con las plantas superiores.

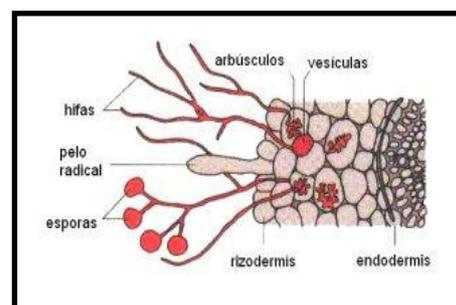
TIPOS DE MICORRIZAS

Son varios los tipos de micorrizas que se distinguen actualmente, todos ellos basados en las características de la infección y en los organismos mutualistas que la establecen. **Harley y Smith (1983)** [3] y **Harley y Harley (1987)** [2] reconocen hasta siete tipos, pero a efectos prácticos se distinguen principalmente dos grandes tipos de micorrizas: Ectomicorrizas (micorriza ectotrófica) y Endomicorrizas

(micorriza endotrófica), y un tercer grupo que podría considerarse a medio camino entre estos dos grupos anteriores:

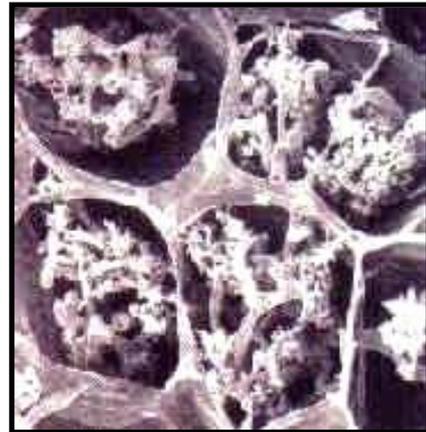


■ En las **Endomicorizas** el micelio fúngico penetra en las células del córtex de la raíz, siendo el contacto más estrecho. Presentan un micelio sin tabicación. Intervienen hongos Zigomicetos del orden Glomales.



Aparecen en plantas con interés agrícola como: **trigo** (fam. POACEAE, *Triticum sp.*), **maíz** (fam. POACEAE, *Zea mays*), **legumbres** (familia FABACEAE), **verduras** (familias SOLANACEAE, APIACEAE, CUCURBITACEAE, LILIACEAE...), **naranjos** (familia RUTACEAE, *Citrus sp.*), **manzanos** (familia ROSACEAE, *Malus sp.*), **cerezos** (familia ROSACEAE, *Prunus avium*), **ciruelos** (familia ROSACEAE, *Prunus domestica*), **plataneras** (familia MUSACEAE, *Musa sp.*) o en arbustos mediterráneos como: **jaras** (familia CISTACEAE, *Cistus sp.*), **tomillos** (familia LAMIACEAE, *Thymus vulgaris*), **romeros** (familia LAMIACEAE, *Rosmarinus officinalis*), **salvias** (familia LAMIACEAE, *Salvia sp.*), **lavandas** (familia LAMIACEAE, *Lavandula sp.*), etc.

Estas plantas agrícolas dan mutualismo con el hongo de forma diferente a las ORQUIDACEAE o las ERICACEAE, debido a que forman **estructuras vesículo – arbusculares (MVA)**, de forma que en las células de la corteza se introducen extremos de micelios que ramifican, de forma similar a un árbol (arbúsculos), y actúan en calidad de órganos nutritivos, mediante los cuales tiene lugar el metabolismo simbiótico entre hongo y planta. Además, se forman vesículas como órganos de reserva en el interior de las células.



Los micelios del hongo no solo penetran en la capa cortical de la raíz, sino que también se alojan en el interior de sus células, y en parte son digeridas por la planta hospedante, que se beneficia de sus albuminoides y nitrógeno orgánico. Las Endomicorrizas no son tan específicas, por lo que una especie puede colonizar a muchas especies de plantas y se adaptan mejor a las condiciones del medio porque sus esporas crecen con facilidad y pueden sobrevivir sin contacto con las raíces. Esas son dos causas principales por las cuales abundan más en la naturaleza que el resto de las Micorrizas.

Las Endomicorrizas arbusculares (VAM) son más abundantes en climas cálidos con suelos secos, tierras de pastos y bosques caducifolios con alta tasa de renovación de materia orgánica, y donde el aporte de fósforo es limitado.

Hongos

ZIGOMICETOS

Glomales

Glomus

Sclerocistis

Acaulospora

Entrophospora

Gigaspora

Scutellospora

Plantas

Fabáceas

Gramíneas

Labiadas

Asteráceas

Cupresáceas

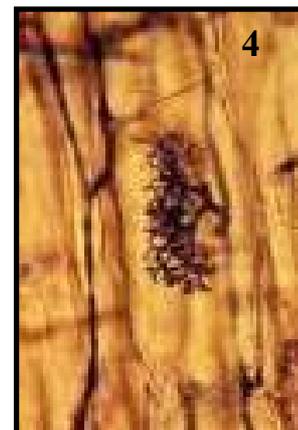
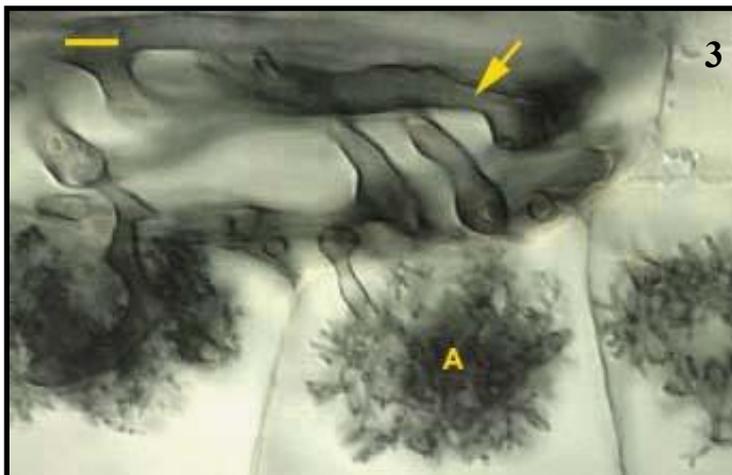
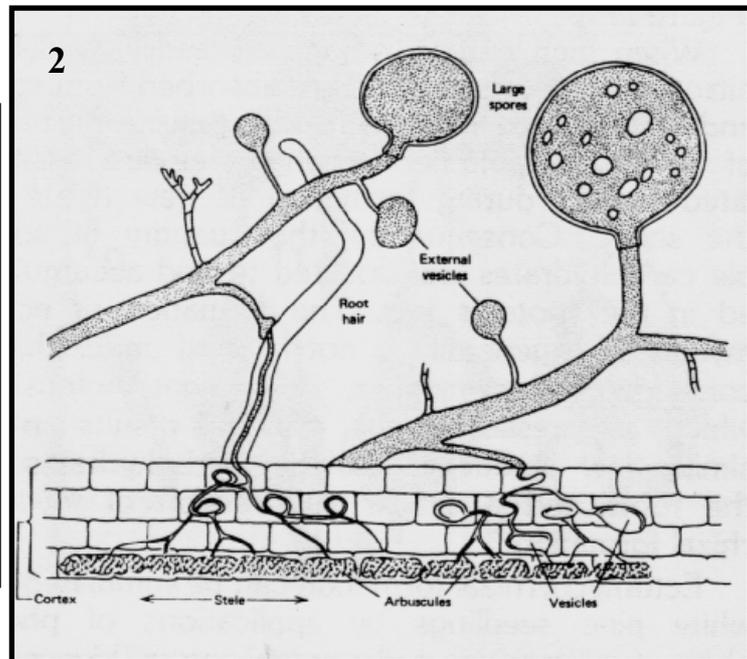
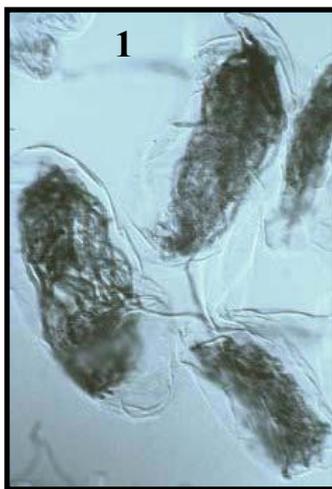
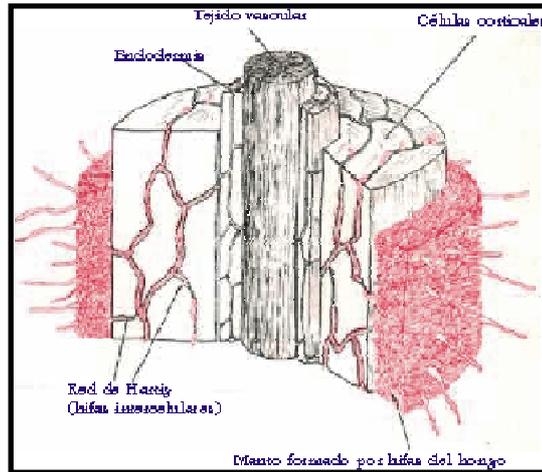


