



# El Cultivo del Maní en Córdoba

2 EDICIÓN



Universidad Nacional de Río Cuarto

Facultad de Agronomía y Veterinaria, Río Cuarto Argentina







# **El cultivo del maní en Córdoba**

2 Edición

Elena M. Fernandez y Oscar Giayetto (Compiladores)



**Universidad Nacional de Río Cuarto**

Facultad de Agronomía y Veterinaria, Río Cuarto, Argentina

El cultivo de maní en Córdoba; compilado por Elena M. Fernandez; Oscar Giayetto. Segunda Edición ampliada. – Las Higueras, Córdoba (Argentina), 2017.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga

464 páginas; 20x25 cm. ISBN 978-987-42-3736-1

1. Cultivo Agrícola. 2. Maní. I. Fernandez, Elena M., comp. II. Giayetto, Oscar, comp. III. Título.

CDD 633.368

Fecha de catalogación: 22/03/2017

## El cultivo del maní en Córdoba 2 Edición

Elena M. Fernandez y Oscar Giayetto (Compiladores)

2017 © by Universidad Nacional de Río Cuarto

Ruta Nacional 36 Km.601/X5804BYA/Río Cuarto/Argentina

Tel.: 54(0358)4676200/Fax: 54(0358)4680280

Web: <http://www.unrc.edu.ar>

Segunda Edición: Marzo de 2017

ISBN 978-987-42-3736-1



Diseño y maquetación: Luis W. Quintero y Lic. María Sol Quintero Demaestri en su memoria (StudioQ).

Colaboración: Daniel Menchini.

Queda hecho el depósito que marca la ley 11.723

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su almacenamiento en un sistema informático, ni su transmisión en cualquier formato o por cualquier medio, electrónico, mecánico, fotocopia u otros métodos, sin el permiso previo de los compiladores.



Los compiladores de este libro agradecen:

A los docentes-investigadores de: las Facultades de Agronomía y Veterinaria y de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales de la UNRC, la EEA-INTA Manfredi, la AER INTA Gral. Cabrera, la Facultad de Agronomía de la UBA, y del Centro de Investigaciones Agropecuarias (CIAP – INTA) Córdoba por sus contribuciones en la elaboración de este libro mediante el aporte de conocimientos y experiencias generadas localmente desde diferentes disciplinas vinculadas al cultivo de maní.

A la institución Universidad Nacional de Río Cuarto, por la disposición de recursos e infraestructura.

# ÍNDICE DE CONTENIDOS

## SECCIÓN I . . . . .25

### **Capítulo 1. Origen, historia y clasificación . . . . .27**

*Oscar Giayetto*

Origen del maní cultivado . . . . .29

En Argentina. . . . .33

En la provincia de Córdoba . . . . .33

### **Capítulo 2. Mejoramiento genético . . . . .41**

*Jorge J. Baldessari*

Variedades utilizadas . . . . .41

Objetivos de mejora genética en las diferentes épocas. . . . .41

Sistema reproductivo . . . . .43

Métodos de mejoramiento. . . . .43

Evaluación de nuevas líneas: Strip Test, Unilocalidad, Ensayos regionales . . . . .44

La inscripción de nuevos cultivares . . . . .44

Tipos comerciales de maní . . . . .45

Vulnerabilidad Genética del cultivo de maní . . . . .46

Importancia de las especies silvestres en la mejora del maní cultivado . . . . .46

Los maníes “Alto Oleico” . . . . .47

Pureza genética de la semilla de maní . . . . .49

Multiplicación de las categorías de semilla e industria semillera . . . . .50

La producción argentina de semilla de maní como problema . . . . .50

## SECCIÓN II . . . . .57

### **Capítulo 3. Desarrollo. . . . .59**

*Oscar Giayetto, Elena M. Fernandez, Guillermo A. Cerioni y Federico D. Morla*

### **Capítulo 4. Crecimiento . . . . .67**

*Oscar Giayetto, Elena M. Fernandez, Guillermo A. Cerioni y Federico D. Morla*

Germinación. . . . .68

Raíz . . . . .68

Nodulación . . . . .69

Crecimiento Vegetativo . . . . .70

Crecimiento Reproductivo . . . . .	70
Efectos de factores ambientales sobre el rendimiento . . . . .	84

**Capítulo 5. Requerimientos hídricos . . . . . 97**

*Guillermo A. Cerioni, Oscar Giayetto, Elena M. Fernandez y Federico D. Morla*

Consumo de agua . . . . .	97
Eficiencia en el uso del agua (EUA) . . . . .	99
Déficit hídrico y crecimiento del cultivo . . . . .	100
Efectos del estrés hídrico sobre procesos del cultivo . . . . .	102

**Capítulo 6. Requerimientos nutricionales . . . . . 117**

*Elena Bonadeo, Ines S. Moreno y Federico D. Morla*

Fuente y disponibilidad de Ca en el suelo . . . . .	117
Otros factores que afectan la disponibilidad del calcio . . . . .	118
Relación con otros nutrientes . . . . .	120
Consideraciones y necesidades de investigación en el área manisera de la Provincia de Córdoba. 126	

**Capítulo 7. Bacterias asociadas a la planta de maní . . . . . 135**

*Jorge Angelini, Tania Taurian, Fernando Ibáñez, María L. Tonelli, Eliana Bianucci, María S.*

*Anzuay, Lucio Valetti, Ana Furlán, Vanina Muñoz, Liliana Ludueña, Evelin Carlier, Stella Castro y  
Adriana Fabra*

La interacción maní-bradirizobios: modo en que las bacterias invaden los tejidos vegetales . . .	135
Diversidad de bacterias asociadas con los nódulos de plantas de maní . . . . .	138
Otras bacterias benéficas asociadas a la planta de maní . . . . .	140
Influencia del estrés hídrico sobre la fisiología y la bioquímica de plantas de maní . . . . .	144
Impacto del Cadmio sobre el maní y los microorganismos simbiotes: mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en la estrategia de tolerancia . . . . .	146
Implicancia del estrés oxidativo en la senescencia de nódulos de maní . . . . .	149
Las prácticas fitosanitarias y su relación con la diversidad de microorganismos del suelo asociados al cultivo de maní . . . . .	149
Respuesta del cultivo de maní a la inoculación . . . . .	150

**SECCIÓN III . . . . . 161**

**Capítulo 8. Suelos, rotaciones y labranzas . . . . . 163**

*José M. Cisneros, Oscar Giayetto, Carmen G. Cholaky, Guillermo A. Cerioni, Alberto Cantero  
Gutiérrez y Mauro E. Uberto*

Potencialidades y limitaciones de los suelos argentinos para maní . . . . .	164
Rotaciones y labranzas en maní . . . . .	169
Síntesis y Conclusiones. Bases para una producción sustentable de maní . . . . .	179

<b>Capítulo 9. Calidad fisiológica de las semillas</b> . . . . .	185
<i>Elena M. Fernandez, Guillermo A. Cerioni, Oscar Giayetto y Federico D. Morla</i>	
Evaluación de la calidad fisiológica de las semillas . . . . .	186
Factores que influyen la calidad de la semilla . . . . .	188
Condiciones predisponentes durante el crecimiento-desarrollo de la planta madre . . . . .	189
Condiciones predisponente durante la cosecha y poscosecha . . . . .	195
Acondicionamiento en las Plantas de Procesamiento . . . . .	197
Alguna recomendaciones . . . . .	200
<b>Capítulo 10. Fecha de siembra</b> . . . . .	207
<i>Federico D. Morla, Oscar Giayetto, Elena M. Fernandez y Guillermo A. Cerioni</i>	
<b>Capítulo 11. Arreglo espacial y densidad de plantas</b> . . . . .	217
<i>Federico D. Morla, Oscar Giayetto, Guillermo A. Cerioni y Elena M. Fernandez</i>	
<b>Capítulo 12. Madurez de arrancado</b> . . . . .	231
<i>Elena M. Fernandez, Oscar Giayetto, Federico D. Morla y Guillermo A. Cerioni</i>	
<b>Capítulo 13. Buenas prácticas agrícolas para el cultivo de maní</b> . . . . .	241
<i>Rodolfo G. Bongiovanni, Liliana G. Troilo y Ricardo Pedelini</i>	
ANEXO - <b>Capítulo 13</b> . . . . .	274
<b>SECCIÓN IV</b> . . . . .	283
<b>Capítulo 14. Enfermedades fúngicas del maní</b> . . . . .	285
<i>Adriana D. Marinelli, Guillermo J. March y Claudio M. Oddino</i>	
Enfermedades fúngicas del filoplano . . . . .	286
Viruela . . . . .	286
Sarna . . . . .	290
Quemadura de la hoja . . . . .	291
Tizón por <b>Botrytis</b> . . . . .	293
Otras enfermedades fúngicas del filoplano . . . . .	294
Roya . . . . .	294
Mancha difusa . . . . .	295
Mancha foliar por <b>Phyllosticta</b> . . . . .	296
Antracnosis . . . . .	297
Enfermedades fúngicas del rizoplano . . . . .	298
Podredumbre parda de la raíz . . . . .	301
Tizón por <b>Sclerotinia</b> spp. . . . .	304
Carbón . . . . .	308
Otras enfermedades fúngicas del rizoplano . . . . .	311

Podredumbre negra de la corona . . . . .	311
Marchitamiento por Rhizoctonia. . . . .	311

**Capítulo 15. Enfermedades causadas por virus. . . . . 319**

*Sergio L. Lenardón y Soledad de Breuil*

Moteado del Maní . . . . .	319
Achaparramiento del maní . . . . .	321
Necrosis del brote de maní . . . . .	324

**Capítulo 16. Malezas en el cultivo de maní. Control y manejo . . . . . 331**

*Fernando E. Daita, Ulises Gerardo y José Mulko*

Métodos de control . . . . .	332
Fitotoxicidad en cultivos en rotación con maní causada por herbicidas residuales . . . . .	342

**Capítulo 17. Artropofauna del cultivo de maní. . . . . 355**

*Graciela T. Boito, José A. Ornaghi y Jorge A. Giuggia*

**SECCIÓN V . . . . . 363**

**Capítulo 18. Calidad comercial y alimenticia de los granos . . . . . 365**

*Elena M. Fernandez, Oscar Giayetto, Guillermo A. Cerioni y Federico D. Morla*

Granometría . . . . .	366
Composición de los granos . . . . .	367
Micotoxinas: <b>Aflatoxina</b> . . . . .	371
Condiciones predisponentes para la infección y contaminación . . . . .	374
Precosecha . . . . .	375
Poscosecha . . . . .	377
Prevención de la contaminación . . . . .	378
Reducción de la contaminación con aflatoxina . . . . .	379
ANEXOS - Capítulo 18 . . . . .	384

**Capítulo 19. Calidad, tecnología y mercado de trabajo . . . . . 391**

*Roberto R. Benencia y Elena M. Fernandez*

La producción de maní en Argentina en el contexto internacional . . . . .	391
La emergencia de las nuevas plantas selectoras . . . . .	395
Variaciones en las explotaciones maniseras . . . . .	396
Razones y consecuencias de una experiencia exitosa . . . . .	398
Las nuevas empresas maniseras . . . . .	401
Conclusiones . . . . .	403
Anexo - <b>Capítulo 19</b> . . . . .	406

<b>Capítulo 20. Mercado Nacional e Internacional</b> . . . . .	411
<i>Daniel Agüero</i>	
Aceite de maní. . . . .	416
Harina de maní . . . . .	417
Comercio internacional de Argentina . . . . .	418
Panorama del precio de maní en el mercado internacional. . . . .	426
Situación nacional . . . . .	428
Encadenamiento productivo como estrategia competitiva . . . . .	433
<b>Capítulo 21. Huella de carbono de la cadena del maní de Córdoba</b> . . . . .	437
<i>Rodolfo Bongiovanni, Leticia Tuninetti y Guillermo Garrido</i>	
Método . . . . .	438
Definiciones metodológicas . . . . .	440
Resultados . . . . .	453
Conclusiones . . . . .	462



## LISTADO DE AUTORES

A continuación, se detalla el listado de autores participantes, lugar donde desempeñan su actividad y dirección de contacto electrónica.

**Daniel Agüero** . . . . .

Ing. Agr. FCA-UNC. M.Sc. en Economía Agraria. Pontificia Universidad Católica de Chile. Prof. Adjunto de Economía y Comercialización, Dpto. Economía Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* daguero@ayv.unrc.edu.ar

**Jorge Angelini** . . . . .

PhD. Docente del Dpto. de Ciencias Naturales (Fac. CEFQyN-UNRC) e Investigador Asistente de CONICET.  
*Contacto:* jangelini@exa.unrc.edu.ar

**María S. Anzuay** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Investigadora Asistente CONICET. Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC  
*Contacto:* manzuay@exa.unrc.edu.ar

**Jorge J. Baldessari** . . . . .

Ing. Agr. FCA (UNC). M.Sc. en Genética Vegetal (FCA, UNR) y PhD, Major: Genetics and Plant Breeding (Agronomy Department, University of Florida, EEUU). Investigador especializado en mejoramiento genético de maní en INTA Manfredi.  
*Contacto:* baldessari.jorge@inta.gob.ar

**Roberto Benencia** . . . . .

Sociólogo. M.Sc. en Ciencias Sociales (FLACSO). Investigador Principal del CONICET y Prof. Titular de Sociología y Extensión Rural, FAUBA. Director del Centro de Estudios y Servicios Rurales (CEDERU/FAUBA).  
*Contacto:* benencia@agro.uba.ar

**Eliana Bianucci**. . . . .

Microbióloga (Fac. CEFQyN-UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas-UNRC  
Docente del Dpto. de Ciencias Naturales (Fac. CEFQyN).  
*Contacto:* ebianucci@exa.unrc.edu.ar

**Graciela T. Boito** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. Doctora en Ciencias Agropecuarias, FCA-UNC. Prof. Asociada de Zoología Agrícola. Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* gboito@ayv.unrc.edu.ar

**Elena Bonadeo** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Ciencias del Suelo, FAUBA-INTA.  
Prof. Asociada de Relación Suelo-Planta. Dpto. Ecología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* ebonadeo@ayv.unrc.edu.ar

**Rodolfo G. Bongiovanni** . . . . .

Ing. Agr. UCC. Magíster y Doctor en Economía de la Producción-Agronegocios Purdue University (EE. UU.). Coordinador del Proyecto Específico *Optimización del ciclo de vida de los cultivos industriales* (EEA de INTA-Manfredi).  
*Contacto:* bongiovanni.rodolfo@inta.gob.ar

**Alberto Cantero Gutiérrez** . . . . .

Ing. Agr. FCA-UNLP. M.Sc. en Suelo, Escuela de Graduados en Ciencias Agropecuarias (Convenio IICA-INTA-UNLP-UBA), UNLP.  
Prof. Emérito Dpto. Ecología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* acantero@ayv.unrc.edu.ar

**Evelin Carlier** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Becaria postdoctoral Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC.

**Stella Castro** . . . . .

Bioquímica (UN La Plata). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Profesora Titular Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC.