Fig.1. Endomicorriza de orquídeas. **Fig.2.** Esquema básico de micorrizas con esporas, micelios, vesículas externas e intracelulares y arbusculos. **Fig.3.** Raíces de *Asarum canadense*. MVA, en el género *Glomus* produce arbusculos (A), hifas (flecha). **Fig.4.** Imagen de un arbusculo.

- En las **Ectomicorrizas** las hifas del micelio del hongo no penetran en las células de la planta sino que originan una envoltura que rodea las raíces del cual salen algunas hifas que se introducen entre las células de la raíz (**Red de Hartig**). El hongo presenta un micelio septado hasta formar la micorriza.



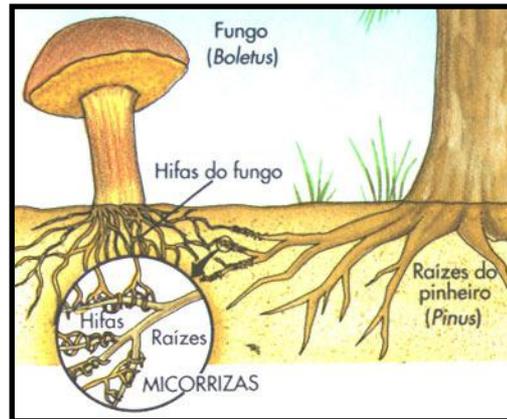
Rodean con una densa capa de micelios, las partes más finas de las raíces, hasta envolverlas por completo, incluso por el ápice vegetativo de la misma raíz.

Hongos	Plantas
BASIDIOMICETOS	Fagáceas
Afiloforales	Pináceas
<i>Thelephora</i>	Betuláceas
Agaricales	Salicáceas
<i>Amanita</i>	Tiliáceas
<i>Lactarius</i>	Juglandáceas
<i>Tricholoma</i>	
Gasterales	
<i>Scleroderma</i>	
ASCOMICETOS	
Pezizales	
<i>Tuber</i>	
<i>Terfezia</i>	
<i>Geopora</i>	
<i>Peziza</i>	
<i>Picua</i>	
ZIGOMICETOS	
<i>Endogone</i>	

Son principalmente los Basidiomicetos los hongos que establecen ectomicorrizas. En estas asociaciones hay poca especificidad del hongo con el

huésped.

Aparecen en: **pinos** (familia PINACEAE, *Pinus sp.*), **robles** (familia FAGACEAE, *Quercus robur*), **encinas** (familia FAGACEAE, *Quercus ilex*), **sauces** (familia SALICACEAE, *Salix sp.*), o **nogales** (familia JUGLANDACEAE, *Juglans sp.*).



Las ectomicorrizas (ECM) son más frecuentes en el hemisferio norte, sin embargo también se pueden encontrar en bosques tropicales y subtropicales. A escala global, ECM es más abundante en bosques templados y boreales, con un marcado horizonte de humus. También se dan en ambientes donde el nitrógeno es limitante.

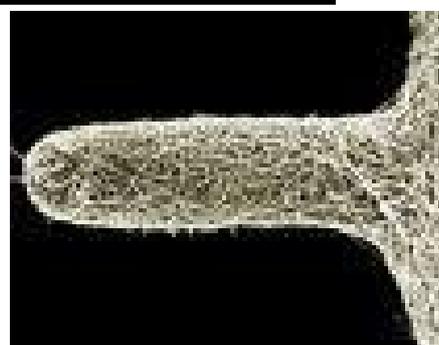
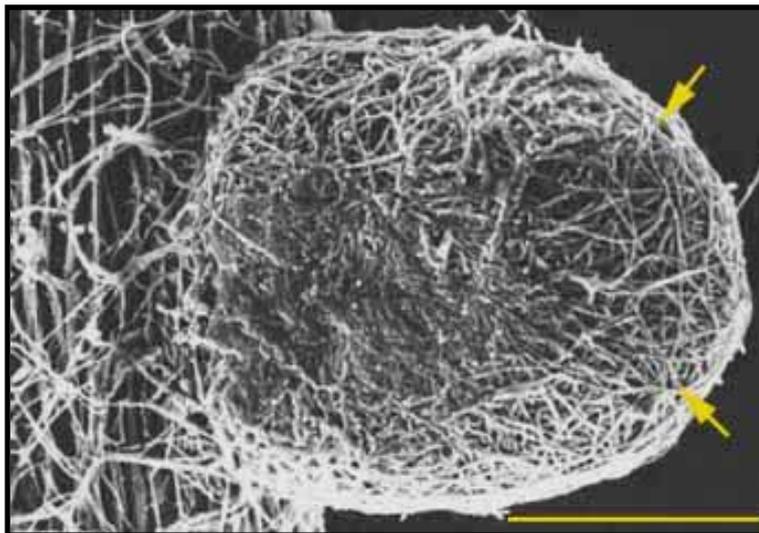


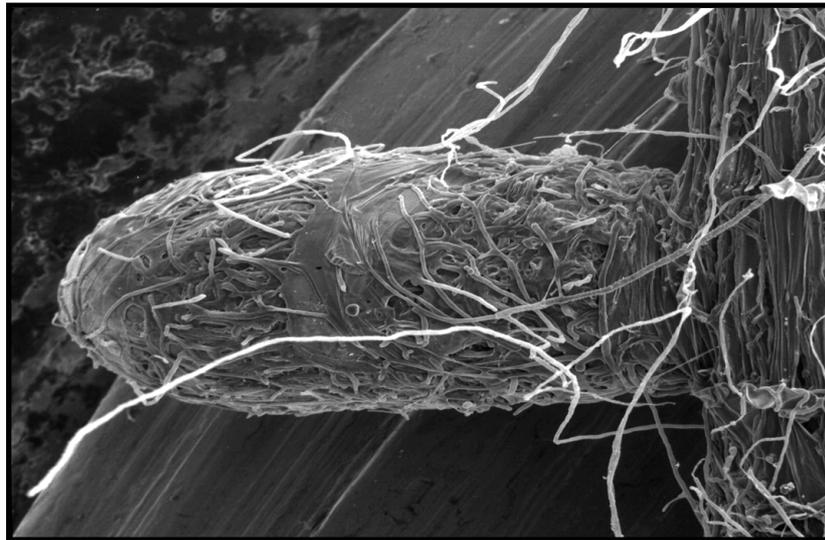
Figura superior. Colonización en Pino por *Pisolithus tinctorius*. Se observa el manto (flechas) formado por una vaina de hifas formada por una ectomicorriza. (Bar = 100 um) (Yves Piché & Larry Peterson).

Figuras inferiores. Imágenes ilustrativas de corte histológico y m.e. de ectomicorrizas.

En muchas especies de árboles se dan ambos tipos de micorrizas de forma simultánea: VAM y ECM, como en *Salix* y *Populus* (Lodge & Wentworth, 1990) [16], o en *Eucalyptus* (Gardner and Malajczuk, 1988) [17] y la proporción de ambos tipos de micorrizas parece depender de factores exógenos como agua disponible en el suelo y aireación, y otros factores endógenos como la edad de los árboles.

- En las **Ectendomicorrizas**, constituyen un grupo con estructura intermedia entre ectomicorrizas y Endomicorrizas, desarrollando funciones similares a ambos grupos.

Se da en un pequeño grupo de plantas arbóreas leñosas como son: las coníferas (familia PINACEAE, ARAUCARIACEAE, ...) y cupulíferas (familia FAGACEAE, BETULACEAE...), que son los más importantes elementos de la vegetación forestal de las regiones templadas.

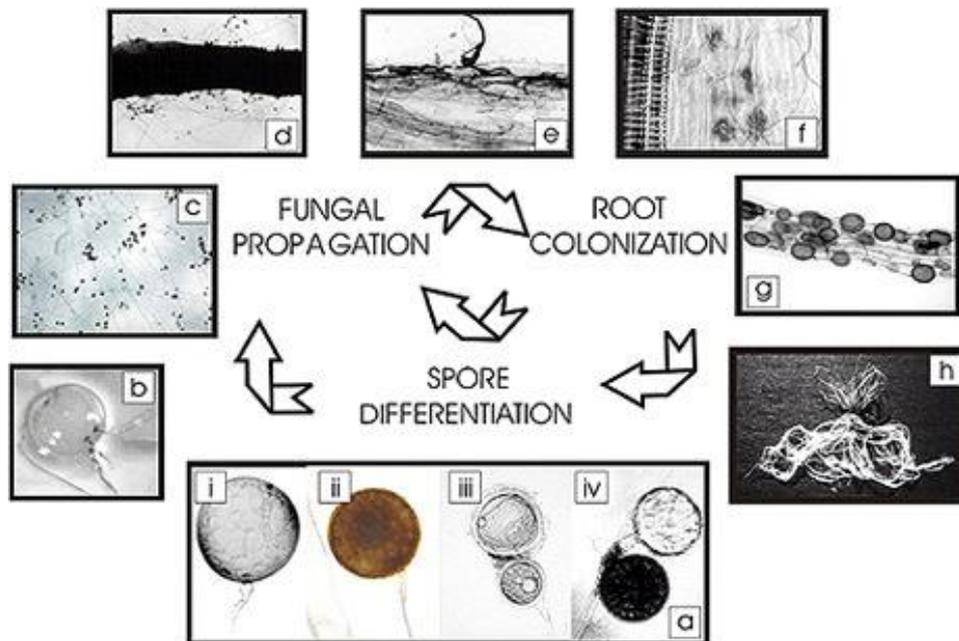


Raíz lateral de *Pinus sp.* Totalmente rodeada por hifas de una ectendomicorriza

MECANISMOS Y PROCESO DE COLONIZACIÓN

Son varias las etapas en el proceso de colonización de una micorriza por una raíz de una planta, y se da casi de la misma manera en todos los tipos de micorrizas:

ETAPA PRIMERA- Se produce la diferenciación de la espora, propagación del hongo y *identificación* mutua entre la planta y el hongo, y viceversa, en la rizosfera, o en regiones próximas a las raíces nutricias o pelos radicales. Este reconocimiento lo facilitan, al parecer, sustancias exudadas o emitidas por la raíz, que provocan el crecimiento del micelio y un biotropismo positivo del mismo hacia la raíz, al igual que ocurre con las interacciones planta – microorganismo con especies de los géneros *Rhizobium*.



ETAPA SEGUNDA- Consiste en el acercamiento y *acoplamiento* progresivo y gradual del micelio y la raicilla produciéndose el contacto intercelular, al formarse una estructura que adhesionan ambos especímenes.

ETAPA TERCERA- Se realiza la *colonización*, produciéndose cambios morfológicos y estructurales tanto en los tejidos colonizados por el hongo, como en la organización de la pared celular de la raíz. Posteriormente se produce la integración fisiológica de ambos simbios (hongo-raíz), y por último se produce una alteración de las actividades enzimáticas, que se coordinan entre los simbios para integrar sus procesos metabólicos. De todas formas, la forma en la que se producen estos cambios fisiológicos es diferente en endomicorrizas que en

ectomicorrizas, ya que en ectomicorrizas las hifas solo entran en las células corticales por el espacio intercelular, mientras que en endomicorrizas algunas hifas entran dentro de algunas células corticales, formando arbusculos y/o vesículas.

Este proceso de asociación para formar *Micorrizas*, provoca alteraciones morfológicas y anatómicas en las plantas colonizadas tales como: cambios en la relación tallo raíz, en la estructura de los tejidos radicales, en el número de cloroplastos, aumento de la lignificación, alteración de los balances hormonales, etc. Efectos que no son sólo explicables, como una simple mejora nutritiva de la planta, debido al aumento de eficacia en la absorción de nutrientes por la raíz, gracias a la formación de la Micorriza, sino que, responde a cambios metabólicos más profundos y complejos, debidos a la integración fisiológica de los simbioses.

Una de las respuestas simbióticas de la planta con el hongo, es destinar fotosintatos en forma de sacarosa, para que el hongo pueda nutrirse heterotróficamente y para que pueda sintetizar azúcares propios tales como manitol, trehalosa, glicogeno...



(Harley, 1971) [15].

Aunque las asociaciones de micorrizas se consideran en general no específicas, es decir, que cualquier hongo simbiote puede colonizar cualquier planta receptiva; existen sin embargo algunas preferencias o una mejor afinidad compatibilidad entre determinadas parejas hongo - planta, sobre todo en endomicorrizas donde la asociación se da con más especificidad y mayor fuerza que en ectomicorrizas.

En contraste, existen también casos en que la *total inespecificidad asociativa*, hacen que varias especies forestales estén colonizadas al mismo tiempo por formaciones tan distintas como: Ectomicorrizas y Endomicorrizas, al mismo tiempo.