**Guillermo A. Cerioni** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Producción Vegetal, FAV-UNRC. Docente de Cultivos Oleaginosos. Dpto. Producción Vegetal, FAV-UNRC.  
*Contacto:* gcerioni@ayv.unrc.edu.ar

**José M. Cisneros** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Ciencias del Suelo, FAUBA-INTA. Doctor por la Universidad Politécnica de Madrid (España). Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Programa Tecnología Agroambiental. Prof. Titular de Uso y Manejo de Suelos, Dpto. Ecología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* jcisneros@ayv.unrc.edu.ar

**Carmen G. Cholaky** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Manejo y Recuperación de Tierras. FAV-UNRC. Docente de Uso y Manejo de Suelos, Dpto. Ecología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* ccholaky@ayv.unrc.edu.ar

**Fernando Daita** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Producción Vegetal. Docente de Terapéutica Vegetal, Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* fdaita@ayv.unrc.edu.ar

**Soledad De Breuil** . . . . .

Ing. Agr. (UNC). Doctora en Ciencias Agropecuarias (UNC) investigadora del IPAV (CIAP-INTA) e Investigadora Asistente de CONICET  
*Contacto:* debreuil.soledad@inta.gob.ar

**Adriana Fabra** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Profesora Titular Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC. Investigadora Principal CONICET.  
*Contacto:* afabra@exa.unrc.edu.ar

**Elena M. Fernandez** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. Doctora en Agronomía, UNESP Botucatu-Brasil. Prof. Asociada de Cultivos Oleaginosos, Dpto. Producción Vegetal, FAV-UNRC.  
*Contacto:* efernandez@ayv.unrc.edu.ar

**Ana Furlan** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Investigadora Asistente CONICET. Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC.  
*Contacto:* afurlan@exa.unrc.edu.ar

**Guillermo Garrido** . . . . .

Ing. Área Ecología Industrial del INTI (Centro Regional Córdoba).  
*Contacto:* ggarrido@inti.gob.ar

**Ulises Gerardo** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC  
Docente de Terapéutica Vegetal, Dpto. Biología Agrícola, FAV-UNRC.  
*Contacto:* ugerardo@ayv.unrc.edu.ar

**Oscar Giayetto** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Producción Vegetal, FA-UBA-INTA. Prof. Titular de Cultivos Oleaginosos, Dpto. Producción Vegetal, FAV-UNRC.  
*Contacto:* ogiayetto@ayv.unrc.edu.ar

**Jorge A. Giuggia** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. Docente de Terapéutica Vegetal, Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* jgiuggia@ayv.unrc.edu.ar

**Fernando Ibañez** . . . . .

Microbiólogo (UNRC). Doctor en Ciencias Biológicas (UNRC). Docente Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC. Investigador Adjunto CONICET  
*Contacto:* fibanez@exa.unrc.edu.ar

**Sergio L. Lenardón** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. y PhD Ohio State University. Director del CIAP (Centro de Investigaciones Agropecuarias), INTA Córdoba.  
*Contacto:* lenardon.sergio@inta.gob.ar

**Liliana Ludueña** . . . . .  
Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Becaria postdoctoral CONICET.  
Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC.  
*Contacto:* lludueña@exa.unrc.edu.ar

**Guillermo J. March.** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC. Instituto de Fitopatología y Fisiología Vegetal-CICVyA. INTA.  
*Contacto:* gmarchar@yahoo.com.ar

**Adriana D. Marinelli<sup>1</sup>** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC. Doctora en Ciencias Biológicas. Fac. CEFQyN-UNRC. Prof. Asociada de  
Fitopatología. Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.

**Inés S. Moreno** . . . . .  
Lic. en Química. Fac. CEFQyN-UNRC. M.Sc. en Ciencias del Suelo, Dpto. Agronomía.  
UNS. Prof. Adjunta de Relación Suelo-Planta, Dpto. Ecología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* imoreno@ayv.unrc.edu.ar

**Federico D. Morla** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC. Doctor en Ciencias Biológicas Fac. CEFQyN-UNRC. Ayudante de Primera de  
Cultivos Oleaginosos, Dpto. Producción Vegetal, FAV-UNRC.  
*Contacto:* fmorla@ayv.unrc.edu.ar

**José Mulko** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC.  
Docente de Botánica Agrícola, Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* jmulko@ayv.unrc.edu.ar

**Vanina Muñoz** . . . . .  
Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Becaria postdoctoral CONICET.  
Dpto Ciencias Naturales, FCEFQyN-UNRC.  
*Contacto:* vmuñoz@exa.unrc.edu.ar

**Claudio M. Oddino** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC. Magíster en Ciencias Agropecuarias, Mención en Producción Vegetal. Docente  
de Terapéutica Vegetal, Dpto. Biología Agraria, FAV-UNRC.  
*Contacto:* coddino@ayv.unrc.edu.ar

**José A. Ornaghi<sup>2</sup>** . . . . .  
Ing. Agr. FAV-UNRC. Prof. Asociado de Zoología Agrícola. Dpto. Biología Agraria, FAV-  
UNRC.

---

<sup>1</sup> In Memoriam

<sup>2</sup> In Memoriam

**Ricardo Pedelini** . . . . .

Ing. Agr. M.Sc. AER General Cabrera-INTA. Proyecto Nacional Cultivos Industriales-Maní. Proyecto Regional con Enfoque Territorial.  
*Contacto:* intacabrera@gcabrera.arnetbiz.com.ar

**Tania Taurian** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Docente Dpto. Ciencias, Fac. CEFQyN-UNRC. Investigadora Adjunta CONICET  
*Contacto:* ttaurian@exa.unrc.edu.ar

**María L. Tonelli** . . . . .

Microbióloga (UNRC). Doctora en Ciencias Biológicas (UNRC). Docente Dpto. Ciencias Naturales, Fac. CEFQyN-UNRC. Investigadora Asistente CONICET  
*Contacto:* mtonelli@exa.unrc.edu.ar

**Liliana G. Troilo** . . . . .

Ing. Agr. Coordinadora del Proyecto Integrador *Optimización de la calidad integral y otras estrategias de agregado de valor*. EEA INTA Mendoza.  
*Contacto:* troilo.liliana@inta.gob.ar

**Leticia Tuninetti** . . . . .

Ing. Área Ecología Industrial. Equipo del Centro de Investigación y Desarrollo en Diseño Industrial, CIDI-INTI (Centro Regional Córdoba).  
*Contacto:* leticiat@inti.gob.ar

**Mauro E. Uberto** . . . . .

Ing. Agr. FAV-UNRC. M.Sc. en Ciencias Agropecuarias, Mención Manejo de Tierras (FAV-UNRC). Profesional de la empresa ASEAGRO S.R.L. (Río Cuarto, Córdoba).  
*Contacto:* info@aseagro.com.ar

**Lucio Valetti** . . . . .

Microbiólogo (UNRC). Doctor en Ciencias Biológicas (UNRC) Becario doctoral CONICET (hasta fines de 2015). Investigador en INTA (Córdoba).  
*Contacto:* valetti.lucio@inta.gob.ar

## RESUMEN

El maní es uno de los cultivos regionales de Argentina, localizado actualmente en el centro-sur de la provincia de Córdoba, donde se concentra más del 90% de la producción primaria nacional, y la totalidad del proceso industrial de la misma, con alto impacto económico y social en la provincia. En los últimos años, su cultivo se está expandiendo a las provincias de La Pampa, San Luis y oeste de Buenos Aires. Esta segunda edición reúne nuevos y más amplios conocimientos científicos y tecnológicos aportados por sus autores, todos ellos especialistas en diferentes áreas temáticas de este sistema agrícola. La mayoría de los cuales son productos obtenidos de investigaciones y experimentaciones desarrolladas en la principal región productora de maní. A ellos, se adicionan otros aportes científicos generados por investigadores en otros países productores de esta leguminosa. Además de su enfoque local, este libro proporciona un análisis profundo e integrador de los distintos factores involucrados en la producción de este cultivo que permite, a toda persona interesada, comprender y generar planes tecnológicos para su cultivo en distintas condiciones ambientales.

El libro comprende 21 capítulos organizados en 5 secciones. La primera, contiene 2 capítulos sobre el origen, historia y evolución del maní cultivado, y su mejoramiento genético en Argentina. La segunda sección, integrada por 5 capítulos, incluye los temas relacionados con el crecimiento, desarrollo, los factores ambientales que los regulan, junto con los requerimientos hídricos, nutricionales y las bacterias asociadas a la planta de maní. La sección tres agrupa 6 capítulos que abordan los temas relativos al manejo del cultivo, sus requerimientos edáficos, las rotaciones y sistemas de labranza, la calidad fisiológica de las semillas, la fecha de siembra, el arreglo espacial y la población de plantas. Se completa con un capítulo que trata una propuesta de buenas prácticas agrícolas para este cultivo. La cuarta sección está centrada en la sanidad del cultivo y en 4 capítulos trata las enfermedades fúngicas y las producidas por virus de mayor impacto regional; el control y manejo de las malezas prevaecientes, y una síntesis de la artropofauna que afecta localmente al maní. Por último, la sección quinta analiza la cadena agroalimentaria de este cultivo en 4 capítulos que incluyen aspectos de la calidad comercial y alimenticia del grano; la calidad de los productos industriales, la tecnología y el mercado de trabajo, el mercado nacional e internacional de este cultivo; y una cuantificación local de la huella del carbono.

## ABSTRACT

*The peanut is one of the regional crops of Argentina, currently located in the central-south of the Córdoba province, where more than 90% of the national primary production and the entire industrial process of the same are concentrated, with high economic and social impact in the province. In the last years, its cultivation has extended to the provinces of La Pampa, San Luis and the west of Buenos Aires. This second edition brings together new and broader scientific and technological knowledge provided by its authors, all of them specialists in different thematic areas of this agricultural system. Most of them are products obtained from research and experimentation developed in the main peanut producing region. To them, other scientific contributions generated by researchers in other producing countries of this legume are added. In addition to its local focus, this book provides an in-depth and integrative analysis of the different factors involved in the production of this crop, which allows all interested parties to understand and generate technological plans for their cultivation in different environmental conditions. The book comprises 21 chapters organized in 5 sections. The first contains 2 chapters on the origin, history and evolution of cultivated peanut, and its genetic improvement in Argentina. The second section, consisting of 5 chapters, includes topics related to growth, development, environmental factors that regulate them, along with the water, nutritional requirements and bacteria associated with the peanut plant. The section 3, groups 6 chapters that deal with issues related to crop management,*

*soil requirements, rotations and tillage systems, physiological quality of seeds, date of planting, spatial arrangement, and plant population. It completes a chapter that deals with a proposal of good agricultural practices for this crop. The fourth section focuses on the crop health, and in 4 chapters' deals with fungal diseases and those produced by viruses of greater regional impact; the control and management of prevailing weeds and a synthesis of the arthropod fauna that locally affects the peanut. Finally, the fifth section analyzes the agro-alimentary chain of this crop in 4 chapters that include aspects of the commercial and nutritional quality of the grain; the quality of industrial products, technology and the labor market, the national and international market of this crop; and a local estimate of the carbon footprint.*

## PRÓLOGO A LA PRIMERA EDICIÓN (2006)

El maní es uno de los cultivos regionales típicos que presenta la agricultura de Argentina, localizado en el centro-sur de la provincia de Córdoba, donde se concentra casi el 96% de la producción primaria nacional y la totalidad del proceso transformador o industrial de la misma. Ambos aspectos impactan económica y socialmente en la provincia, ya sea directa o indirectamente, no sólo por la generación de divisas por la exportación de sus productos (255.695 toneladas y u\$s 176.551.000 en el 2005); sino también por la generación de trabajo a nivel predial e industrial. A ello, debe agregarse su impacto en otros sectores industriales ligados tanto a la producción primaria como a la del procesamiento; en el desarrollo de nuevas tecnologías para la obtención de productos de mejor calidad que respondan a la demanda de los consumidores y que su identificación de origen sea un sello de diferenciación y distinción en el comercio alimentario internacional; en el transporte de la producción primaria, de insumos agrícolas e industriales y de productos elaborados, entre otros.

Esta importancia socio económica del sistema manisero se ha mantenido entre ciertos márgenes a través de los años, a pesar de los cambios experimentados en la tecnología de la producción primaria, en la localización provincial, en el destino industrial de la producción, en la orientación de las actividades de las explotaciones agropecuarias y en el proceso de transformación o selección de la producción primaria. A fin de lograr mayor sustentabilidad y estabilidad del sistema agroalimentario manisero así como el incremento de los rendimientos y de la calidad de sus productos, es necesario acrecentar los conocimientos de todos los actores involucrados en dicho sistema y hacer un uso racional y profundo de todos los conocimientos científico-tecnológicos existentes para que esta especie oleoproteica exprese su potencial genético al permitírsele hacer una utilización eficiente de los recursos ambientales, tecnológicos y económicos disponibles para su crecimiento y producción.

Teniendo en cuenta lo expresado precedentemente, los autores, docentes e investigadores especializados en diferentes áreas del conocimiento agrícola, han condensado en esta publicación los principales conocimientos científicos y tecnológicos logrados a través de investigaciones, experimentaciones, estudios de casos y observaciones desarrolladas en la principal región productora de maní-centro sur de la provincia de Córdoba- enriquecidos con aportes científicos obtenidos por otros investigadores en diferentes países productores de esta leguminosa.

Se proporciona, a la vez, un análisis profundo e integrador de los distintos factores involucrados en la producción de manera tal que permita, a toda persona interesada en el cultivo de maní, comprender y generar planes tecnológicos para su cultivo en distintas condiciones ambientales.

El libro está organizado en 15 capítulos distribuidos en 5 secciones: Origen, desarrollo de cultivares y destino comercial del maní; Crecimiento, desarrollo y sus requerimientos; Prácticas de manejo; Protección vegetal y Situación socio económica del sistema agroalimentario maní. En la primera sección, se presentan los aspectos más relevantes del origen, historia y evolución como especie cultivada, su mejoramiento y calidad alimenticia y comercial; en la segunda sección, se analizan los principales aspectos funcionales que generan el rendimiento del cultivo en respuesta a los recursos ambientales; las dos secciones siguientes, integran los aspectos funcionales-ambientales con los tecnológicos, tratando de explicar las bases de sustentación de las tecnologías de producción a utilizar; y, en la última, se analizan los cambios territoriales, productivos-tecnológicos y laborales ocurridos en la principal región productora del país y sus impactos en la cadena de valor manisera y también se abordan aspectos centrales del mercado internacional y nacional del maní.

Esta estructura organizativa del libro lo hace un texto de fácil comprensión y de referencia para estudiantes de Ingeniería Agronómica y de otras carreras afines, y de consulta para profesionales y productores agrícolas innovadores.

Si bien cada capítulo ha sido desarrollado por docentes e investigadores que trabajan en el tema, éstos procuraron que el libro mantuviera una visión integradora de la cadena alimentaria manisera, mediante la cual se intenta generar una organización del conocimiento y dar referencias que ayuden a fijar criterios para el análisis del manejo y la toma de decisiones, tanto de situaciones adversas como complejas o con problemas puntuales en el sistema productivo de maní.

**Leonidas Cholaky Sobari<sup>1</sup>**

Ex-Rector de la Universidad Nacional de Río Cuarto

---

<sup>1</sup> In Memoriam

## **PRÓLOGO A LA SEGUNDA EDICIÓN**

Entre los propósitos de esta segunda edición, destacamos actualizar y ampliar los contenidos relativos al cultivo de maní que se ha consolidado como una cadena de valor localizada en la región central de Argentina, con marcada preeminencia en la mitad sur del territorio provincial de Córdoba y extensiones pioneras en las provincias vecinas (San Luis y La Pampa).

Para ello, y como primer paso, convocamos a los colegas que hicieron su contribución en la primera edición del libro *El cultivo de Maní en Córdoba* (2006), invitándolos en esta oportunidad a considerar la revisión y actualización de sus respectivas propuestas. También invitamos a otros colegas para que hicieran aportes novedosos de temáticas no incluidas en la edición anterior. Resultó muy grato recibir respuestas que nos manifestaban interés y compromiso de la mayoría, prontamente reflejados en la recepción de los primeros manuscritos.

Nos embarcamos entonces en las tareas de compilación y edición de los materiales tomando como referencia la estructura organizativa de contenidos diseñada para la edición 2006. Este trabajo supuso, definir las secciones y asignar los capítulos a cada una de ellas siguiendo algunos criterios previos y otros nuevos.

La resultante fue una estructura conformada por 5 secciones y 21 capítulos. La Sección I incluye dos capítulos que tratan sobre la clasificación taxonómica, historia del maní en Argentina y el mejoramiento genético del cultivo realizado localmente. La Sección II, con cinco capítulos, aborda el desarrollo y crecimiento del maní y los factores ambientales reguladores, los requerimientos hídricos y nutricionales, y la interacción entre cultivo y bacterias fijadoras de nitrógeno. La Sección III, destinada al manejo del cultivo expone, en seis capítulos, temas de suelos, rotaciones y labranzas, calidad fisiológica de las semillas, fecha de siembra, densidad de plantas, madurez de arrancado, y se completa con una propuesta de buenas prácticas agrícolas para el cultivo de maní. La Sección IV aborda la problemática de la sanidad del cultivo, con énfasis en los factores biológicos que restringen el rendimiento del maní (enfermedades fúngicas y otras causadas por virus, malezas y artropofauna). Por último, la Sección V trata aspectos de la cadena agroalimentaria del maní en cuatro capítulos que abordan la calidad comercial y alimenticia de los granos, tecnología, y mercado laboral y comercial, y concluye con un análisis y cálculo de la huella del carbono del maní en Córdoba.

Entendemos que esta obra cumple con los propósitos fijados al comienzo de su preparación porque actualiza, amplía y adiciona contenidos temáticos inherentes a esta cadena de valor como la producción primaria del maní, su procesamiento industrial, el comportamiento del mercado nacional y mundial, tratados con un enfoque sistémico anclado en una base sustentable.