2. **FISIOLOGÍA DEL ESTRÉS ABIÓTICO EN PLANTAS:** Para poder comprender el porqué de que las micorrizas beneficien a las plantas, primero tenemos que comprender los tipos de estrés más comunes que sufren las plantas, debido a que por culpa de ellos su crecimiento, desarrollo y eficacia biológica se ve limitada. En este caso, organismos beneficiosos como las micorrizas juegan un papel primordial en la naturaleza.

Estrés Abiótico: El estrés abiótico se define como un factor externo que ejerce una influencia negativa sobre la planta. Para medir el grado de estrés al cual está sometida una planta, lo hacemos con relación a la supervivencia de la misma, el rendimiento de cultivo, el crecimiento (acumulación de biomasa) o los procesos de asimilación primaria que están relacionados con el crecimiento (incorporación de CO₂ y minerales).

Las plantas reaccionan a las condiciones desfavorables, siendo esta capacidad de hacer frente al estrés conocida como **tolerancia al estrés** (también se emplea el termino **resistencia al estrés**). Existen dos conceptos importantes relacionados con la tolerancia; **adaptación y aclimatación**. La aclimatación es cuando la tolerancia aumenta como resultado de una exposición previa al estrés (juega un papel importante la expresión génica), mientras que la adaptación es el nivel de tolerancia al estrés determinado genéticamente y adquirido por un proceso de evolución.

Las respuestas celulares al estrés incluyen muchos cambios en la planta tanto a nivel celular como a nivel bioquímico y molecular.

Las plantas presentan un comportamiento denominado **tolerancia cruzada**, es decir tolerancia a un estrés inducida por la aclimatación de otro.

Factores de estrés abióticos.

- Agua (estrés hídrico)
- Sales (estrés salino)
- T^a(estrés térmico)
- Exceso de luz
- Hipoxia/anoxia
- Estrés oxidativo

- Contaminantes medioambientales
- Herbicidas
- Metales pesados
- Contaminantes atmosféricos

De los factores de estrés abióticos veremos con más detalle el hídrico y el salino.

- a) **Estrés Hídrico:** Las plantas sufren estrés por déficit hídrico cuando hay sequía, provocando ésta una disminución en el crecimiento de la misma. El potencial hídrico del suelo (Ψ) al tener un valor más negativo que el de la planta, determina que ésta absorba con mayor dificultad agua del suelo. Así, definimos el potencial hídrico del suelo como uno de los factores que dificultan la obtención de agua por parte de la planta.

Podemos definir la cantidad de estrés hídrico mediante 3 factores:

- Ψ exterior o del suelo
- Ψ interno o de la planta
- Contenido hídrico

Lo que se ve más afectado por este tipo de estrés es el crecimiento celular, viéndose también afectado el crecimiento de órganos como la hoja provocando un descenso en la fotosíntesis. En estudios sobre el descenso de área foliar se ha podido comprobar que el estrés hídrico no afecta al crecimiento de las hojas por mitosis sino a la tasa de expansión celular de la hoja.

Existe una basificación del pH, haciéndose más rígida la pared celular con lo que aumenta la resistencia a la desecación como respuesta a la deficiencia de agua.

Las respuestas más importantes que efectúa la planta frente al estrés hídrico son:

- Cambios en el desarrollo:

- Disminución del área foliar. Se produce sobre todo en hojas jóvenes para evitar la pérdida de agua por transpiración.
- Abscisión foliar. Caída de hojas adultas.
- Aumento de crecimiento de las raíces. Para la búsqueda de agua.
- Cierre estomático: Para evitar pérdida por transpiración.
- Ajuste Osmótico:
 - Sales en vacuola.
 - Osmolitos compatibles en el citosol. A destacar sobre todo la prolina que disminuye el incremento de entropía ordenando las moléculas de agua. Es un regulador de la síntesis, de la degradación.

Estas son las respuestas principales. Existen otro tipo de respuestas como el cambio en la expresión génica, inducción del metabolismo Cam, o cambio en la orientación de las hojas según la incidencia de los rayos solares, motivadas por el pulvínulo y cambios en la turgencia.

Existen además hormonas que intervienen en el estrés hídrico como el ABA o el Etileno.

- ABA: Esta hormona se produce en una situación de estrés hídrico para disminuir la deshidratación celular y para desviar los recursos a la supervivencia (inhibiendo el crecimiento celular).
- Etileno: Estimula la caída de la hoja disminuyendo la formación de auxinas en la hoja. La hoja no tiene consistencia suficiente y se cae.

b) **Estrés Salino**: De acuerdo con la capacidad de las plantas de crecer en un medio salino estas se clasifican en Halófilas o Glicófilas. Las plantas halófilas son tolerantes a altas concentraciones de NaCl. En las plantas Glicófilas que son la mayoría de las plantas cultivadas, la salinidad impone un estrés osmótico, iónico y oxidativo. La salinidad afecta al metabolismo de la planta así como su fisiología. Las investigaciones genéticas han sido

de gran importancia para esclarecer los mecanismos de tolerancia para el estrés abiótico.

Respuesta adaptativa para tolerar la salinidad: Las plantas interconectan tres aspectos de su actividad para efectuar una respuesta adaptativa frente a un estrés salino.

- Detoxificación. Realizan una prevención o reparación del daño.
- Control de la homeostasis. Frente a las nuevas condiciones de estrés, se restablecen la homeostasis iónica y la osmótica.
- Control del crecimiento. Este se reanuda pero con una tasa reducida.

❖ Detoxificación: Las especies reactivas del oxígeno (ROS) son las que causan este tipo de estrés. Las especies reactivas disparan la respuesta de detoxificación, complejas respuestas moleculares como la expresión de proteínas y la producción de osmolitos **removiendo** las ROS o previniendo el daño de las estructuras celulares. Se han producido mejoras genéticas a través de la detoxificación de manera que las plantas transgénicas sobreexpresan estas enzimas ligadas a la protección oxidativa. Las protein Kinasas juegan un papel importante mediando estas respuestas al estrés oxidativo.

Existen una serie de osmolitos, entre ellos el manitol y la prolina, que actúan a nivel de la detoxificación oxidativa.

❖ Homeostasis: El estrés salino rompe la homeostasis iónica ya que provoca un exceso tóxico de Na en el citoplasma y una deficiencia de iones como el K. La entrada de Na al citoplasma es importante evitarla por la planta ya que el Na inhibe muchas enzimas. La planta compartimentaliza el Na en el citosol para prevenir la toxicidad salina así el Na puede ser usado como osmolito en la vacuola para ayudar a conseguir la homeostasis iónica. Esta

estrategia es utilizada por las plantas halófilas. El clonado y caracterización de varios genes y sus productos (en *Arabidopsis*) ha permitido establecer una vía de señalización que regula la homeostasis iónica y la tolerancia a la salinidad.

Un importante avance en el estudio de la tolerancia a la salinidad fue determinar con qué transportadores el Na⁺ entra a la célula, para encontrar la vía para bloquearla y así aumentar la tolerancia a la salinidad.

De nuevo, la ingeniería genética de la tolerancia a la salinidad ha mostrado resultados prometedores aunque aún queda una cuestión pendiente con respecto al estrés salino: ¿qué es más importante para la tolerancia a la salinidad? ¿la detoxificación o la homeostasis?.

- ❖ Regulación del crecimiento: El estrés salino como la mayoría de los estreses que afectan a la planta inhibe su crecimiento. Como respuesta adaptativa de las plantas para sobrevivir al estrés por salinidad disminuyen su crecimiento. Una vez más encontramos en *Arabidopsis* un modelo para estudiar la salinidad aunque son las halófilas la elección adecuada para la búsqueda y el estudio de los mecanismos de tolerancia a salinidad.

A través de análisis genético funcional con *Saccharomyces cerevisiae*, se guió el descubrimiento de dos importantes vías para la tolerancia al estrés salino: la vía de adaptación al estrés hiperosmótico y al estrés iónico. Las plantas que han sido sujeto de estudio de estreses, como el tabaco y el tomate no son factibles de un análisis genético molecular, como alternativa estos estudios se realizaron con levaduras. *Arabidopsis* emergió como un excelente sujeto de estudio. Los mecanismos de integración de toda la planta no pueden ser estudiados en un organismo unicelular. Con el modelo *Arabidopsis* se descubrió la vía de regulación de la

homeostasis iónica bajo estrés salino por clonación de los genes sensibles al exceso de salinidad. Surge la necesidad de hallar un sujeto de estudio que sea naturalmente tolerante a la salinidad (halófilas y xerófilas) con los procesos originales y mecanismos únicos de tolerancia, pero con sutiles diferencias en la regulación, que den la importancia en las variaciones en la tolerancia o la sensibilidad a la salinidad.

3. **Efectos beneficiosos de las micorrizas sobre el estrés:** Las micorrizas absorben azúcares de la raíz de la planta e introducen minerales (P, N, K, Ca, S, Zn, Cu, Sr, etc.) en su sistema vascular. Presentan un papel decisivo en la absorción del fósforo mineral.

Ya hemos visto qué son las micorrizas: los tipos diferentes que existen de ellas, sus características, y, de manera sucinta, cómo se produce la interacción con las plantas. Así mismo, hemos analizado de manera clara y resumida los tipos de estrés más importantes que afectan al desarrollo de los vegetales.

Así que ahora, veremos los efectos positivos, o beneficiosos, que tienen estas interacciones sobre el estrés.

Tenemos en cuenta lo que es un hecho demostrado, y es que diferentes especies de microorganismos tienen efectos positivos en el crecimiento y desarrollo de distintas especies vegetales (ej, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Frankia*, *Azotobacter*, ...), como alternativa para la nutrición de las plantas, la defensa de los suelos contra la degradación y la protección fitosanitaria de los cultivos, entre otros; y teniendo en



cuenta que las llamadas micorrizas se engloban dentro de los microorganismos, es lógico preguntarse: ¿afecta positivamente a la planta? ¿se puede emplear para evitar/paliar el estrés en plantas en algunos casos? la respuesta es rotundamente sí. Es más, el descubrimiento de las *Micorrizas*, abre nuevos horizontes en el campo de la producción agrícola, la reforestación, el cultivo de plantas ornamentales, etc.

¿Cómo afecta al estrés hídrico-salino y al crecimiento de la planta?

Efectos de la Micorrización sobre el estrés hídrico: En las plantas sometidas a estrés hídrico se observa un mayor contenido en proteínas. De ésta forma se comprueba que una situación de estrés produce un adelanto en la síntesis de proteínas de alto peso molecular en las plantas no micorrizadas. Por tanto el patrón proteico de determinadas proteínas puede verse alterado en estadios tempranos del desarrollo de frutos por ejemplo en plantas micorrizadas se frena este efecto. La micorrización podría atenuar las alteraciones provocadas por el déficit hídrico y mejorar la capacidad de resistencia al estrés. Además la presencia de micorrizas favorece la absorción de agua por la planta (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995) [8].

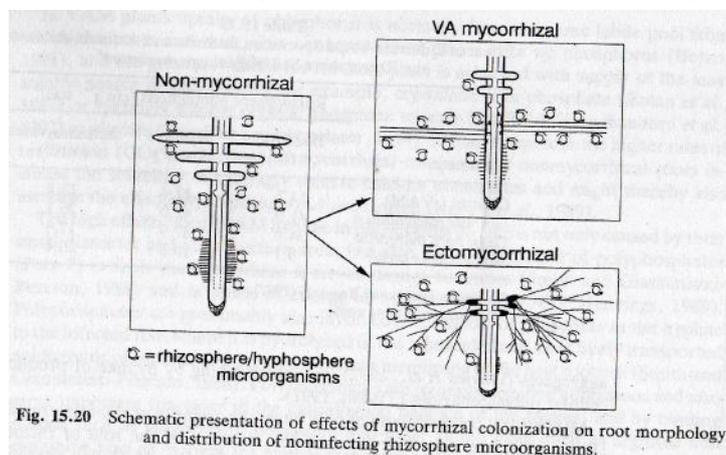
Table 15.16
 Dry Weight, Water Relations and Nutrient Contents in Nonmycorrhizal and Mycorrhizal (*Gl. mosseae*) Maize (*Zea mays*) Grown in Calcareous Soil with Root and Hyphal Compartments^a

	Growth and water relations								Water uptake ($\text{ml}\cdot\text{cm}^{-1}\text{ root s}^{-1}$) $\times 10^7$	
	Dry weight (g per plant)		Root length (m per plant)	Root hair		Transpiration (l per plant (42 d) ⁻¹)				
	Shoot	Root		No. (per mm)	Length (μm)					
-VAM	20.0	4.8	619	35	347	3.40				0.61
+VAM	22.8	4.6	367	25	235	4.08				1.34

	Mineral nutrients									
	Contents in shoot dry matter									
	(mg g ⁻¹)					(μg g ⁻¹)				
K	P	Mg	Ca	Zn	Cu	Mn	Fe	B		
-VAM	17	2.1	4.0	9.0	10	5.6	139	88	46	44.1
+VAM	12	3.7	4.1	5.3	36	7.1	95	58	35	1.7

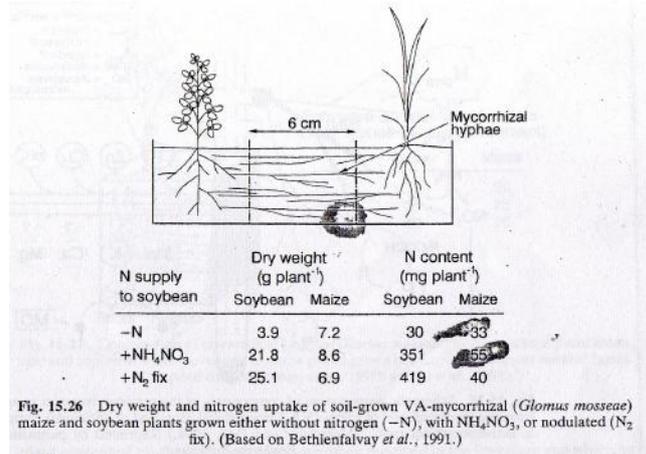
^aCompiled data of Kothari *et al.* (1990a,b, 1991a).

Se puede decir que el mayor efecto de las micorrizas sobre las plantas es que aumenta y mejora la asimilación de nutrientes y de agua en las plantas. Esto se debe a que facilita una adecuada evapo-transpiración de la planta y un mejor funcionamiento fisiológico de éstas en sentido general: aumenta la ramificación y el crecimiento de las raíces y alarga las células (mayor eficacia de las mismas), así que la superficie combinada de millones de hifas es muy superior a la de una planta no micorrizada.



Además las hifas extendidas son capaces de alcanzar, a mayor distancia, fuentes de alimentos y sobre todo de agua, donde las raíces no llegan, lo que se traduce en una mayor eficiencia para localizar y absorber agua, y esto implica un efecto altamente beneficioso contra el estrés hídrico.