**Elena M. Fernandez y Oscar Giayetto**

Compiladores

## Capítulo 7. Bacterias asociadas a la planta de maní

### *Mecanismos y fisiología de la interacción*

Jorge Angelini, Tania Taurian, Fernando Ibáñez, María L. Tonelli, Eliana Bianucci, María S. Anzuay, Lucio Valetti, Ana Furlán, Vanina Muñoz, Liliana Ludueña, Evelin Carlier, Stella Castro y Adriana Fabra

#### **La interacción maní-bradirizobios: modo en que las bacterias invaden los tejidos vegetales**

La infección de las raíces de leguminosas por cepas rizobianas comprende eventos (genéticamente determinados por la leguminosa huésped) que se desarrollan en la planta con posterioridad a la adherencia de las bacterias a la raíz y que concluyen con la invasión del primordio nodular. En el mecanismo de infección radical mejor conocido, se produce el curvado del pelo radical y la formación de hilos de infección y se desarrolla en miembros de las tres subfamilias de leguminosas (Caesalpinieae, Mimosoideae y Papilionoideae). Para que la infección ocurra, los rizobios deben primero reconocer y luego responder a la presencia de las raíces de la planta huésped. Durante su crecimiento en la rizósfera estas bacterias perciben compuestos secretados por la raíz del huésped tales como flavonoides, isoflavonoides y betaína y responden induciendo los genes de nodulación *nod*, *nol* y *noe*. Entre las funciones de estos genes está la de posibilitar la síntesis y el transporte de los factores *Nod*, los que inician muchos de los cambios observados en la planta huésped durante las etapas tempranas del proceso de nodulación, tales como la deformación del pelo radical, oscilaciones de las concentraciones de calcio intracelular, depolarización de la membrana e iniciación de la división celular en la corteza radical, dando lugar a la formación de un primordio de nódulo (Engstrom *et al.*, 2002; Charron *et al.*, 2004). Para que ello ocurra, las bacterias deben primero adherirse a la raíz de la leguminosa huésped. En *Rhizobium leguminosarum* se ha descrito que este proceso requiere de dos pasos: en el primero, la adherencia es débil, dependiente del calcio y está mediada por una proteína llamada rihcadhesina (Smit *et al.*, 1989), y el segundo paso está mediado por la síntesis bacteriana de fibrillas de celulosa, lo que parece requerir la formación de estructuras tipo biofilms en el extremo de los pelos radicales (Smit *et al.*, 1987).

La planta también participa en la etapa de la colonización rizobiana, en un proceso mediado por las lectinas. Estas moléculas, que se localizan en los extremos radicales, permitirían la unión específica entre la pared celular vegetal y la superficie de las bacterias compatibles (Díaz *et al.*, 1989).

Después del reconocimiento de los factores *Nod* sintetizados por rizobios compatibles, se inicia una cascada de señalización que activa en la planta numerosos genes e induce cambios morfológicos en la raíz. De este modo, los pelos radicales en crecimiento ubicados en la porción inmediatamente superior al ápice radical comienzan a curvarse, atrapando una colonia bacteriana. En el pelo radical curvado se produce la lisis de la pared celular y se desarrolla un hilo de infección intracelular por invaginación de la membrana celular. Dentro de esa estructura las bacterias se dividen, el hilo de

infección crece hacia el interior de la célula epidérmica hasta alcanzar la pared celular distal, y las bacterias entran al espacio intercelular entre la célula epidérmica y la célula ubicada inmediatamente debajo de ésta. En esta última se produce una invaginación de modo similar a lo ocurrido al comienzo del desarrollo del hilo de infección. De esta manera se propaga esta estructura, completamente ocupada por bacterias, hacia el interior de la raíz. La ramificación del hilo, a medida que crece y alcanza el primordio nodular, aumenta el número de células colonizadas de este órgano (Gage, 2004).

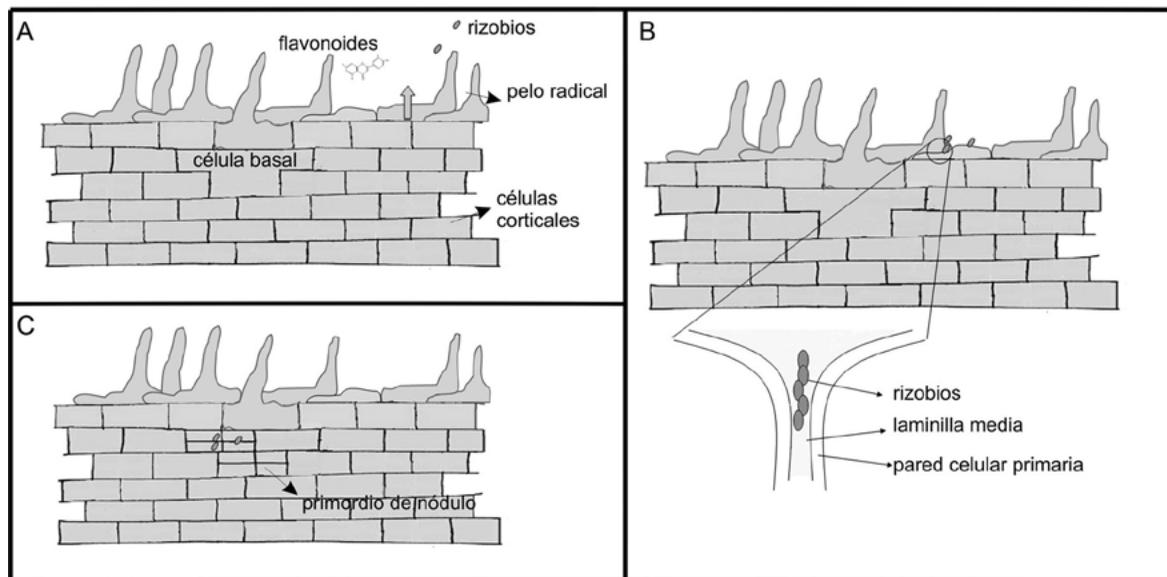
En lo referido a la contribución bacteriana en la formación del hilo de infección, en algunas simbiosis se ha observado que mutantes rizobianas incapaces de sintetizar exopolisacáridos (EPS) inducen el crecimiento anormal del hilo de infección (Gage *et al.*, 1996; Gage y Margolin, 2000). También se les atribuyó a estas moléculas un rol en la protección de las bacterias contra las respuestas de defensa de la planta. Por otra parte, los lipopolisacáridos y los beta-glucanos cíclicos han sido estudiados en relación con su función en simbiosis (Spaink *et al.*, 1998; Spaink, 2000).

Los componentes genéticos requeridos para la cascada de señalización activada por los factores Nod incluyen proteínas receptoras de estos factores que se ubican en la membrana plasmática de las células epiteliales, canales iónicos en la membrana nuclear, una proteína quinasa calcio/calmodulina dependiente (CCaMK) y reguladores transcripcionales (Oldroyd *et al.*, 2011).

Simultáneamente con la formación del hilo de infección en las células epidérmicas, las células diferenciadas de la corteza radical comienzan a dividirse para originar un meristema nodular. El desarrollo coordinado de los procesos de infección (que ocurre en la epidermis) y de organogénesis del nódulo (que ocurre en la corteza) es crucial para el establecimiento de simbiosis fijadoras de nitrógeno (Oldroyd y Downie, 2008). La rápida respuesta que se desarrolla en la corteza radical como consecuencia de la percepción de los factores Nod en las células epidérmicas de la raíz, indica que es necesaria una vía de comunicación entre ambas regiones. Dado que la epidermis radical limita el libre flujo de los factores Nod, parece poco probable que estos compuestos actúen directamente a nivel de las células corticales (Oldroyd y Downie, 2008).

Actualmente se conoce que un receptor de citocininas en la corteza radical sería requerido para iniciar el proceso de organogénesis del nódulo en *Medicago truncatula* y *Lotus japonicus*. Ello indicaría que dicha hormona constituye un componente clave de este proceso y que podrían actuar como señal móvil comunicando a la corteza radical la percepción de los factores Nod en la epidermis (Ferguson *et al.*, 2010).

La infección rizobiana en plantas de maní, sin embargo, está mediada por otro mecanismo que involucra la invasión intercelular del tejido radical y tiene lugar en la base de las raíces laterales o adventicias. Con algunas variantes, este tipo de infección ocurre en otras pocas leguminosas (sub) tropicales (*Sesbania*, *Stylosanthes*, *Neptunia*, *Aeschynomene*, *Mimosa*, entre otras) (Boogerd y van Rossum, 1997) que no desarrollan pelos radicales o lo hacen en poca cantidad (Sprent, 2007). En este caso, los rizobios no penetran a través de la célula epidérmica del pelo radical sino que colonizan directamente la corteza radical, en algunos casos vía fisuras (“cracks”) en la epidermis que se originan como consecuencia del desarrollo de raíces laterales o adventicias (Figura 1).



**Figura1.** A) Etapas iniciales de la colonización rizobiana; B) Sitio de infección rizobiana en la raíz; y C) Desarrollo del primordio de nódulo en las células corticales

En maní, si bien los pelos radicales en la raíz principal y las laterales son raros o están ausentes, se forman múltiples pelos multicelulares en el ángulo que se establece entre la raíz principal y la raíz lateral, los que emergen de células epidérmicas del primordio de raíz lateral. Aún cuando se ha observado deformación y curvado de estos pelos, ello no constituye un requisito para la infección y nodulación (Chandler *et al.*, 1982). Sin embargo, los pelos radicales serían esenciales para la nodulación y se ha observado que son colonizados por los rizobios, aunque su función no está clara (Uheda *et al.*, 2001).

El sitio preciso de infección en maní se encuentra entre una célula epidérmica y la célula basal del pelo radical axilar de la raíz lateral. Luego, los rizobios ocupan el espacio entre las células epidérmicas y corticales. Debajo de algunos de los pelos radicales axilares, las células basales comienzan a aumentar su tamaño y son las primeras en ser infectadas por algunas células rizobianas mientras que otras bacterias continúan diseminándose intercelularmente. La infección exitosa está restringida a los sitios de infección en los que se encuentran dichas células basales (Chandler, 1978). Todo ello indica que la presencia de un pelo radical emergente junto con una célula basal de mayor tamaño, co-ocurriendo con la emergencia de la raíz lateral, determina la infectividad en maní.

De las leguminosas estudiadas, sólo en *Arachis* y en *Stylosanthes* no han sido observadas estructuras similares a los hilos de infección ni en pelos radicales ni en primordios de nódulos. Por el contrario, los rizobios en maní se dispersan intercelularmente separando células corticales a nivel de la laminilla media. La internalización de las bacterias ocurre en unas pocas células vegetales cuya pared celular se encuentra estructuralmente alterada. Durante esta etapa, las bacterias son rodeadas por una membrana derivada del huésped y se multiplican rápidamente. Luego la envoltura celular se divide de tal modo que cada bacteria se encuentra separada y rodeada por membrana. La célula vegetal infectada también se divide rápidamente distribuyendo de este modo las bacterias entre las células hijas. El sitio de iniciación del nódulo parece ubicarse en la corteza de la raíz lateral y no en la de la raíz primaria (Chandler, 1978).

Dado el particular mecanismo de infección que ocurre en maní, se han realizado algunos estudios con el objetivo de compararlo con la vía de penetración más estudiada que es la mediada por hilos de infección. En este sentido se ha informado que en la adherencia bacteriana a las raíces de maní jugaría un rol importante una proteína con propiedades similares a la rhicadhesina (Dardanelli *et al.*, 2003). Otros componentes de las células rizobianas como son los exopolisacáridos también cumplirían un rol simbiótico ya que mutantes afectadas en la síntesis de estos compuestos inducen la formación de nódulos vacíos (Morgante *et al.*, 2005). Además, se informó que los EPS de micro-simbiontes de maní serían necesarios para evadir la respuesta de defensa de la planta (Morgante *et al.*, 2007). También se conoce la estructura de los factores Nod sintetizados por rizobios que nodulan maní (Taurian *et al.*, 2008), se ha demostrado que estas moléculas modulan la respuesta de defensa de la planta que se activa en la interacción con los rizobios (Muñoz *et al.*, 2014). Por otra parte, se han identificado en los exudados de esta leguminosa los flavonoides daidzeina, genisteina y, en concentraciones más bajas, crisina, capaces de inducir la expresión de los genes de nodulación (Angelini *et al.*, 2003).

Una de las diferencias fundamentales entre la invasión por hilos de infección y la que ocurre en maní reside en la colonización primaria y la entrada en los tejidos vegetales. Para el primero de los mecanismos mencionados, la primera barrera que deben atravesar los rizobios está a nivel epidérmico (donde se ubican los receptores de los factores Nod) mientras que para el segundo se encuentra a nivel cortical. Sin embargo, se ha informado que los factores Nod son también requeridos para la nodulación de raíces de maní ya que en su ausencia no se observa la división de las células corticales que formarán el nódulo y, por lo tanto, no se inicia el proceso de organogénesis nodular que ocurre a nivel cortical (Ibáñez y Fabra, 2011). Por otra parte, en esta interacción se induce la expresión del gen que codifica para la proteína CcCaMK, cuya función sería la de censurar las oscilaciones de calcio y de este modo posibilitar la inducción de las respuestas corticales (Sinharoy y DasGupta, 2009).

Está claro que el estudio de la invasión intercelular del tejido radical de leguminosas se encuentra recién en sus comienzos y que los avances en este sentido pueden enriquecer el conocimiento general de la infección rizobiana. Un objetivo largamente sostenido por los investigadores ha sido la comprensión profunda de la simbiosis leguminosas-rizobios, lo que podría posibilitar la transferencia de esta asociación a otros cultivos de no-leguminosas de importancia agronómica.

## **Diversidad de bacterias asociadas con los nódulos de plantas de maní**

A pesar de su importancia agronómica, los estudios sobre los rizobios capaces de nodular maní son relativamente escasos. Como ejemplos se pueden citar aquellos realizados en Argentina (Ibáñez *et al.*, 2008; Taurian *et al.*, 2002, 2006, 2008), Camerún (Nkot *et al.*, 2008), Canadá (van Rossum *et al.*, 1995), China (Yang *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2013), India (Saleena *et al.*, 2001), Marruecos (El-Akhal *et al.*, 2008) y Sudáfrica (Law *et al.*, 2007; Steenkamp *et al.*, 2008).

Tradicionalmente, se ha informado que la planta de maní es capaz de establecer una simbiosis fijadora de nitrógeno efectiva con bacterias de crecimiento lento pertenecientes al género *Bradyrhizobium* (Fabra *et al.*, 2010). Este género es un grupo cosmopolita con características fenotípicas muy diversas, que incluye microorganismos que exhiben una gran variedad de estilos de vida y propiedades metabólicas. Teniendo en cuenta su capacidad simbiótica, *Bradyrhizobium* es un grupo heterogéneo, capaz de formar nódulos en leguminosas de importancia económica (como soja y poroto), así como en la no-leguminosa *Parasponia* (Trinick, 1973). En la actualidad, existen numerosas especies reconocidas dentro del Género. Entre ellas, se pueden citar *B. japonicum* (Jordan, 1982), *B. elkanii* (Kuykendall *et al.*, 1992), *B. liaoningense* (Xu *et al.*, 1995), *B. yuanmingense* (Yao *et al.*, 2002), *B.*

*betae* (Rivas *et al.*, 2004), *B. canariense* (Vinuesa *et al.*, 2005), *B. iriomotense* (Islam *et al.*, 2008), *B. lablabi* (Chang *et al.*, 2011), *B. pachyrhizi* y *B. jicamae* (Ramírez-Bahena *et al.*, 2009). Además, se ha propuesto transferir la especie *Blastobacter denitrificans* al Género *Bradyrhizobium* como *Bradyrhizobium denitrificans* (van Berkum *et al.*, 2006). Finalmente, muchos estudios indican que el Género *Bradyrhizobium* contiene varias especies no descritas aún, a nivel de geno-especies (Vinuesa *et al.*, 2005; van Berkum y Fuhrmann, 2000; Willems *et al.*, 2001; Willems *et al.*, 2003; Zhang *et al.*, 2007).

La diversidad de microsimbiontes de maní obtenidos a partir de distintas regiones geográficas ha sido examinada mediante análisis morfofisiológicos y moleculares. En conjunto, todos los estudios revelaron una elevada heterogeneidad y diversidad en la población de microorganismos de crecimiento lento nodulantes de maní.

Estudios realizados con el fin de conocer la afiliación taxonómica de las bacterias de crecimiento lento nodulantes de maní en China, han clasificado a los microorganismos como *B. liaoningense*, *B. japonicum* y *B. yuanmingense* (Yang y Zhou, 2008). Más recientemente, aislamientos de bradirizobios obtenidos a partir de nódulos de plantas, de esta leguminosa, crecidas en el país asiático fueron descritos como pertenecientes a dos nuevas especies, *Bradyrhizobium lablabi* (Chang *et al.*, 2011) y *Bradyrhizobium arachidis* (Wang *et al.*, 2013). Por otra parte, aislamientos obtenidos de Salamanca (España) fueron clasificados como *B. canariense* (Rivas *et al.*, 2009). Además, aislamientos de nódulos de plantas de maní provenientes del sur de África se han clasificado en un nuevo linaje designado SA-3 (Steenkamp *et al.*, 2008).