Además se ha observado, que pueden atravesar grandes distancias y conectar los sistemas radicales de diferentes especies de plantas muy alejadas, con lo cual encontramos un sistema potencial en la transferencia de nutrientes entre plantas. En principio esto es viable para la transferencia de nitrógeno desde



plantas fijadoras de nitrógeno hasta plantas no fijadoras de nitrógeno, sin embargo, no se observó una transferencia significativa de nitrógeno hasta que no se inoculó con nitrógeno inorgánico, lo cual no es sorprendente ya que es lógico pensar que las leguminosas tengan mecanismos para no perder por drenaje a través de las micorrizas el nitrógeno que tanta energía les cuesta (mantenimiento de los nódulos: envío de azúcares, producción de leghemoglobina, producción y secreción de flavonoides...).

Todo esto, además de incidir óptimamente sobre el estrés hídrico, incide sobre el estrés salino, importante en casos de suelos de salinidad excesiva, o demasiado pobre en sales.

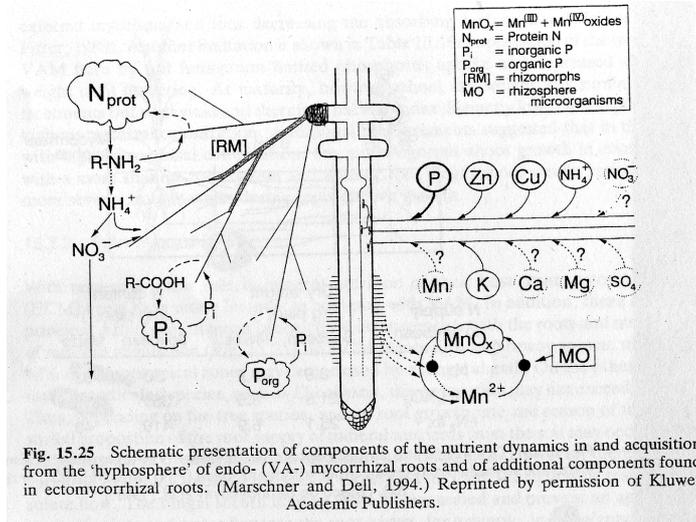
De esta forma, podemos comprender que lógicamente, gracias a la mejor asimilación ya no solo de agua, sino de nutrientes (minerales,

Table 15.15
Effect of Increasing Phosphorus Fertilizer Supply on Shoot Growth and Shoot Contents of Mineral Nutrients in Nonmycorrhizal (NM) and Mycorrhizal (M; *Glomus fasciculatum*) Soybean^a

P supply (mg kg ⁻¹ soil)	Shoot dry weight (g per plant)		Contents per g shoot dry matter							
			P (mg)		Cu (μg)		Zn (μg)		Mn (μg)	
	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M	NM	M
0	1.25	2.80	0.61	1.73	3.3	10.3	21	44	366	111
60	1.61	3.21	0.75	2.09	3.7	7.9	27	35	515	109
150	1.85	3.42	0.81	2.08	2.9	6.3	30	36	412	115
270	2.78	3.83	1.40	1.79	3.5	4.6	29	33	556	123

^aBased on Lambert and Weidensaul (1991).

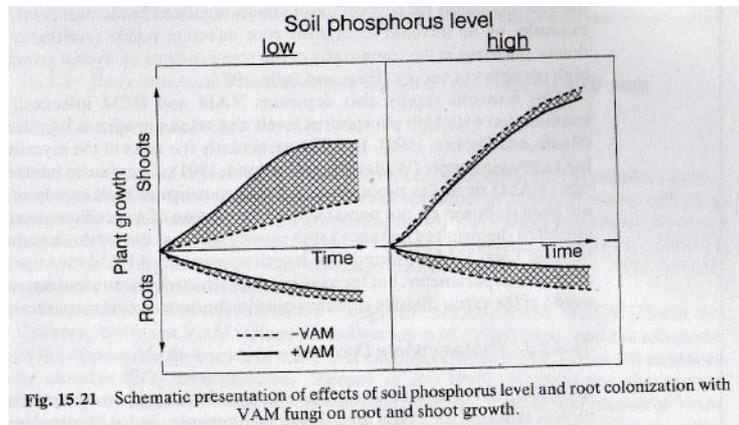
sales, etc...) facilita un aumento de la producción y una mayor calidad biológica de ésta. Esto lo vemos en la tabla anterior, donde las plantas micorrizadas (M) poseen una mayor cantidad de P, N, Cu, Zn y peso seco que las no micorrizadas (NM)



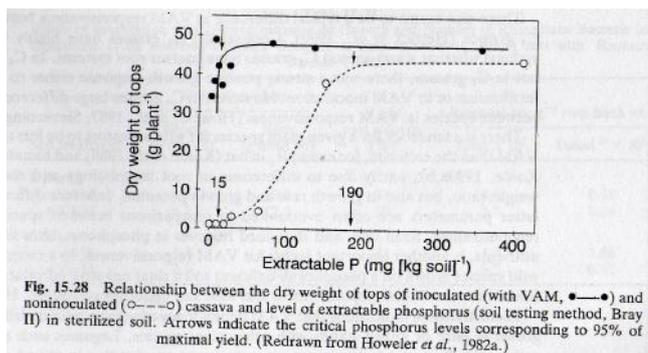
La inoculación de las plantas con hongos micorrizógenos provoca, de manera general, un marcado incremento en los procesos de absorción y traslocación de nutrientes como: N, P, K, Ca, Mg, S, Zn, Cu, Mo, Fe, Mn, entre otros (Smith & Read, 1997) [11]. De hecho,

la presencia de *micorrizas* en los suelos, moviliza una gran cantidad de nutrientes que antes no estaban a disposición de las plantas, por lo que incrementa la fertilidad de éstos.

Las micorrizas mejoran la capacidad productiva de suelos poco productivos, como los afectados por la desertificación, la salinización, la erosión hídrica y eólica. Los suelos ricos en fosfatos y



nitratos muestran menos respuesta de la planta (fertilidad, productividad, crecimiento, grado de desarrollo...) con micorrizas.



Además tenemos “**efectos colaterales**” en esto, ya que el favorecimiento en la absorción del P, aumenta el crecimiento de las raíces y la fijación biológica de N en plantas, el

cual es deficiente en la mayoría de los suelos tropicales, sobre todo, la gran importancia que esto tiene en determinadas zonas del planeta. Pero también en el cultivo de plantas bajo buenas condiciones en comparación con otras, se obtienen efectos visibles muy positivos después de una inoculación suplementaria con Micorriza (mayor cantidad de mg de proteínas, mg de P, mg de N, mg de peso seco, etc...). A su vez, un incremento en la capacidad de absorber nutrientes mejora la capacidad de la planta de producir fotosintatos, lo que se refleja en una mejor capacidad para nodular, como vemos en la tabla siguiente, en la que observamos mayor cantidad de nódulos, con su consiguiente mayor peso seco de raíces y tallos, mayor contenido en fósforo y una mayor actividad nitrogenasa de los nódulos.

Table 15.17
Plant Dry Weight and Phosphorus Content in Leaves, Number of Nodules and Nitrogenase Activity (ARA) in Nodules of Soybean Grown at Low and High Phosphorus Supply^a

	Low P	High P	Low P+ VAM ^b
Shoot dry weight (g)	2.8	3.8	5.6
Root dry weight (g)	1.7	1.9	2.0
P content (mg per plant)	2.9	6.0	5.8
Nodules (no. per plant)	33	30	97
ARA ($\mu\text{mol C}_2\text{H}_4$ per plant h ⁻¹)	4.6	22.8	9.0

^aBrown *et al.* (1988).
^b*Glomus mosseae*.

En conclusión podemos decir que los hongos micorrizantes, tanto los VAM como los ECM, son sumamente importantes para el crecimiento de las plantas en zonas donde el suelo es muy pobre en nutrientes.

¿Cómo afecta al estrés biótico?

Todo lo mencionado anteriormente, conlleva a que otro tipo de estrés se vea paliado, como puede ser el **estrés biótico** producido por otros microorganismos del suelo, o incluso otras plantas que estuvieran interfiriendo en el crecimiento de la planta micorrizada. Esto se debe a que la micorrización, gracias a los efectos ya mencionados, multiplica por tres la eficiencia respecto al resto de plantas, haciendo a nuestra planta micorrizada mucho más competitiva en un mismo medio.

Aparte de todo lo señalado, es muy importante el beneficio que aportan las micorrizas en la **resistencia de las plantas a enfermedades** (que podemos enmarcar dentro de estrés) y para evitar daños debido a la toxicidad de ciertos tipos de suelos (estrés ambiental / abiótico). Y es que, al estar mejor nutridas las plantas, promueve en éstas una mayor resistencia frente a organismos patógenos, mejorando

su salud sin aplicación de agrotóxicos, con lo cual, el empleo de las micorrizas significa un ahorro de recursos químicos (pesticidas, fertilizantes, etc...) y una mejor protección del medio ambiente.

Disminuye, asimismo, el riesgo de enfermedades: se sabe, de hecho, que determinados tipos de micorrizas protegen a sus huéspedes del ataque de patógenos como la **Fitofthora** y **Fusarium** (que produce la podredumbre de las raíces). Hay una serie de mecanismos por lo que esto ocurre, muchos de los cuales suceden simultáneamente.

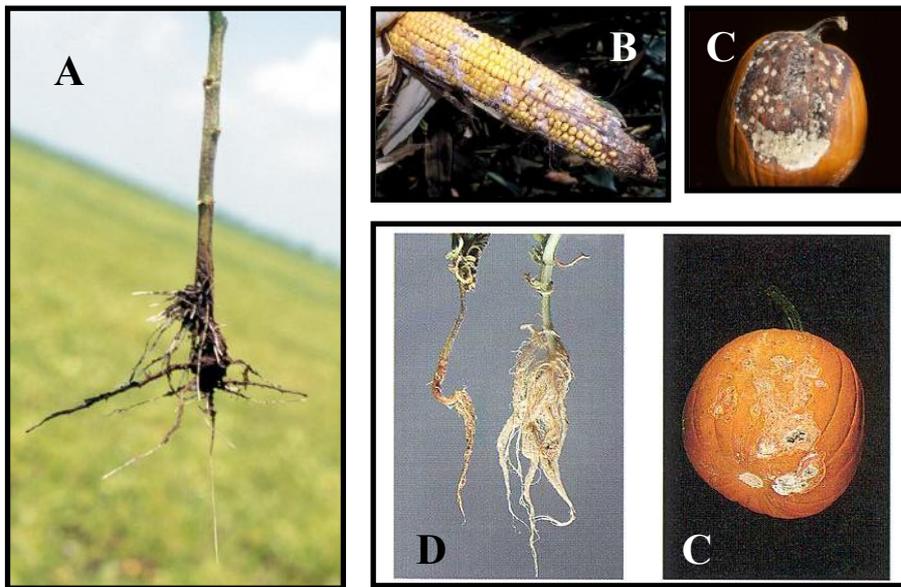


Fig.A (Raíz podrida de *Glycine max* (soja) por el hongo *Fusarium*)

Fig. B (Mazorca de *Zea mays* (maíz) podrida por *Fusarium*)

Fig. C (*Cucurbita maxima* (calabaza) afectada por el hongo *Fusarium*).

Fig. D (Raíz de *Cucurbita maxima* (calabaza) afectada por el hongo *Fusarium* a la izquierda, y a la derecha no afectada)

- ♣ Producción de antibióticos por el hongo mismo, que inhibe a los patógenos de la raíz.
- ♣ La barrera física creada por el manto de las hifas: el espacio ocupado en las raíces por el hongo, ofrece una protección al huésped ante patógenos que pudieran afectar a las raíces, debido a que el espacio ocupado por un cuerpo no puede ser ocupado por otro cuerpo a la vez, lo cual produce una resistencia por exclusión competitiva del patógeno. Esto ofrece una gran resistencia ante posibles patógenos radicales (Newsham *et al.*, 1995) [7].
- ♣ Producción de inhibidos químicos por el huésped, inducidos como reacción a la invasión por parte del hongo.

- ♣ El establecimiento de poblaciones de microbios que hacen una labor de protección en la rizosfera.

Gracias a las Micorrizas, también las plantas inferiores micorrizadas, pueden crecer y sobrevivir en terrenos con exceso de humedad y muy humificados, ya que éstas plantas por sí solas no podrían sobrevivir a tan difíciles condiciones. Esto le puede suceder a especies desprovistas de clorofila como son los casos de las siguientes ORQUIDACEAE: *Neottia sp.*, *Corallorhiza sp.* y *Monotropa sp.*, en las cuales su alimentación depende totalmente del hongo. También los musgos, las hepáticas y los helechos, necesitan del hongo para su nutrición.

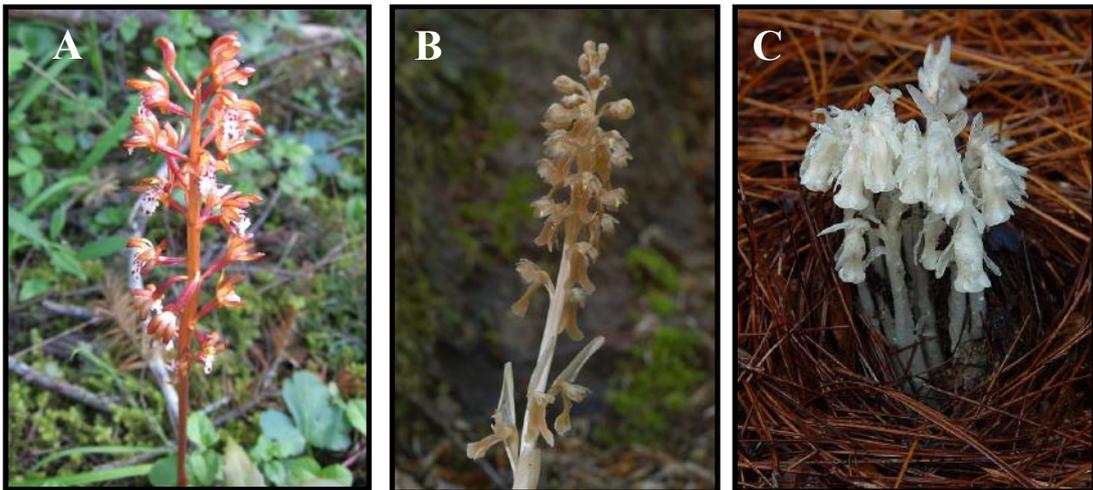


Fig.A (*Corallorhiza maculata*), Fig.B (*Neottia nidus-avis*). Fig.C (*Monotropa uniflora*).