En nuestro país, la diversidad de bradirizobios nodulantes de maní había sido poco estudiada. Además, los análisis realizados estaban basados principalmente en las secuencias del ADNr 16S (Bogino *et al.*, 2010), que ha demostrado ser poco informativo para la delimitación de especies de *Bradyrhizobium* debido al alto grado de conservación existente, incluso entre distintas cepas (van Berkum y Fuhrmann, 2000; Vinuesa *et al.*, 2005). Sin embargo, en un trabajo reciente se analizó la afiliación taxonómica de aislamientos rizobianos nativos del área manisera de Córdoba mediante la secuenciación del gen *dnaK* y la región espaciadora 16S-23S (ITS) pertenecientes al genoma básico y el gen simbiótico *nodA* (Muñoz *et al.*, 2011). Tomados en conjunto, los resultados obtenidos en ese trabajo indican que los aislamientos nativos representan variantes localmente adaptadas de *B. yuanmingense* y *B. iriomotense*, cuyos genes simbióticos han sido moldeados por eventos de transferencia lateral de genes. De manera interesante, las secuencias *nodA* obtenidas en este trabajo no se encuentran totalmente relacionadas con las ya descritas, pudiendo representar nuevos Clados *nodA*.

Es importante señalar que distintos autores encontraron que, además de los bradirizobios tradicionales, microorganismos pertenecientes al Género *Rhizobium* también son capaces de asociarse con nódulos de maní en Argentina (Taurian *et al.*, 2006) y Marruecos (El-Akhal *et al.*, 2008). Este último grupo de bacterias incluye aislamientos relacionados filogenéticamente con las especies *R. giardinii* y *R. tropici* (Taurian *et al.*, 2006) y *R. huautlense*, *R. galegae* (El-Akhal *et al.*, 2008). Los aislamientos provenientes de Argentina fueron además caracterizados mediante el análisis de los genes *glnA*, *nifH* y *nodC*. Estos estudios confirmaron su afiliación taxonómica y revelaron que poseen genes de nodulación filogenéticamente emparentados con *R. tropici* (Ibañez *et al.*, 2008).

Es interesante destacar que los rizobios no constituyen el único componente bacteriano de los nódulos. En un trabajo reciente, Ibañez *et al.* (2009) recuperaron varios aislamientos bacterianos a partir de nódulos de maní esterilizados superficialmente obtenidos de plantas crecidas en suelos de Córdoba - Argentina. El análisis filogenético de las secuencias demostró que los aislamientos pertenecen al Phylum Proteobacteria, Clase Gammaproteobacteria e incluyen

*Pseudomonas* spp., *Enterobacter* spp. y *Klebsiella* spp. Después de su conservación en medios de cultivo, estos aislamientos resultaron incapaces de inducir la formación de nódulos en maní, pero aún así incrementaron el crecimiento de las plantas. Cuando fueron inoculados de manera simultánea o secuencial con una cepa infectiva de *Bradyrhizobium*, se encontró que fueron capaces de colonizar nódulos preformados. El análisis de los genes simbióticos demostró la presencia del gen *nifH* sólo en las bacterias pertenecientes al Género *Klebsiella*; mientras que el gen *nodC* no pudo ser amplificado por PCR ni detectado por Southern Blot en ninguno de los aislamientos. Estos resultados sugieren que los aislamientos constituyen bacterias oportunistas capaces de colonizar nódulos inducidos por las cepas compatibles de rizobios. Las implicancias de este hallazgo podrían ser significativas, especialmente si se confirma que la asociación entre Gammaproteobacterias y los nódulos de maní es común en la naturaleza y si esta interacción posee la capacidad de promover el crecimiento de la planta.

## Otras bacterias benéficas asociadas a la planta de maní

La rizósfera y la filósfera de las plantas son lugares que albergan una gran cantidad y diversidad de microorganismos. En particular, la rizósfera es un hábitat en donde convergen numerosas especies microbianas debido a que los exudados radicales liberados por las plantas constituyen una importante fuente de nutrientes, especialmente de tipo carbonados. Algunos microorganismos no tienen efectos visibles sobre las plantas, mientras que otros producen efectos adversos causando enfermedades que resultan en la muerte o en una reducción de su crecimiento, lo que se traduce en una disminución del rendimiento de los cultivos. Por otro lado, existen microorganismos que pueden ejercer un efecto benéfico para el crecimiento de las plantas ya sea de manera directa o indirecta y las bacterias que poseen esta capacidad han sido denominadas bacterias promotoras del crecimiento vegetal o “Plant Growth Promoting Bacteria” (PGPB) (Bashan y de Bashan, 2005). Diversos géneros bacterianos están incluidos dentro de este grupo tales como *Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Azotobacter*, entre otros. (Cattelan *et al.*, 1999). El uso de microorganismos para promover el crecimiento de las plantas o para el control de enfermedades causadas por fitopatógenos constituye un área de estudio de gran interés y que se encuentra en constante crecimiento. Dentro del grupo de bacterias que promueven el crecimiento vegetal, aquellas que habitan la rizósfera o “Plant Growth Promoting Rhizobacteria” (PGPR) son las más estudiadas. Por otro lado, otro grupo cuyo estudio ha ganado mucho interés en los últimos años, son aquellas PGPB capaces de ingresar a los tejidos de las plantas y generar poblaciones endofíticas, las cuales no sólo se limitan a infectar raíces sino también hojas y tallos (Compant *et al.*, 2005).

Considerando el modo de acción de las PGPB es posible dividir las en dos grandes grupos: bacterias biocontroladoras, que indirectamente benefician el crecimiento de las plantas, y aquellas bacterias que directamente promueven el crecimiento vegetal, mejoran la germinación de las semillas o el rendimiento de los cultivos (Glick *et al.*, 1999). La producción de fitohormonas y el aumento de la disponibilidad de nutrientes son los principales mecanismos mediante los cuales las PGPB contribuyen directamente al crecimiento de las plantas. En particular, este último ocurre por diferentes procesos tales como fijación biológica del nitrógeno (FBN), mayor incorporación de fósforo por solubilización de fuentes fosfatadas insolubles presentes en el suelo e incorporación de hierro por producción de sideróforos por estas bacterias (Podile y Kishore, 2006; Dardanelli *et al.*, 2008). Se han realizado estudios sobre la asociación de la planta de maní con bacterias benéficas pertenecientes a ambos grupos (Arora *et al.*, 2001; Deshwal *et al.*, 2003; Bhatia *et al.*, 2008) siendo, al igual que en las demás leguminosas, la FBN el proceso más ampliamente estudiado (Cholaky *et al.*, 1983; Sen y Weaver 1984; Vargas y Ramírez 1989; van Rossum *et al.*, 1993; Castro *et al.*, 1999; Taurian *et al.*, 2002). Sin

embargo, además de los rizobios simbioses fijadores de nitrógeno, varios autores han reportado otras bacterias benéficas asociadas a maní las cuales han demostrado tener diferentes propiedades PGPB tales como actividad solubilizadora de fosfato, producción de la fitohormona ácido indol acético (AIA) y propiedades biocontroladoras (producción de sideróforos, antibiosis) (Pal *et al.*, 2000; Dey *et al.*, 2004; Kishore *et al.*, 2005b). En particular, Anzuay *et al.* (2007) y Taurian *et al.* (2010) encontraron en bacterias nativas aisladas de plantas de maní de la zona productora de Córdoba - Argentina, aislamientos con capacidad de producir AIA, solubilizar fosfato inorgánico insoluble y producir sideróforos. Los géneros descriptos con mayor frecuencia asociados a maní y que ejercen efectos benéficos directos sobre el crecimiento de esta leguminosa son *Bacillus* y *Pseudomonas* (Pal *et al.*, 2000; Dey *et al.*, 2004; Kishore *et al.*, 2005b, Taurian *et al.*, 2010). Estudios de campo empleando cepas de *Bacillus* (*B. subtilis*, *B. megaterium*, y *B. firmus*) demostraron un aumento en la emergencia de las plántulas de maní, en la longitud de las raíces y tallos, en el peso seco y rendimiento del cultivo de esta leguminosa (Turner y Backman, 1991). Por otro lado, estudios realizados con bacterias pertenecientes al género *Pseudomonas* que mostraban múltiples propiedades promotoras del crecimiento vegetal, demostraron incrementar el crecimiento de esta leguminosa en ensayos realizados en maceta y a campo (Pal *et al.*, 2000). En un estudio en el cual fueron inoculadas plantas de maní con cepas de *Pseudomonas*, se encontró una correlación entre la capacidad de éstas para aumentar el fósforo disponible con un incremento en la nodulación, en el rendimiento del cultivo y en otros parámetros de crecimiento vegetal (Dey *et al.*, 2004). Los autores atribuyeron a la capacidad solubilizadora de fosfato de las bacterias el mayor número de nódulos observado en las plantas, considerando que la obtención de los niveles elevados de energía requeridos para el proceso de fijación de nitrógeno resultaría de una mayor disponibilidad de fósforo para la síntesis de ATP. De manera similar, se observó que la inoculación de bacterias con propiedades PGPB pertenecientes a diferentes géneros bacterianos tales como *Serratia*, *Pantoea*, *Enterobacter*, *Bacillus*, *Acinetobacter* y *Enterococcus* en plantas de maní incrementó parámetros de crecimiento vegetal tales como longitud y biomasa aérea (Taurian *et al.*, 2010; Anzuay *et al.*, 2011).

Una gran cantidad de bibliografía describe el uso de PGPB biocontroladoras para el control de fitopatógenos. La utilización de seres vivos y/o de las sustancias que éstos producen para el control de patógenos vegetales, se denomina biocontrol o control biológico (Baker y Cook, 1985). Este término es utilizado en referencia al control de enfermedades en plantas y también en frutos o granos en almacenamiento (control postcosecha).

Los principales patógenos de rizósfera incluyen hongos, nematodos, bacterias y virus. Entre ellos, los hongos representan un grupo relevante de fitopatógenos y son los más estudiados en maní. En la mayoría de los agroecosistemas, los fitopatógenos de rizósfera pueden constituir un factor importante que reduce el rendimiento de cultivos de interés agronómico. Las pérdidas en el rendimiento del cultivo de maní en la región productora de la provincia de Córdoba, como consecuencia del efecto deletéreo de fitopatógenos fúngicos, es debida principalmente a *Sclerotinia sclerotiorum*, *S. minor* (tizón), *Sclerotium rolfsii* (marchitamiento por hongo blanco), *Fusarium solani* (podredumbre parda de la raíz), *Aspergillus niger* (Podredumbre negra de la corona) y *Thecaphora frezii* (Carbón) (March y Marinelli, 2005). Los fitopatógenos fúngicos de la filósfera también pueden causar enfermedades y pérdidas económicas en este cultivo: *Phaeoisariopsis personata* (mancha foliar tardía) (Kishore *et al.*, 2005a), *Cercospora arachidicola*, *Cercosporidium personatum* (viruela), *Sphaceloma arachidis* (sarna), *Puccinia arachidis* (Roya del maní), *Colletotricum truncatum* (antracnosis), *Phoma arachidicola* (mancha difusa), *Phyllosticta arachidis-hypogaea* (mancha foliar), *Leptosphaerulina crassiasca* (quemadura), *Botrytis cinerea* (tizón por *Botrytis*) (March y Marinelli, 2005).

El control de los patógenos fúngicos por bacterias biocontroladoras puede ser el resultado de la competencia por nutrientes y nicho, por la interferencia de la señal de “quorum sensing” del patógeno, la antibiosis o la inducción de resistencia sistémica en la planta hospedadora (Sturz *et al.*, 2000; Lugtengberg y Kamilova, 2009). Se han desarrollado diversos ensayos en el laboratorio, en microcosmo y a campo con el fin de evaluar la efectividad de los agentes de control biológico. Kishore *et al.* (2005b) obtuvieron aislamientos bacterianos pertenecientes al género *Pseudomonas* de la rizósfera, filósfera, geocarpósfera, hojas, raíces y endófitos de semillas de maní, los cuales fueron efectivos en la supresión de la podredumbre de la corona causada por el fitopatógeno *Aspergillus niger*. Más aún, el sobrenadante de cultivo libre de bacterias de estas cepas mostró actividad fungicida, inducción de la deformación del micelio e inhibición de la formación de esporas. En ensayos en invernadero con este grupo de cepas, aquellas pertenecientes a *P. aeruginosa* fueron las mejores biocontroladoras de la podredumbre del collar, probablemente debido a sus múltiples propiedades tales como la colonización efectiva de la rizósfera, producción extracelular de antibióticos, producción de enzimas líticas y sideróforos y a la activación de la respuesta de defensa de la planta. Además, en otro estudio, Kishore *et al.* (2005c) demostraron que estas cepas también inhibían la actividad de enzimas hidrolíticas producidas por el hongo fitopatógeno *S. rolfsii*, reduciendo así la severidad de la podredumbre del tallo. Por otra parte, Bhatia *et al.* (2008) seleccionaron dos cepas de *Pseudomonas* spp. fluorescentes que poseían actividad antifúngica contra *Macrophomina phaseolina* (podredumbre) en ensayos *in vitro*. Además, ambas cepas mostraron las capacidades de producir sideróforos, ácido indol acético, ácido cianhídrico (HCN), solubilizar fosfatos e incrementar la germinación de semillas. Cuando dichas bacterias fueron utilizadas como inoculantes de maní en ensayos a campo, se observó un aumento en la cantidad de grano cosechado y una disminución de la sintomatología de enfermedad. Sin embargo, los intentos por comercializar cepas de *Pseudomonas* spp. para el control biológico de enfermedades han fracasado en cultivos extensivos, generalmente debido a la falta de viabilidad de estas bacterias a largo plazo. Por tal motivo, la comercialización de bacterias biocontroladoras está tendiendo a la utilización principalmente de *Bacillus* spp. esporulados (Kloepper *et al.*, 2004).

A partir de estudios realizados *in vitro* con aislamientos bacterianos epífitos y endófitos obtenidos de plantas de maní sanas cultivadas a campo de la zona productora de Córdoba - Argentina, se concluyó que la fuente preponderante de potenciales agentes de biocontrol de enfermedades fúngicas pareciera estar constituida por una población de bacterias Gram positivas. En su mayoría pertenecen al género *Bacillus* y residen en el exterior de los tejidos de esta leguminosa. El efecto antagonista de estos aislamientos puede atribuirse a su capacidad de inhibir el crecimiento fúngico, competir por nutrientes y nicho y/o producir sideróforos (Tonelli *et al.*, 2010). En un estudio posterior se analizó una colección de bacterias epífitas y endófitas aisladas de plantas de maní afectadas por hongos fitopatógenos (*S. minor* y *F. solani*) en la zona manisera. El análisis comparativo de estas dos poblaciones indicó una reducción del número de aislamientos bacterianos obtenido cuando los hongos responsables de la enfermedad estaban presentes (Ludueña, 2009). En coincidencia con los resultados obtenidos en plantas sanas, la mayoría de las bacterias aisladas de plantas enfermas eran Gram positivas y las de mayor potencial biocontrolador también fueron identificadas como *Bacillus* spp (Ludueña *et al.*, 2009). A diferencia de los aislamientos provenientes de plantas sanas, la mayoría de las bacterias biocontroladoras provenientes de plantas enfermas mostraron las tres actividades biocontroladoras analizadas (antibiosis, producción de sideróforos e índice de superposición de nicho).

Tonelli (2011) encontró que los sobrenadantes libres de células de cepas de *Bacillus* spp., aislados de plantas de maní y seleccionados por su actividad inhibitoria de crecimiento fúngico, mostraron actividad hidrolítica  $\beta$ -1,3-glucanasa, lipasa, pectinasa, proteasa y celulasa. Por su parte, Manjula *et*

al. (2004) probaron el efecto de la enzima parcialmente purificada  $\alpha$ -1,4-*N*-acetilglucosaminidase (NAGase) producida por el agente de biocontrol *B. subtilis* AF1 sobre hojas de maní. En presencia de la NAGase, la germinación de esporas de *Puccinia arachidis* y la incidencia de la enfermedad se redujo en un 96% y 60%, respectivamente. A su vez, los aislamientos de maní *B. circulans* GRS243 y *S. marcescens* GPS5 mostraron actividad quitinolítica y fueron capaces de controlar la enfermedad mancha foliar tardía cuando se pulverizaron manualmente sobre hojas de este cultivo que habían sido suplementadas previamente con quitina coloidal (Kishore *et al.*, 2005d).