Además, la planta micorrizada adquiere una mayor resistencia a las toxinas que puedan haber en el suelo y en el ambiente; por ejemplo, se ha comprobado que en suelos afectados por los efectos negativos de los **metales pesados**, las plantas micorrizadas poseen mayor resistencia, gracias a la capacidad que obtiene para inmovilizar los metales en la raíz, impidiendo que éstos pasen a la parte aérea de la planta.

Aunque la simbiosis hongo – planta se encuentra muy extendida en todo el ecosistema terrestre, ya que el 90-95% de las plantas superiores se encuentran micorrizadas; la degradación del planeta, el uso indiscriminado de



sustancias químicas por el hombre, las actividades agrícolas como la labranza, la aplicación indiscriminada de fertilizantes y de agroquímicos etc., producen severas alteraciones en las micorrizas y su funcionamiento (Johnson & Pflieger, 1992) [5], por ello, los agricultores se han visto obligados a crear nuevas alternativas de actuación, dando paso a actividades de tipo sostenible. Entre éstas, se encuentra la utilización de inóculos microbianos micorrizicos.

Es por esto que el estudio de las micorrizas va en creciente importancia, dentro del actual contexto agrícola mundial, y formando parte inseparable de las diferentes formas y métodos de *Agricultura Sostenible*, donde adquieren gran importancia en la economía agrícola ya que, usando estos inóculos micorrizicos, se consigue incrementar la productividad de las cosechas.

Estos inóculos han de hacerse en relación al estatus fértil del suelo (Hall, 1987), aún así se encuentran dos problemas muy importantes a la hora de inocular un suelo: por un lado se necesitan grandes cantidades de inoculante por Ha (entre 0,8 y 100 toneladas), y para ello es necesario disponer de una maquinaria que inyecte en el suelo las esporas, por lo que habría que promover subvenciones del estado o de empresas privadas.

Table 2.18 Effect of soil inoculation with mycorrhizae on yield increase of forage as related to the fertility status of soils (Hall 1987)

	Yield increment, kg DM/ha
Very poor fertility	1000
Poor fertility	750
Medium fertility	825
High fertility	640

Según esta tabla, a mayor pobreza del suelo, mayor cantidad de inoculante de micorrizas habría que aplicar, para conseguir incrementar la productividad del campo de cultivo.

En el aspecto aplicado son muy importantes en los *planes de reforestación o repoblación*, así como para la recuperación de suelos erosionados o incendiados o en procesos de desertización.

3. BIBLIOGRAFÍA:

LIBROS

- ♣ **THE ECOLOGY OF MYCORRHIZAE.** *Michael F. Allen.* Cambridge, University Press. 1991.
- ♣ **MYCORRHIZAL SYMBIOSIS (2nd Edition).** *S. E. Smith D. J. Read.* Academic Press. 1997.
- ♣ **BIOTECNOLOGÍA FORESTAL: TÉCNICAS DE MICORRIZACIÓN Y MICROPROPAGACIÓN DE PLANTAS.** *Mario Honrubia, Pilar Torres, Gisela Díaz, Asunción Morte.* Universidad de Murcia. 1995.
- ♣ **FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS.** *Frank, B. Salesbury, Cleon, W. Ross.* Paraninfo: Thomson Larning. 2000.
- ♣ **FUNDAMENTOS DE FISIOLOGÍA VEGETAL.** *Azcón-Bieto, J., Talón M.* McGraw-Hill-Interamericana. 2003.
- ♣ **PRINCIPLES OF PLANT NUTRITION.** *Konrad Mengel & Ernest A. Kirkby.* Kluwer Academic Publisher. 5th Edition. 2001.
- ♣ **MINERAL NUTRITION OF HIGHER PLANTS.** *Horst Marschner.* Academic Press. 2nd Edition. 1995.

ARTÍCULOS CIENTÍFICOS

- [1] **Allen, M.F.** 1991. The Ecology of Mycorrhizae. *Ed. Cambridge University Press.*

- [2] **Harley, J. L., Harley, E.L.** A Check-List of Mycorrhiza in the British Flora. *New Phytologist*, Vol. 105, No. 2, A Check-List of Mycorrhiza in the British Flora (Feb., 1987), pp. 1-102.
- [3] **Harley, J.L. & S.E. Smith.** 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic, Londres, p. 268-295.
- [4] **Honrubia, M. et al.** 1992. Manual para micorrizar plantas en viveros forestales. *ICONA. MAPA. LUCDEME VIII. Monografía 54*. Madrid.
- [5] **Johnson, N. C.; Copeland, P. J.; Crookston R.K.; Pflieger, F. L.;** Mycorrhizae: possible explanation for yield decline with continuous corn and soybean. *Univ. Minnesota, dep. agronomy plant genetics*, St. Paul MN 55108, ETATS-UNIS.
- [6] **Lopez-Sanchez, M. E., G. Díaz, and M. Honrubia.** 1992. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and P addition on growth and P nutrition of *Anthyllis cytisoides* L. and *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. *Mycorrhiza* 2:41–45.
- [7] **Newsham, K. K., Fitter, A. H., Watkinson, A. R.** Arbuscular Mycorrhiza Protect an Annual Grass from Root Pathogenic Fungi in the Field. *The Journal of Ecology*, Vol. 83, No. 6 (Dec., 1995), pp. 991-1000.
- [8] **Ruiz-Lozano, J. M., Azcón, R. (1995).** Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum* 95 (3), 472–478.
- [9] **Ryals et al., (1996)** Systemic Acquired Resistance. *The Plant Cell* 8: 1809-1819.
- [10] **Simon, L.** Phylogeny of the Glomales: Deciphering the Past to Understand the Present. *New Phytologist*, Vol. 133, No. 1 (May, 1996), pp. 95-101.
- [11] **Smith, S.E., Read, D.J.** Mycorrhizal symbiosis. *New York, Academic Press*, 1997. 605 p.

FIGURA

- [12] **Malamy, J., Carr, J.P., Klessig, D.F., Raskin, L. (1990)** Salicylic Acid: A Likely Endogenous Signal in the Resistance Response of Tobacco to Viral Infection. *Science* 16 November 1990: Vol. 250. no. 4983, pp. 1002 – 1004
- [13] **Sticher, L. Mauch-Mani, B. and Metraux, JP. (1997)** SYSTEMIC ACQUIRED RESISTANCE. *Annual Review of Phytopathology* **35**:1, 235.
- [14] **Barea, J.M., Azcón-Aguilar, C. (1983)**. Mycorrhiza and their significance on nodulating nitrogen fixing plants. *Adv. Agron.* **36**: 1-54.
- [15] **Harley, J.L. (1971)**. Fungi in Ecosystems. *The Journal of Ecology*, **59**(3): 653-668.
- [16] **Lodge, D.J. & Wentworth T.R. (1990)** Negative Associations among VA-Mycorrhizal Fungi and Some ectomycorrhizal Fungi Inhabiting the Same Root System *Oikos*, (**57**)3: 347-356.
- [17] **Gardner, J.H. & Malajczuk, N. (1988)**. Recolonisation of rehabilitated bauxite mine sites in Western Australia by mycorrhizal fungi. *For. Ecol. Man.* (**24**)1: 27-42.