Otro mecanismo involucrado en la actividad biocontroladora directa es la producción de antibióticos. En sobrenadantes libres de células de cultivos de aislamientos del género *Bacillus*, obtenidos de plantas de maní cultivadas a campo, se determinó la producción de los antibióticos surfactina, fengicina e iturina A (Tonelli, 2011) los que podrían estar involucrados en la capacidad biocontroladora de dichos aislamientos.

Entre los metabolitos involucrados en la inhibición del crecimiento fúngico por parte de agentes de biocontrol, los sideróforos son de gran relevancia. La capacidad de producir estos compuestos de bajo peso molecular frente a condiciones limitantes de hierro (Höfte *et al.*, 1993), confiere al antagonista una ventaja competitiva frente al patógeno (Duijff *et al.*, 1999). A ello, se suma que estas moléculas han sido vinculadas a la inducción de resistencia sistémica en la planta (Leeman *et al.*, 1996).

La competencia por nutrientes y nicho, la producción y secreción al medio de enzimas hidrolíticas, antibióticos y sideróforos representan mecanismos directos de control biológico. Un mecanismo de biocontrol indirecto, denominado inducción de resistencia sistémica (ISR) resulta de la respuesta producida por la planta a compuestos volátiles y no volátiles, sintetizados por las PGPB e implica una cascada de reacciones de defensa (Kloepper *et al.*, 1992). La información acerca de la participación de la ISR en la protección de maní frente a fitopatógenos es controversial. Zhang *et al.* (2001) probaron, en ensayos en invernadero y a campo, la ISR elicitada en maní por bacterias (inductoras en otros cultivos) y por inductores químicos (ácido salicílico, salicilato de sodio, ácido isonicotínico, ácido benzotiadiazol-7-carbónico S-metil éster y ácido DL- $\beta$ -amino-n-butírico), contra la mancha foliar tardía causada por *Cercosporidium personatum*. Ninguno de los inductores evaluados, biológicos o químicos, mostraron resultados consistentes que indicaran protección contra el ataque del fitopatógeno. Por el contrario, Kishore *et al.* (2005c) probaron el efecto de la inoculación de las bacterias *Serratia marcescens* GPS5 y *Pseudomonas aeruginosa* GSE18 contra *Phaeoisariopsis personata*, causante de la mancha foliar en maní. Ambas cepas pulverizadas sobre las hojas redujeron la frecuencia de las lesiones e incrementaron la actividad de las enzimas quitinasa,  $\beta$ -1,3-glucanasa, peroxidasa (PO) y fenilalanina amonio liasa (PAL), involucradas en la defensa vegetal. En otro estudio, Madhaiyan *et al.* (2006) demostraron que plantas de maní previamente tratadas con la bacteria *Methylobacterium* spp. y luego infectadas con los fitopatógenos *S. rolfsii* o *A. niger*, mostraron elevados niveles de actividad enzimática  $\beta$ -1,3-glucanasa, PO y PAL y reducción del índice de podredumbre causada por dichos patógenos. En coincidencia con estos resultados, Tonelli *et al.* (2011) mostraron que la inoculación de la bacteria biocontroladora *Bacillus* sp. CHEP5, previo al enfrentamiento con *S. rolfsii*, agente causal del marchitamiento por hongo blanco en maní, disminuyó la severidad de la enfermedad, manteniendo mayores niveles de clorofila y producción de biomasa en comparación con plantas tratadas sólo con el fitopatógeno. Además, *Bacillus* sp. CHEP5 indujo sistémicamente el aumento de la actividad de la PAL, siendo mayor la actividad específica de esta enzima en plantas que, previo al ataque con *S. rolfsii*, fueron inoculadas con la bacteria biocontroladora.

Entre los microorganismos biocontroladores descritos para el cultivo de maní es importante destacar el rol de hongos benéficos como los pertenecientes al género *Trichoderma*. Ensayos en invernadero y a campo demostraron que la aplicación de *T. harzianum* ITEM3636 y *T. longibrachiatum*

ITEM3635 en semillas de maní redujo la incidencia de la podredumbre parda de la raíz causada por *F. solani*. Más aún, el efecto de protección contra este fitopatógeno no fue alterado cuando las semillas de maní fueron tratadas con especies de *Trichoderma* y el fungicida Vitavax Flo (Carboxim y Thiram) (Rojo *et al.*, 2007). Estos resultados sustentan la idea de que la aplicación de estos agentes de biocontrol y del fungicida Vitavax Flo en forma conjunta, representa una alternativa interesante en el manejo integrado de la podredumbre parda de la raíz de maní en el área manisera de Argentina.

## **Influencia del estrés hídrico sobre la fisiología y la bioquímica de plantas de maní**

El déficit hídrico es otro de los factores limitantes más importantes de la productividad del maní. La mayoría de los estudios están enfocados a dilucidar las respuestas de las plantas a esta condición, sin embargo, la reversibilidad de los efectos es menos conocida. Este proceso es esencial para la supervivencia de las mismas e implica tanto la reconstrucción de las estructuras dañadas como el restablecimiento del metabolismo normal (Moreira *et al.*, 1990).

En plantas de maní expuestas a estrés hídrico, el contenido relativo de agua (CRA) es probablemente la variable más indicativa del estado hídrico de la planta por su estabilidad y sensibilidad a los cambios (Wright y Nageswara Rao, 1994; Clavel *et al.*, 2005). El potencial osmótico es otro parámetro capaz de reflejar el estado hídrico de la planta en condiciones de estrés. Las plantas pueden disminuir su potencial osmótico por acumulación activa de solutos en el interior de la célula o por deshidratación de los tejidos. En el primer caso, se dice que las plantas son capaces de realizar ajuste osmótico mientras que en el segundo, la acumulación de solutos es una consecuencia indirecta de la salida de agua. Así, el grado de ajuste osmótico de la planta en condiciones de estrés varía desde 0,1 MPa (Black *et al.*, 1985) a 0,7 MPa (Stirling *et al.*, 1989) con un amplio rango de posibilidades intermedias dependiendo del genotipo. Estudios realizados en plantas de maní del cultivar Grano-leico (Criadero "El Carmen", General Cabrera, Córdoba) en el estado fenológico R1 de acuerdo a la clave fenológica de (Boote y Ketring, 1990) mostraron una disminución de los valores de CRA y de potencial osmótico en hojas cuando fueron mantenidas bajo suspensión de riego durante 14 días en condiciones de invernáculo. La disminución observada en el potencial osmótico no se correlacionó con el ajuste osmótico, aún cuando se observó una acumulación significativa de azúcares solubles en la planta. Es interesante destacar que la rehidratación en un corto período de tiempo revirtió la condición hídrica a los valores controles (Furlan *et al.*, 2012).

Uno de los efectos del déficit de agua en el suelo es la reducción del crecimiento de hojas y vástago debido a alteraciones en el estado de agua de la planta, en la fotosíntesis y expansión de las hojas, mientras que el crecimiento de la raíz suele verse estimulado como estrategia para incrementar la superficie de explotación del recurso (Wright y Nageswara Rao, 1994). Así, en condiciones de estrés, la raíz principal es muy vigorosa y desarrolla en profundidad, absorbiendo agua de las capas más profundas del suelo (Nageswara Rao *et al.*, 1988). Painawadee *et al.*, (2009) informaron un incremento en el peso seco radical de plantas de maní relacionado a una mayor densidad y longitud. De este modo, la capacidad del maní para mantener un sistema radicular viable durante períodos de estrés hídrico contribuiría a la tolerancia del cultivo a esta condición desfavorable (Reddy *et al.*, 2003).

En condiciones de estrés hídrico, una de las respuestas fisiológicas fundamentales de la planta es la acumulación de la hormona ácido abscísico (ABA), componente clave en la regulación de respuestas esenciales para la adaptación al estrés, actuando como una señal a larga distancia (raíz-hoja) del potencial agua en el suelo. Las respuestas inducidas por ABA incluyen cambios en la conductancia

estomática asociados con la reducción en la transpiración y en la incorporación de CO<sub>2</sub>, acumulación de osmolitos y expresión de genes específicos. Por tal motivo, ABA es definido como la principal hormona de estrés debido a su rápida acumulación bajo estas condiciones y a su participación en mecanismos fisiológicos y bioquímicos que ayudan a la supervivencia de las plantas (Zhang *et al.*, 2006). Un paso limitante en la síntesis de ABA es el clivaje oxidativo del compuesto cis-epoxycarotenoide que es llevado a cabo por la enzima 9-cis-epoxycarotenoide dioxigenasa (NCED). Rong-Wan y Li (2006) demostraron que la expresión del gen (AhNCED1) en plantas de maní es inducido por la deshidratación. Así, en respuesta al déficit hídrico, el transcripto (AhNCED1) y ABA endógeno se acumulan predominantemente en hojas y tallos, lo que sugiere la producción adicional de ABA en hojas de maní.

Entre las respuestas bioquímicas a la condición de estrés se encuentra la producción de especies reactivas del oxígeno (EROs) con moderada (O<sub>2</sub><sup>-</sup>, radical superóxido; H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, peróxido de hidrógeno) o elevada (·OH, radical hidroxilo; <sup>1</sup>O<sub>2</sub>, oxígeno singlete) reactividad química. Las EROS son productos del metabolismo aeróbico normal y fotosíntesis y median procesos como la interacción con microorganismos patógenos y benéficos (Mittler *et al.*, 2004), entre otros. Cuando la producción de EROS supera la capacidad de la célula para eliminarlas puede causar un estrés oxidativo, que se manifiesta por la oxidación de lípidos (cuantificado a través del contenido de malondialdehído –MDA-), proteínas y ADN. Frente a estas condiciones, las plantas estimulan la síntesis de antioxidantes no enzimáticos como el ascorbato (vitamina C) y el glutatión (GSH) y de enzimas antioxidantes tales como superóxido dismutasa (SOD) para la dismutación de O<sub>2</sub><sup>-</sup> a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Bowler *et al.*, 1992), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX) y glutatión peroxidasa (GPX), para la reducción de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O (Asada, 1999; Mittler, 2002) y la glutatión reductasa (GR) responsable de la reducción del glutatión oxidado (GSSG) a GSH. La actividad de esta última enzima resulta fundamental para mantener una elevada relación GSH/GSSG, controlando el estado redox de la célula. El balance entre la producción de EROS y la actividad de las enzimas antioxidantes determina el inicio de la señalización oxidativa y/o muerte celular (Moller *et al.*, 2007).

Soave *et al.* (2011) clasificaron a 50 genotipos de maní como sensibles o tolerantes al estrés hídrico considerando el contenido de MDA, clorofila, índice de cosecha y rendimiento, concluyendo que el cultivar Granoleico, entre otros, es tolerante a dicho estrés. Furlan *et al.* (2014) analizaron algunas de las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas de maní cv. Granoleico al estrés hídrico. Los resultados obtenidos mostraron un incremento en la producción de O<sub>2</sub><sup>-</sup> y H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> con el consiguiente daño oxidativo a biomoléculas (lípidos y proteínas) y la inducción de las enzimas antioxidantes en nódulos revelando un estado de estrés oxidativo. Además, se observó un aumento significativo en los niveles de la fitohormona ABA en hojas y raíces de plantas, lo que podría constituir un factor clave para evitar la pérdida de agua (Furlan *et al.*, 2013). En esta leguminosa, la rehidratación de las plantas es capaz de revertir los niveles de los bioindicadores de estrés hídrico y oxidativo (ABA, azúcares solubles y EROS) y el daño a biomoléculas (lípidos y proteínas) en un corto período (72 h) (Furlan *et al.*, 2012).

Es conocido que el estrés hídrico afecta la nodulación, el crecimiento de los nódulos (biomasa) y la FBN en diferentes leguminosas, incluyendo al maní (Hungria y Vargas, 2000; Giller, 2001; Pimratch *et al.*, 2008a). Los efectos del estrés hídrico en el funcionamiento del nódulo podrían resumirse en: a) disminución del ingreso de compuestos carbonados al nódulo a través del floema, b) modificación de la permeabilidad al oxígeno debido a alteraciones en la morfología de células corticales y espacios intercelulares; y c) cese de la producción de compuestos nitrogenados por autorregulación negativa debido a la acumulación de los mismos en el nódulo (Serraj *et al.*, 1999). La información acerca del efecto del estrés hídrico sobre la FBN en maní es controversial. Autores como Venkateswarlu *et al.*

(1989) han observado que en maní dicho proceso es extremadamente sensible a períodos de déficit hídrico. Sinclair *et al.* (1995) informaron que cultivares de maní susceptibles a estrés hídrico no mostraron diferencias en las tasas de FBN, excepto cuando el estrés fue severo. Furlan *et al.* (2012) mostraron una disminución en el número y peso seco de nódulos y en el contenido de N en plantas de maní cultivar Granoleico bajo un estrés hídrico severo. Del mismo modo, Nambiar y Dart (1983) y Pimratch *et al.* (2008b) encontraron que la reducción en la tasa de FBN en maní era proporcional a la severidad del estrés impuesto, mientras que DeVries *et al.* (1989) mostraron que el maní fue menos sensible al estrés hídrico que soja, poroto y arveja.

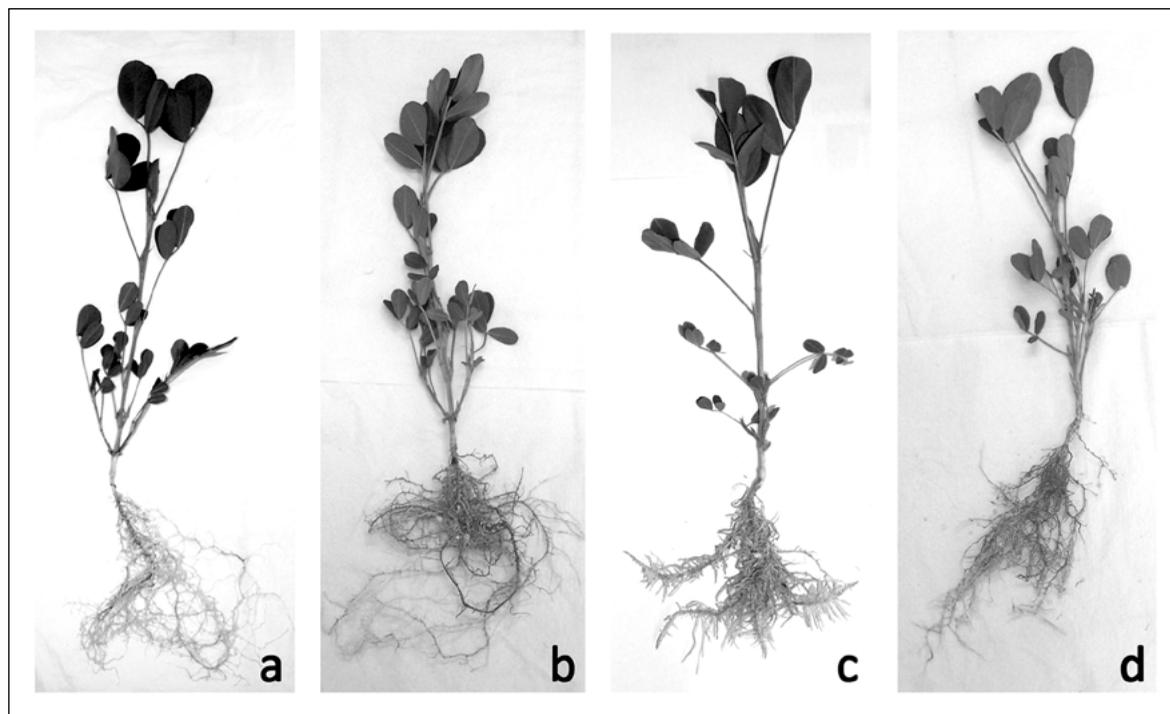
## **Impacto del Cadmio sobre el maní y los microorganismos simbiotes: mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados en la estrategia de tolerancia**

Los microorganismos y las plantas en su ambiente natural están expuestos a diferentes contaminantes entre ellos, los metales pesados. Estos están presentes naturalmente en los suelos, pero en los últimos años la polución ambiental por metales y metaloides es cada vez más intensa como consecuencia del aumento de una variedad de actividades antropogénicas: vertido de aguas residuales urbanas, aplicación de fertilizantes, uso de pesticidas, operaciones en la industria minera, etc., que están afectando progresivamente a más y diversos ecosistemas (Pinto *et al.*, 2004). Uno de los metales pesados más perjudiciales para la naturaleza, aún en bajas concentraciones es el cadmio (Cd). En la corteza terrestre, este metal se encuentra en cantidades muy bajas ( $< 1$  mg/kg) (Roberts, 1996). En suelos agrícolas, las principales fuentes de Cd provienen del uso de fertilizantes a base de fosfatos, lodos y residuos industriales. En particular, el aporte de Cd por los fertilizantes fosfatados es considerado uno de los problemas más graves de contaminación en países que tienen una intensa economía de exportación agrícola como Australia. Hasta el año 2001, en Argentina, no existía una legislación que regulara las concentraciones de Cd en los suelos. En 2002, por decreto reglamentario 831 (1993) de la Ley Nacional 24051 de residuos, determinaron los niveles guía o valores permitidos de Cd en los suelos. En esta ley se expuso que el contenido de Cd en los suelos agrícolas, de uso residencial e industrial no debiera sobrepasar los 3,5 y 20 mg Cd kg<sup>-1</sup> suelo, respectivamente. Un dato relevante es que las concentraciones de Cd en los suelos podrían superar dicho límite debido a malas prácticas de las actividades humanas (minería, uso excesivo de fertilizantes, etc.), o bien como consecuencia de la naturaleza del suelo y de las condiciones climáticas. Numerosos países poseen legislaciones que regulan la concentración de Cd en fertilizantes y su aplicación, y son muy rigurosos en cuanto a su cumplimiento. Sin embargo, en Argentina no hay regulación que establezca el máximo contenido permitido de dicho metal en los fertilizantes, por lo que la aplicación reiterada de éstos a base de fosfatos puede resultar en un grave problema para el ambiente.

Los estudios tendientes a conocer el efecto del Cd sobre el crecimiento de la planta de maní en ensayos de invernáculo son escasos, y existe aún menos bibliografía sobre ensayos realizados a campo. Si bien las plantas incorporan metales del suelo, la eficacia de su captación es dependiente de la disponibilidad, la que a su vez depende de muchos factores tales como pH, contenido de materia orgánica en el suelo, etc. (Greger, 2004). En Australia, se encontraron altas concentraciones de Cd en el tegumento y en el grano de maní (0,67 mg kg<sup>-1</sup>), lo cual es un grave problema para el consumo humano (Bell *et al.*, 1997). En Argentina, el contenido de Cd en el tegumento alcanzó valores de 0,3 mg kg<sup>-1</sup> (Spahn *et al.*, 2002). Por otra parte, Inga *et al.* (2003) analizaron los niveles de Cd en granos de maní provenientes de la región manisera de Córdoba - Argentina, los valores hallados (0,04 mg kg<sup>-1</sup>) fueron inferiores a lo establecido por las regulaciones internacionales de la Unión Europea (0,5 mg kg<sup>-1</sup>).

Estudios realizados por investigadores de EE.UU. en suelos de Perú, África y EE.UU. demostraron que en el suelo persiste al menos el 80% del Cd proveniente de impurezas de los fertilizantes fosfatados aplicados (Kponbleku y Tabatabai, 1994). Es así que el manejo no adecuado de las prácticas agrícolas, aplicando fertilizantes fosfatados de forma desmedida, impactaría negativamente no sólo en los microorganismos del suelo y en el rendimiento del maní sino que afectaría de manera considerable a la salud humana por el consumo de granos contaminados con el metal.

Es conocido que la toxicidad por metales pesados se debe en parte al estrés oxidativo producido por las EROs generadas a través de diferentes mecanismos dependiendo del metal de que se trate. El Cd no experimenta cambios redox y por lo tanto, a diferencia del Fe o Cu, no actúa directamente en la generación de EROs. Sin embargo, puede actuar como prooxidante a través de la alteración de los sistemas de defensa antioxidante. El estrés oxidativo producido por el Cd se manifiesta por daños a lípidos y proteínas tales como la peroxidación lipídica y la formación de grupos carbonilo. Los microorganismos y las plantas poseen sistemas de defensa antioxidante (enzimático y no enzimático) para mantener el estado redox y mitigar el daño causado por el estrés oxidativo. Por otra parte, las plantas han desarrollado distintas estrategias para protegerse de la toxicidad del Cd que involucran a la raíz como primera barrera de defensa mediante la inmovilización del metal y el secuestro del Cd intracelular por fitoquelatinas (PCs) y la posterior compartimentalización en la vacuola. Las PCs son polipéptidos de composición  $(\gamma\text{Glu-Cys})_n\text{-Gly}$ , donde  $n=2-11$ , y su síntesis se induce en presencia del metal usando al glutatión como sustrato. Los ensayos tendientes a conocer el efecto del Cd en plantas de maní cv Granoleico mostraron que el metal produce alteraciones en el crecimiento dependiendo de la concentración aplicada al medio de cultivo (Figura 2). A  $10\ \mu\text{M}$  Cd, el contenido de  $\text{H}_2\text{O}_2$ , la oxidación de lípidos y proteínas en raíces y hojas así como el contenido de clorofila de las hojas no se encontraron alterados. También, se determinó que el metal se halla acumulado mayormente en raíces y sólo una pequeña parte es traslocada a las hojas. Dado que se identificaron diferentes tipos de fitoquelatinas en raíces, resulta probable que estas moléculas actúen previniendo un daño extensivo del metal sobre los lípidos y proteínas en hojas y raíces. Se propuso entonces que las PCs podrían cumplir un rol importante en el mecanismo de defensa de la planta secuestrando el Cd intracelular y limitando posiblemente el daño oxidativo a macromoléculas (Bianucci *et al.*, 2012a).



**Figura 2.** Plantas de maní expuestas a distintas concentraciones de cadmio ( $\mu\text{M}$ ): a) 0, b) 10, c) 20 y d) 40.

En la interacción simbiótica leguminosa-microorganismo, es altamente sensible a la toxicidad por metales pesados y, en particular, la presencia de Cd en el suelo reduce la formación y funcionalidad de los nódulos (Porter y Sheridan, 1981; Balestrasse *et al.*, 2004). Investigaciones sobre el efecto del Cd en microorganismos simbioses de maní revelaron una respuesta diferencial del crecimiento indicando que existen variaciones específicas de cepa que influyen en la tolerancia al metal (Bianucci *et al.*, 2011). Así, las cepas tolerantes mostraron un aumento significativo del contenido de glutatión (GSH), por lo que se puede inferir que este tiol se encuentra involucrado en la defensa antioxidante favoreciendo el crecimiento bacteriano. Asimismo, la mayor actividad de las enzimas glutatión reductasa (GR) y glutatión peroxidasa (GPX) encontrada en la cepa tolerante (*Bradyrhizobium* sp. NLH25) permite mantener una elevada relación GSH/GSSG intracelular, siendo ésta una de las posibles causas de la tolerancia al metal (Bianucci *et al.*, 2012b). Específicamente en la simbiosis maní-*Bradyrhizobium* sp., la adición de 10  $\mu\text{M}$  Cd al medio de cultivo produjo una disminución significativa del número y peso seco de nódulos así como en el contenido de N en las plantas inoculadas con la cepa sensible (*Bradyrhizobium* sp. SEMIA6144) o con la cepa tolerante (*Bradyrhizobium* sp. NLH25). Por lo tanto, la disminución en el contenido de N de la parte aérea podría estar relacionada no sólo con el efecto negativo que produce el metal sobre la funcionalidad de los nódulos sino que, además, podría ser consecuencia de la disminución en la viabilidad de los microorganismos frente al Cd, lo cual se reflejó en el menor número de nódulos observado. Los nódulos inducidos por la cepa tolerante o sensible presentaron similar acumulación del metal y un incremento en la producción de EROs. Estos resultados ponen en evidencia que el Cd impacta negativamente en el proceso de nodulación de las plantas de maní siendo más afectada la interacción simbiótica establecida con la cepa sensible al metal (Bianucci *et al.*, 2013).

## **Implicancia del estrés oxidativo en la senescencia de nódulos de maní**

La FBN requiere un cuidadoso balance de las relaciones de oxígeno debido a la alta demanda energética del proceso y el riesgo asociado de la generación de EROs. Específicamente, la actividad del complejo nitrogenasa es extremadamente demandante de ATP y por lo tanto de O<sub>2</sub> (16 ATP por cada N<sub>2</sub> fijado), el cual inactiva irreversiblemente la enzima nitrogenasa. En el nódulo el O<sub>2</sub> está principalmente ligado a la leghemoglobina, aunque también se encuentra, en muy bajos niveles, de forma libre proveyendo de este modo condiciones de microaerofilia para la actividad fijadora. Los mecanismos por los cuales se genera EROs en los nódulos incluyen la autooxidación de la leghemoglobina, las fuertes condiciones reductoras y la oxidación de enzimas tales como la nitrogenasa, ferredoxina e hidrogenasa (Becana *et al.*, 2000).

En algunas leguminosas (poroto, soja y lupino) se ha demostrado que durante la senescencia nodular disminuyen los niveles de las proteínas totales (parámetro indicador de senescencia) y de moléculas implicadas en la defensa antioxidante y se incrementa la formación de pigmentos verdes como consecuencia de la oxidación de la leghemoglobina (Becana *et al.*, 2000; Puppo *et al.*, 2005). Numerosas referencias bibliográficas indican un aumento de O<sub>2</sub><sup>-</sup> y H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a medida que avanza la senescencia (Porcel *et al.*, 2003; Hérouart *et al.*, 2002; Muglia *et al.*, 2008) y, como consecuencia, se produce la oxidación de lípidos y proteínas (Evans *et al.*, 1999; Matamoros *et al.*, 2003) generando un estrés oxidativo.

Carlier *et al.* (2013) estudiaron la senescencia nodular natural de maní mostrando que a los 25 días post-inoculación (dpi) el 100% de los nódulos analizados eran rojos, indicando una activa fijación de N. Estos valores disminuyeron alcanzando un 54% a los 60 dpi y un 39% a los 80 dpi. El contenido de proteínas solubles totales de dichos nódulos también disminuyó a los 80 dpi. Por el contrario, no se observaron alteraciones en la producción de EROS ni en la oxidación de lípidos. En base a estos resultados se puede inferir que la senescencia natural en los nódulos de maní parece comenzar a los 80 dpi (de modo similar a lo que ocurre en otras leguminosas), pero que dicho proceso no estaría acompañado por un estallido oxidativo.

## **Las prácticas fitosanitarias y su relación con la diversidad de microorganismos del suelo asociados al cultivo de maní**

Las poblaciones de microorganismos que habitan el suelo en el cual se desarrollan los cultivos agrícolas y la rizósfera, están sujetas a varios factores que influyen en su densidad, composición y actividad. Entre ellos se incluyen las prácticas agrícolas que pueden afectar directa o indirectamente a las comunidades microbianas y a las interacciones que ellas establecen con los cultivos. Las altas tasas de fertilizantes inorgánicos y pesticidas aplicados no sólo causan daños en el hábitat, sino también en las densidades de bacterias y hongos del suelo, promoviendo o suprimiendo el crecimiento y la actividad microbiana y generando cambios detectables en la estructura poblacional del suelo (Kremmer y Means, 2009; Girvan *et al.*, 2004).

Hay numerosas referencias bibliográficas que demuestran el efecto adverso de los agroquímicos sobre los microorganismos de importancia agrícola. En general, los estudios que se realizan se basan en el recuento de microorganismos de grupos ecológicos específicos o totales, determinación de actividades enzimáticas como la actividad nitrogenasa, efectos sobre la interacción entre microorganismos y plantas y aproximaciones moleculares sobre la influencia en la diversidad microbiana de suelos (Doneche *et al.*, 1983; Agarwal *et al.*, 1986; Martínez-Toledo *et al.*, 1997; Shu-Kang

*et al.*, 2001). Torres *et al.* (2009) demostraron que dosis altas de insecticidas como Metilparatión, Carbofuran y Lambdacialotrina tuvieron un efecto inhibitorio de la actividad biológica y la biomasa bacteriana en los primeros días de aplicación. Por su parte, Lagos Caballero *et al.* (2007) evaluaron el efecto del herbicida Atrazina sobre poblaciones del suelo y los resultados indicaron que a lo largo del tiempo el herbicida producía una disminución en el número de bacterias amonificantes, desnitrificantes, nitrificantes y Nitrobacter. Fabra *et al.* (1998) demostraron que el fungicida Mancozeb causa una disminución del 50% en la viabilidad del microsimbionte de maní *Bradyrhizobium* sp USDA 3187 y afecta la interacción simbiótica.

Angelini *et al.* (2013) informaron un efecto negativo de las prácticas fitosanitarias convencionales en el cultivo de maní sobre la abundancia y diversidad de microorganismos fijadores de nitrógeno de vida libre, así como sobre la actividad nitrogenasa del suelo. Sin embargo, no se observaron alteraciones en la abundancia de bacterias solubilizadoras de fosfatos por acción de dichas prácticas agrícolas (Anzuay *et al.*, 2009).

Acompañando a estos estudios, se ha observado un incremento de los controles de registro y aprobación de sustancias químicas para ser utilizadas en la agricultura incluyendo, en algunos países, mediciones de los efectos en la microflora del suelo. Así por ejemplo, la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos, en las guías de registros de pesticidas, requiere información referida a estudios de los efectos de dichas sustancias químicas sobre funciones microbianas en suelos (Barbera, 1998). Comprender el efecto de estos agroquímicos sobre la diversidad microbiana del suelo y su funcionamiento podría contribuir a mejorar la calidad del suelo y a desarrollar agroecosistemas sustentables.

## Respuesta del cultivo de maní a la inoculación

El maní es una leguminosa con altos requerimientos de nitrógeno. La aplicación de inoculantes para este cultivo depende de la fertilidad del suelo y de los cultivos que lo preceden. Las leguminosas poseen un mecanismo de regulación que limita la FBN cuando la planta puede satisfacer su demanda desde otra fuente. En consecuencia es posible suponer que en condiciones de baja disponibilidad de nitrógeno en el suelo, la proporción del nutriente aportada por la FBN sería mayor y lo inverso ocurriría en condiciones de alta fertilidad (Castro *et al.*, 2006).

La variabilidad de los rendimientos de grano en el cultivo de maní se puede atribuir a una inadecuada nutrición nitrogenada como consecuencia de una baja disponibilidad de N en el suelo y una pobre FBN de cepas rizobianas nativas, aun cuando éstas inducen la formación de nódulos. Los beneficios de la inoculación con cepas eficientes han sido demostrados para diversas leguminosas (Reddy *et al.*, 1981; Cholaky *et al.*, 1983; Reddy *et al.*, 1998). La respuesta del cultivo de maní a la inoculación es variable. Castro *et al.* (2006) informaron que en un suelo con alta fertilidad, aún cuando la inoculación no incrementó el rendimiento del cultivo de maní, la asociación simbiótica aportó, en promedio, el 27% del N acumulado por las plantas. Resultados similares fueron obtenidos por otros autores (Fabra *et al.*, 2000; Bogino *et al.*, 2005) en contraste con otros estudios en los que se determinó una respuesta a la inoculación (Díaz-Zorita *et al.*, 2004; Lanier *et al.*, 2005; Zapata *et al.*, 2014; Baliña y Díaz-Zorita, 2006). En cuanto a la técnica de inoculación, se obtuvieron mayores beneficios cuando la misma se realizó en surco, en comparación con la inoculación de semillas (Lanier *et al.*, 2005).

El conocimiento de los antecedentes del cultivo de los suelos a inocular es relevante. Diversos trabajos indican una mayor respuesta en sitios sin antecedentes de cultivo de maní que en aquéllos con rotación manisera (Lanier *et al.*, 2005; Baliña y Díaz-Zorita 2006; Jordan *et al.*, 2006). En ensayos a campo realizados en la campaña 2007/2008 en tres localidades (Pizarro, Chaján y Huinca Renancó) ubicadas al sur - suroeste de la provincia de Córdoba, se observó que, en Chaján, la inoculación con cepas nativas de *Bradyrhizobium* sp. no indujo variaciones en el rendimiento, en relación a la muestra sin inocular. En Pizarro, se observó un incremento en el rendimiento del 30% y del 20% de maní tipo confitería. En Huinca Renancó, se determinó un aumento en el rendimiento de 380 kg ha<sup>-1</sup>, aunque no fue estadísticamente significativo. La falta de respuesta en Chaján probablemente se deba al estrés hídrico sufrido por el cultivo durante el llenado de fruto. En Pizarro, donde se observó mayor respuesta, el suelo es arenoso, muy pobre en materia orgánica y el número de nódulos formados en plantas sin inocular fue muy reducido o nulo (Valetti *et al.*, 2008).

En algunos casos, las cepas indígenas ineficaces son más competitivas que la introducida (Godar *et al.*, 2010). La persistencia en el suelo de cepas efectivas de rizobios inoculados, depende de su competitividad para la formación de nódulos, en relación con la población nativa de rizobios. En numerosos trabajos se ha encontrado que el número de nódulos ocupados por las cepas inoculadas es bajo, lo que indicaría su escasa competitividad. Esta característica constituiría una de las causas de la falta de respuesta a la inoculación (Castro *et al.*, 1999; Bogino *et al.*, 2005; Castro *et al.*, 2006; Bogino *et al.*, 2008). De allí que, en la producción de inoculantes, resulta necesario realizar una adecuada selección de cepas no sólo altamente eficaces en la fijación de nitrógeno atmosférico y capaces de sobrevivir en las condiciones ecológicas de la zona que se introducen, sino también altamente competitivas, incrementando como consecuencia el rendimiento de maní.

## Bibliografía citada

- Agarwal, T.C.; N. Narula y K.G. Gupta. 1986. Effect of some carbamate pesticides on nodulation, plant yield and nitrogen fixation by *Pisum sativum* and *Vigna sinensis* in the presence of their respective rhizobia. *Plant Soil*, 94: 125 – 132.
- Angelini, J.; S. Castro y A. Fabra. 2003. Alterations in root colonization and nodC gene induction in the peanut-rhizobia interaction under acidic conditions. *Plant Physiol. Biochem.*, 41: 289-294.
- Angelini, J.; S. Ghio; T. Taurian; F. Ibáñez; M.L. Tonelli; L. Valetti; S. Anzuay; L. Ludueña; V. Muñoz y A. Fabra. 2013. The effects of pesticides on bacterial nitrogen fixers in peanut-growing area. *Archives of Microbiology*, 195: 683-692.
- Anzuay, M.; S. Ghio; J. Angelini; T. Taurian y A. Fabra. 2009. Effects of agrochemicals on phosphate solubilizing and nitrogen fixing bacteria associated to peanut crop. VI Congreso Argentino de Microbiología General. Villa Carlos Paz, Córdoba, 21-23/10/09. p: 54.
- Anzuay, S.; T. Taurian; J. Angelini; L. Tonelli y A. Fabra. 2007. Aislamientos de maní solubilizadores de fosfato. VI Reunión Nacional Científico Técnica de Biología del suelo y VI Encuentro sobre Fijación Biológica de Nitrógeno. Río Cuarto; Córdoba; Argentina; 4-6/07/07. p: 46.
- Arora, N.K.; Kang, S. C. y Maheshwari, D. K. 2001. Isolation of siderophore-producing strains of *Rhizobium meliloti* and their biocontrol potential against *Macrophomina phaseolina* that causes charcoal rot of groundnut. *Curr. Sci.* 25: 674–677.
- Asada, K. 1999. The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Phys.*, 50: 601–639.
- Barbera H.A., 1989. *Pesticidas Agrícolas*. Omega. Barcelona p: 259-265.
- Baker, K.F. y R.J. Cook. 1985. Biological control of plant pathogens. En: Hoy, M.A. y D.C. Herzog. *Biological control in agricultural IPM systems*. Academic Press Inc. New York. p: 25 – 39.

- Balestrasse, K.B.; S.M. Gallego y M.L. Tomaro. 2004. Cadmium-induced senescence in nodules of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Soil*, 262: 373 – 381.
- Baliña, R.M y M. Díaz-Zorita. 2006. Aporte de la fertilización fosfatada a la fijación biológica de nitrógeno en soja. XX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo y I Reunión de Suelos de la Región Andina. Salta- Jujuy.
- Bashan, Y. y L.E. de-Bashan. 2005. Plant growth – promoting. En: Hillel, D. *Encyclopedia of soils in the environment*, 1: 103-115.
- Becana, M.; D.A. Dalton; J.F. Moran; I. Iturbe-Ormaetxe; M.A. Matamoros y M.C. Rubio. 2000. Reactive oxygen species and antioxidants in legume nodules. *Physiologia Plantarum*, 109: 372 – 381.
- Bell, M.J.; M.J. McLaughlin; G. C. Wright y A. Cruickshank. 1997. Inter- and intra-specific variation in accumulation of cadmium by peanut, soybean and navybean. *Australian J. Agric. Res.*, 48: 1151 – 1160.
- Bhatia, S.; D.K. Maheshwari; R.C. Dubey; D.S. Arora; V.K. Bajpai y S.C. Kang. 2008. Beneficial effects of fluorescent *Pseudomonas* on seed germination; growth promotion and suppression of charcoal rot in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. Microbiol. Biotechnol.*, 18: 1578 – 1583.
- Bianucci, E.; A. Fabra y S. Castro. 2011. Cadmium accumulation and tolerance in *Bradyrhizobium* spp. (peanut microsymbionts). *Curr Microbiol.*, 62: 96 – 100.
- Bianucci, E; J. Sobrino-Plata; RO. Carpena-Ruiz; M.C. Tordable; A. Fabra; L.E. Hernández y S. Castro. 2012a. Contribution of phytochelatins to cadmium tolerance in peanut plants. *Metallomics*, 4:1119-1124.
- Bianucci, E.; A. Fabra y S. Castro. 2012b. Involvement of glutathione and enzymatic defense system against cadmium toxicity in *Bradyrhizobium* sp. strains (peanut symbionts). *Biometals*, 25: 23 – 32.
- Bianucci, E; A. Furlan; J. Rivadeneira; J. Sobrino-Plata; RO. Carpena-Ruiz; M.C. Tordable; A. Fabra; L.E. Hernández y S. Castro. 2013. Influence of cadmium on the symbiotic interaction established between peanut (*Arachis hypogaea* L.) and sensitive or tolerant bradyrhizobial strains. *J. Environ. Manage*, 130:126.-134.
- Black, C.; D. Tang; C. Ong; A. Solon y L. Simmonds. 1985. Effects of soil moisture stress on the water relations and water use of groundnut stands. *New Phytol.*, 100: 313 – 328.
- Bogino, P.; E. Banchio; C. Bonfiglio y W. Giordano. 2008. Competitiveness of a *Bradyrhizobium* sp. strain in soils containing indigenous rhizobia. *Curr.Microbiol.*, 56: 66 – 72.
- Bogino, P.; E. Banchio y W. Giordano. 2010. Molecular diversity of peanut-nodulating rhizobia in soils of Argentina. *J. Basic Microbiol.* 50: 274 – 279.
- Bogino, P.; E. Banchio; L. Rinaudi; G. Cerioni; C. Bonfiglio y W. Giordano. 2005. Peanut (*Arachis hypogaea*) response to inoculation with *Bradyrhizobium* sp. in soils of Argentina. *Ann. Appl. Biol.*, 148: 207 – 212.
- Booger, F.C. y D. van Rossum. 1997. Nodulation of groundnut by *Bradyrhizobium*: a simple infection process by crack entry. *FEMS Microbiol. Rev.*, 21: 5 – 27.
- Boote, K. y D. Ketring. 1990. Peanut. En: Stewart B.; Nielsen; D. Irrigation of agricultural crop. *Agron. Monograph*, 30: 675 – 717.
- Bowler, C.; M. Van Montagu y D. Inzé. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Phys.*, 43: 83 – 116.
- Carlier, E.; S. Castro y A. Fabra. 2013. Production of reactive oxygen species in peanut nodules. *Comm. Plant Sci.*, 3: 11 – 14.
- Castro, S.; G. Cerioni; O. Giayetto y A. Fabra. 2006. Contribución relativa del nitrógeno del suelo y del fijado biológicamente a la economía de la nutrición nitrogenada de maní (*Arachis hypogaea* L.) en diferentes condiciones de fertilidad. *Agriscientia*, 23: 55 – 66.
- Castro, S.; M. Permigliani, M. Vinocur y A. Fabra. 1999. Nodulation in peanut (*Arachis hypogaea* L.) roots in the presence of native and inoculated rhizobia strain. *Appl. Soil Ecol.*, 13: 39 – 44
- Cattelan, A.J.; P.G. Hartel y J.J. Fuhrmann. 1999. Screening for plant growth-promoting rhizobacteria to promote early soybean growth. *Soil Science Society of America Journal*, 63: 1670 – 1680.
- Chandler, M. 1978. Some observations of infection of *Arachis hypogaea* L. by *Rhizobium*. *J. Exp. Bot.*, 29: 749 -755.

- Chandler, M.; R. Date y R. Roughley. 1982. Infection and root nodule development in *Stylosanthes* species by *Rhizobium*. *J. Exp. Bot.*, 33: 47-57.
- Chang, Y.L.; J.Y. Wang; E.T. Wang; H.C. Liu; X.H. Sui y W.X. Chen. 2011. *Bradyrhizobium lablabi* sp. nov., isolated from effective nodules of *Lablab purpureus* and *Arachis hypogaea*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 61: 2496-2502.
- Charron, D.; J. Pingret; M. Chabaud; E.P. Journet y D.G. Barker. 2004. Pharmacological evidence that multiple phospholipid signaling pathways link *Rhizobium* nodulation factor perception in *Medicago truncatula* root hairs to intracellular responses; including  $Ca^{2+}$  spiking and specific ENOD gene expression. *Plant Physiol.*, 136: 3582 – 3593.
- Cholaky, L.; O. Giayetto; E.C. Neuman y S. Cavaignac. 1983. Respuesta del maní (*Arachis hypogaea* L) a la inoculación del suelo con *Rhizobium* sp. *Rev. UNRC*, 3: 173 – 179.
- Clavel, D.; N.K. Drame; H. Roy-Macauley, S. Braconnier y D. Laffray. 2005. Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *Environ. Exp. Bot.*, 54: 219 – 230.
- Compant, S.; B. Duffy; J. Nowak; C. Clément y E. Ait Barka. 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl. Environ. Microbiol.*, 71: 4951 – 4959.
- Dardanelli, M.; J. Angelini y A. Fabra. 2003. A calcium-dependent bacterial surface protein is involved in the attachment of rhizobia to peanut roots. *Can. J. Microbiol.*, 49: 399 – 405.
- Dardanelli, M.S.; V. Busto; P. Pereira; M. Bueno y M. García. 2008. Abiotic stress and response of peanut-rhizobia. En: Columbus, F. *Peanut crop*. Huntington New York. Nova Publishers.p: 1 – 10.
- Deshwal, V. K; Dubey, R. C. y Maheshwari, D. K. 2003. Isolation of plant growth-promoting *Bradyrhizobium* (*Arachis*) sp with biocontrol potential against *Macrophomina phaseolina* causing charcoal rot of peanut. *Curr Sci.*, 84: 443–448.
- DeVries, J.D.; J.M. Bennett; K.J. Boote; S.L. Albrecht y C.E. Maliro. 1989. Nitrogen accumulation and partitioning by three grain legumes in response to soil water deficits. *Field Crop Res.*, 22: 33 – 44.
- Dey, R.; K.K. Pal; D.M. Bhatt y S.M. Chauhan. 2004. Growth promotion and yield enhancement of peanut (*Arachis hypogaea* L.) plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbiol. Res.*, 159: 371 – 394.
- Díaz, C.; Melchers, L.; Hooykaas, O.; Lugtenberg, B.; Kijne, J. 1989 Root lectin as a determinant of host-plant specificity in the *Rhizobium*-legume symbiosis. *Nature* 338:579-581
- Díaz-Zorita, M. y R. Balaña. 2004. Respuesta de cultivos de maní a la inoculación con *Bradyrhizobium* sp. *Ciencia del Suelo*, 22: 7 - 10.
- Doneche, B.; G. Seguin y P. Ribereau-Gayon. 1983. Mancozeb effect on soil microorganisms and its degradation in soils. *Soil Sci.*, 135: 361.
- Duijff, B.; G. Recobert; P. Bakke; J. López y P. Lemanceau. 1999. Microbial antagonism at the root level is involved in the suppression of *Fusarium* wilt by the combination of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 and *Pseudomonas putida* WCS358. *Phytopathology*, 89: 1073 – 1079.
- El-Akhal, M.R.; A. Rincón; F. Arenal; M. Lucas; M. El Mourabit; S. Barrijal y J. Pueyo. 2008. Genetic diversity and symbiotic efficiency of rhizobial isolates obtained from nodules of *Arachis hypogaea* in northwestern Morocco. *Soil Biol. Biochem.*, 40: 2911 – 2914.
- Engstrom, E.M.; W. David; D.W. Ehrhardt; R.M. Mitra y S.R. Long. 2002. Pharmacological analysis of Nod factor-induced calcium spiking in *Medicago truncatula*. Evidence for the requirement of Type IIA calcium pumps and phosphoinositide signalling. *Plant Physiol.*, 128: 1390 – 1401.
- Evans, P.J.; D. Gallesi; C. Mathieu; M.J. Hernandez; M. de Felipe; B. Halliwell y A. Puppo. 1999. Oxidative stress occurs during soybean nodule senescence. *Planta*, 208: 73–79.
- Fabra, A.; J. Angelini; A. Donolo; P. Permigiani y S. Castro. 1998. Biochemical alterations in *Bradyrhizobium* sp USDA3187 induced by the fungicide Mancozeb. *Antonie van Leeuwenhoek.*, 73: 223 – 228.

- Fabra, A.; S. Castro; T. Taurian; J. Angelini; F. Ibáñez; M. Dardanelli; M.L. Tonelli; E. Bianucci y L. Valetti. 2010. Interaction among *Arachis hypogaea* L. (peanut) and beneficial soil microorganisms: how much is it known? *Critical Reviews in Microbiology*, 36: 179 – 194.
- Fabra, A.; O. Giayetto; G. Cerioni y S. Castro. 2000. Interaction among peanut microsymbionts and a biocontrol agent in the rhizosphere. *MYTON*, 68: 31 – 37.
- Ferguson, B.J.; A. Indrasumunar; S. Hayashi; M.H. Lin; Y. Lin; D. Reid y M. Gresshoff. 2010. Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation. *J. Integr. Plant Biol.*, 52: 61 – 76.
- Furlan, A.; A. Llanes; V. Luna y S. Castro. 2012. Physiological and biochemical responses to drought stress and subsequent rehydration in the symbiotic association peanut-Bradyrhizobium sp. *ISRN Agron.*, DOI:10.5402/2012/318083.
- Furlan, A.; A. Llanes; V. Luna y S. Castro. 2013. Abscisic acid mediation in hydrogen peroxide production in peanut under water stress. *Biol. Plant*, 57 (3): 555 - 558.
- Furlan, A.; E. Bianucci; M.C. Tordable; S. Castro y K.J. Dietz. 2014. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in peanut nodules during a drought and rehydration cycle. *Funct. Plant Biol.*, 41: 704–713.
- Gage, D.J. 2004. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobial during nodulation of temperate legumes. *Microbiol. Molec. Biol. Rev.*, 68: 280 - 300.
- Gage, D.J.; T. Bobo y S.R. Long. 1996. Use of green fluorescent protein to visualize the early events of symbiosis between *Rhizobium meliloti* and alfalfa, *Medicago sativa*. *J. Bacteriol.*, 178: 7159.
- Gage, D. J. y W. Margolin. 2000. Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia. *Curr. Opin. Microbiol.* 3:613-617.
- Giller, K.E. 2001. *Nitrogen fixation in tropical cropping systems*. 2<sup>nd</sup> Ed., CAB International, Wallingford – UK. 423 p.
- Girvan, M.; J. Bullimore; A. Ball; J. Pretty y A. Osborn. 2004. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70: 2692 – 2701.
- Glick, B.R.; C. Patten; G. Holguin y D. Penrose. 1999. *Biochemical and genetic mechanisms used by plant growth-promoting bacteria*. Imperial College Press. London - UK. 270 p.
- Godar, S.; T. Mansour; S. M. Ramatoulaye; N. Fatou; K. Aboubacry; D. Diegane y N. S. Samba. 2010. Response of three peanut cultivars toward inoculation with two Bradyrhizobium strains and an arbuscular mycorrhizal fungus in Senegal. *African Journal of Microbiology Research*, 4(23): 2520 - 2527.
- Greger, M. 2004. Metal availability; uptake; transport and accumulation in plants. En: Vara Prasad, M.N. *Heavy metal stress in plants. From biomolecules to ecosystems*. Springer-Verlag. Berlin – Alemania. p: 1 – 28.
- Heouart, G.; E. Baudouin; P. Frenedo; J. Harrison; E. Santos; A. Janet; G. Van de Sybe; D. Touati y A. Puppo. 2002. Reactive oxygen species; nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume- Rhizobium symbiosis? *Plant Physiol Biochem.*, 40: 619 – 624.
- Höfte, M.; S. Buysens; N. Koedam y P. Cornelis. 1993. Zinc affects siderophore-mediated high affinity iron uptake systems in the rhizosphere *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. *Biomet.* 6: 85 – 91.
- Hungria, M. y M.A.T. Vargas. 2000. Environmental factors affecting N<sub>2</sub> fixation in grain legumes in the tropics; with an emphasis on Brazil. *Field Crop Res.*, 65: 151 – 164.
- Ibáñez, F.; J. Angelini; T. Taurian; M.L. Tonelli y A. Fabra. 2009. Endophytic occupation of peanut root nodules by opportunistic Gammaproteobacteria. *Syst Appl Microbiol.*, 32: 49 – 55.
- Ibáñez, F.; T. Taurian; J. Angelini; M.L. Tonelli y A. Fabra. 2008. Rhizobia phylogenetically related to common bean symbionts *Rhizobium giardinii* and *R. tropici* isolated from peanut nodules in central Argentina. *Soil Biol. Biochem.*, 40: 537 – 539.
- Ibáñez, F. y A. Fabra. 2011. Rhizobial Nod factors are required for cortical cell division in the nodule morphogenetic programme of the Aeschynomeneae legume *Arachis*. *Plant Biol.* 13: 794 – 800.
- Inga, C.; J. Cabrera; J. Spahn; G. Lutti; R. Badini; R. Aguilar; M. Martinez y C. Casini. 2003. Valores bajos de Cd en el maní de la provincia de Córdoba. XVIII Jornada Nacional de Maní. Gral Cabrera - Córdoba. 18/09/03. p: 60.

- Islam, M.S.; H. Kawasaki; Y. Muramatsu; Y. Nakagawa y T. Seki. 2008. Bradyrhizobium iriomotense sp. nov.; isolated from a tumor-like root of the legume *Entada koshumensis* from Iriomote Island in Japan. *Biosci. Bio-technol. Biochem.*, 72: 1416 – 1429
- Jordan, D.C. 1982. Transfer of Rhizobium japonicum Buchanan 1980 to Bradyrhizobium gen. nov., a Genus of slow-growing, root nodule bacteria from leguminous plants. *Int J Syst Bacteriol.*, 32: 136 – 139.
- Jordan, D.L.; R.L. Brandenburg; J.E. Bailey; P. Dewayne Johnson; B.M. Royals y V.L. Curtis. 2006. Compatibility of in-furrow application of acephate, inoculants, and tebuconazole in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Peanut Sci.*, 33: 112 – 117.
- Kishore, G.K.; S. Pande y A.R. Podile. 2005a. Chitin-supplemented foliar application of Serratia marcescens GPS 5 improves control of late leaf spot disease of groundnut by activating defence-related enzymes. *J. Phytopathol.*, 153(3): 169 – 173.
- Kishore, G.K.; S. Pande y A.R. Podile. 2005b. Biological control of collar rot disease with broad-spectrum anti-fungal bacteria associated with groundnut. *Can. J. Microbiol.*, 51: 123-132.
- Kishore, G.K.; S. Pande; J.N. Rao y A.R. Podile. 2005c. Pseudomonas aeruginosa inhibits the plant cell wall degrading enzymes of *Sclerotium rolfsii* and reduces the severity of groundnut stem rot. *Eu.J. Plant Pathol.*, 113: 315 – 320.
- Kishore, G.K.; S. Pande y A.R. Podile. 2005d. Biological control of late leaf spot peanut (*Arachis hypogaea*) with chitinolytic bacteria. *The American Phytopathological Society*, 95: 1157 – 1164.
- Kloepper, J.; C. Ryu y S. Zhang. 2004. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathol.*, 94: 1259 – 1266.
- Kloepper, J.; S. Tuzun y J. Kúc. 1992. Proposed definitions related to induced disease resistance. *Biocontrol Science and Technology*. 2: 349 – 351.
- Kponblekou, A. y M. Tabatabai. 1994. Metal contents of phosphate rocks. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 26: 2871 – 2882.
- Kremmer, R. y N. Means. 2009. Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere micro-organisms. *Eur. J. Agron.*, 31: 153 – 161.
- Kuykendall, L.; B. Saxena; T. Devine y S. Udell. 1992. Genetic diversity in Bradyrhizobium japonicum Jordan 1982 and a proposal for *Bradyrhizobium elkanii* sp. nov. *Can. J. Microbiol.*, 38: 501 – 505.
- Lagos Caballero, A.; R. Campos y C. Fuentes. 2007. Efecto del herbicida Atrazina sobre la población de bacterias en un suelo del municipio de Saldaña, Tolima. *Revista Colombia Forestal*, 20: 161 – 179.
- Lanier, J.E.; D.L. Jordan; J.F. Spears; R. Wells y P.D. Johnson. 2005. Peanut response to inoculation and nitrogen fertilizer. *Agron. J.*, 97: 79 – 84.
- Law, I.J.; W.F. Botha; U.C. Majaule y F.L. Palane. 2007. Symbiotic and genomic diversity of cowpea bradyrhizobia from soils in Botswana and South Africa. *Biol. Fertil. Soils*, 43: 653 – 663.
- Leeman, M.; F. den Ouden; J. van Pelt; F. Dirkx; H. Steij y B. Bakker Schippers. 1996. Iron availability affects induction of systemic resistance to Fusarium wilt of radish by *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 86: 149 – 155.
- Ludueña, L.M. 2009. *Estudio de la población de bacterias biocontroladoras aisladas de plantas de maní afectadas por tizón y podredumbre parda de la raíz*. Trabajo Final de Grado. FCEFQyN. UNRC.
- Ludueña, L.M.; T. Taurian; J. Angelini; L. Tonelli y A. Fabra. 2009. Incidencia de bacterias biocontroladoras aisladas de plantas de maní afectadas por enfermedades fúngicas. VII Simposio Nacional de Biotecnología REDBIO-Argentina; II Congreso Internacional-REDBIO. Rosario – Argentina. 20-24/04/09 p: 185.
- Lugtenberg, B. y F. Kamilova. 2009. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, 63: 541 – 556.
- Madhaiyan, M.; B.V. Suresh Reddy; R. Anandham; M. Senthilkumar; M. Poonguzhali; S.P. Sundaram y T. Sa. 2006. Plant-growth promoting Methylobacterium induces defense responses in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) compared with root pathogens. *Curr. Microbiol.*, 53: 270 – 276.

- Manjula, K.; G.K. Kishore y A.R. Podile. 2004. Whole cells of *Bacillus subtilis* AF 1 proved more effective than cell-free and chitinase based formulations in biological control of citrus fruit rot and groundnut rust. *Can. J. Microbiol.*, 50: 737 – 744.
- March, G. y A. Marinelli. 2005. Enfermedades por hongos del rizoplano. En: March, G. y A. Marinelli. *Enfermedades del maní en Argentina*. Biglia Impresores. Córdoba – Argentina. p: 59 – 89.
- Martínez-Toledo, M.V.; V. Salermón; B. Rodelas; C. Pozo y J. González-López. 1997. Effects of the fungicide Captan on some functional groups of soil microflora. *Applied Soil Ecology*, 7: 245 – 255.
- Matamoros, M.A.; D.A. Dalton; J. Ramos; M.R. Clemente; M.C. Rubio y M. Becana. 2003. Biochemistry and molecular biology of antioxidants in the rhizobia–legume symbiosis. *Plant Physiol.*, 133: 499 – 509.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress; antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 7: 405 – 410.
- Mittler, R.; S. Vanderauwera; M. Gollery y F. Van Breusegem. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.*, 9: 490 – 498.
- Moller, I.M.; P.E. Jensen y A. Hansson. 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58: 459 – 481.
- Moreira, T.; F.S. Henriques; M.C. Matos y P.S. Campos. 1990. Proto-plasmatic drought resistance and water use efficiency. *Bull. Soc. Bot. France*. 137: 81 – 89.
- Morgante, C.; J. Angelini; S. Castro y A. Fabra. 2005. Role of rhizobial exopolysaccharides in crack entry/inter-cellular infection of peanut. *Soil Biol. Biochem.*, 37: 1436 – 1444.
- Morgante, C.; S. Castro y A. Fabra. 2007. Role of rhizobial EPS in the evasion of peanut defence response during the crack-entry infection process. *Soil Biol. Biochem.*, 39: 1222 – 1225.
- Muglia, C.; G. Comai; E. Spegazzini; P.M. Riccillo y M.O. Aguilar. 2008. Bacterial glutathione is important to prevent early senescence in common bean nodules. *FEMS Microbiology Letters*, 256: 191 – 198.
- Muñoz, V.; F. Ibáñez; M.L. Tonelli; L. Valetti; M.S. Anzuay y A. Fabra. 2011. Phenotypic and phylogenetic characterization of native peanut *Bradyrhizobium* isolates obtained from Córdoba, Argentina. *Syst. Appl. Microbiol.*, 34(6): 446 – 452.
- Muñoz, V.; F. Ibáñez; M. Tordable; M. Megías y A. Fabra. 2014. Role of reactive oxygen species generation and Nod factors during the early symbiotic interaction between bradyrhizobia and peanut, a legume infected by crack-entry. *J. Appl. Microbiol.* Doi:10.1111/jam.12669
- Nageswara Rao, R.C.; J.H. Williams; M.V.K. Sivakumar y K.D.R. Wadia. 1988. Effect of water deficit at different growth phases of peanut. II. Response to drought during preflowering phase. *Agronomy Journal* 80(3): 431 – 438.
- Nambiar, P. y P. Dart. 1983. Factors influencing nitrogenase activity (acetylene reduction) by root nodules of groundnut, *Arachis hypogaea* L. *Peanut Sci.*, 10: 26 – 29.
- Nkot, L.N.; T. Krasova-Wade; F.X. Etoa; S.N. Sylla y D. Nwaga. 2008. Genetic diversity of rhizobia nodulating *Arachis hypogaea* L. in diverse land use systems of humid forest zone in Cameroon. *Appl. Soil Ecol.*, 40: 411 – 416.
- Oldroyd, G.E. y J.A. Downie. 2008. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 59: 519 – 546.
- Oldroyd, G.E.; J. Murray; P. Poole y J. Downie. 2011. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annu. Rev. Genet.*, 45: 119 - 144.
- Painawadee, M.; S. Jogloy; T. Kesmala; C. Akkasaeng y A. Patanothai. 2009. Identification of traits related to drought resistance in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Asian J. Plant Sci.*, 8: 120 – 128.
- Pal, K.K.; R. Dey; D.M. Bhatt y S.M. Chauhan. 2000. Plant growth promoting fluorescent pseudomonads enhanced peanut growth, yield and nutrient uptake. Fifth International PGPR Workshop. *Proceedings*.
- Pimratch, S.; S. Jogloy; B. Vorasoot; B. Toomsan; T. Kesmala y A. Patanothai. 2008a. Effect of drought stress on traits related to N<sub>2</sub> fixation in eleven peanut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes differing in degrees of resistance to drought. *Asian J. Plant Sci.*, 7: 334 – 342.
- Pimratch, S.; S. Jogloy; B. Vorasoot; B. Toomsan; A. Patanothai y C.C. Holbrook. 2008b. Relationship between

- biomass production and nitrogen fixation under drought-stress conditions in peanut genotypes with different levels of drought resistance. *J. Agron. Crop Sci.*, 194: 15 – 25.
- Pinto, A.P.; A.M. Mota; A. de Varennes y F.C. Pinto. 2004 Influence of organic matter on the uptake of cadmium; zinc; copper and iron by sorghum plants. *Science Total Environmental*, 326: 239 – 247.
- Podile, A.R. y G. Kishore. 2006. Plant growth promoting rhizobacteria. En: Gnanamanickam, S.S. *Plant Associated Bacteria*. Springer. Netherlands. p: 195 – 230.
- Porcel, R.; J.M. Barea y J.M. Ruiz-Lozano. 2003. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytol.*, 157: 135 – 143.
- Porter, J.R. y R.P. Sheridan. 1981. Inhibition of nitrogen fixation in alfalfa by arsenate, heavy metals, fluoride and simulated acid rain. *Plant Physiology*, 68: 143 – 148.
- Puppo, A.; K. Groten; F. Bastian; R. Carzaniga; M. Soussi; M.M. Lucas; M.R. de Felipe; J. Harrison; H. Vanacker y C. Foyer. 2005. Legume nodule senescence: roles for redox and hormone signaling in the orchestration of the natural aging process. *New Phytologist*, 165: 683 – 701.
- Ramírez-Bahena, M.H.; A. Peix; R. Rivas; M. Camacho; D.N. Rodríguez-Navarro; P.F. Mateos; E. Martínez-Molina; A. Willems y E. Velázquez. 2009. *Bradyrhizobium pachyrhizi* sp. nov. and *Bradyrhizobium jicamae* sp. nov., isolated from effective nodules of *Pachyrhizus erosus*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 59: 1929 – 1934.
- Reddy, T.Y, Reddy, V.R, Anbumozhi, V. 2003. Physiological responses of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) to drought stress and its amelioration: A critical review. *Plant Growth Regulation* 41: 75-88
- Reddy, G.B.; A. Mapik y B.R. Singh. 1998. Effect of residual fertilizer N, lime and Bradyrhizobium inoculum on groundnut yield; N uptake and N<sub>2</sub> fixation. *Acta Agr. Scan Sect. Soil Plant*, 48: 91 - 99.
- Reddy, V.M.; J.W. Tanner; R.C. Roy y J.M. Elliot. 1981. The effect of irrigation, inoculants and fertilizer nitrogen on peanut (*Arachis hypogaea* L.). II: Yield. *Peanut Sci.*, 8: 125 – 128.
- Rivas, R.; A. Willems; J.L. Palomo; P. García-Benavides; P.F. Mateos; E. Martínez-Molina; M. Gillis y E. Velázquez. 2004. *Bradyrhizobium betae* sp. nov., isolated from roots of *Beta vulgaris* affected by tumour-like deformations. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 54: 1271 – 1275.
- Rivas, R.; M. Martensa; P. de Lajudie y A. Willems. 2009. Multilocus sequence analysis of the genus Bradyrhizobium. *Syst. Appl. Microbiol.*, 32: 101 – 110.
- Roberts, M. 1996. EU eyes cadmium in phosphate fertilizers. New York, United States. *Chemical Week*, 158 (23): 13.
- Rojo, F.G.; M.M. Reynoso; M. Férez; S. Chulze y A.M. Torres. 2007. Biological control by *Trichoderma* species of *Fusarium solani* causing peanut brown root rot under field conditions. *Crop Protect.*, 26: 549-555.
- Rong Wan, X-R. y L. Li. 2006. Regulation of ABA level and water-stress tolerance of Arabidopsis by ectopic expression of a peanut 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene. *Biochem. Bioph. Res. Co.*, 347: 1030 – 1038.
- Saleena, L.; P. Loganathan; S. Rangarajan y S. Nair. 2001. Genetic diversity of Bradyrhizobium strains isolated from *Arachis hypogaea*. *Can. J. Microbiol.*, 47: 118 – 122.
- Sen, D. y R.W. Weaver. 1984. A basis for different rates of N<sub>2</sub>-fixation by the same strain of Rhizobium in peanut and cowpea root nodules. *Plant Sci. Lett.*, 34: 239 – 246.
- Serraj, R.; T.R. Sinclair y L.C. Purcell. 1999. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation response to drought. *J. Exp. Bot.*, 50: 143 – 155.
- Shu-Kang, C.; C. Edwards y S. Subler. 2001. Effects of the fungicides Benomyl, Captan and Cchlorothalonil on soil microbial activity and nitrogen dynamics in laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem.*, 33: 1971 – 1980.
- Sinclair, T.R.; A.A. Lailah y A.A. Schreffler. 1995. Peanut nitrogen fixation (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> reduction) response to soil dehydration. *Peanut Sci.*, 22: 162 - 166.
- Sinharoy, S. y M. DasGupta. 2009. RNA Interference Highlights the role of CCaMK in dissemination of endosymbionts in the Aeschynomeneae Legume *Arachis*. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 22: 1466 – 1475.
- Smit, G.; J. Kijne y B. Lugtenberg. 1987. Correlation between extracellular fibrils and attachment of Rhizobium leguminosarum to pea root hair tips. *J. Bacteriol.*, 168: 821 – 827.
- Smit, G.; T. Logman; M. Boerrigter; J. Kijne y B. Lugtenberg. 1989. Purification and partial characterization of the Rhizobium leguminosarum biovar viciae Ca<sup>2+</sup>-dependent adhesion, which mediates the first steps in at-

- tachment cells of the family Rhizobiaceae to plant root hair tip. *J. Bacteriol.*, 17: 4054 – 4062.
- Soave, S.; P. Faustinelli; M. Buteler; J. Soave; A. Moresi; C. Oddino; C. Bianco y D. Torre. 2011. Selección de germoplasmas de maní con tolerancia a sequía. XVI Jornada Nacional de Maní. Gral. Cabrera - Córdoba. p: 6-8.
- Spahn, J.; C. Inga; J. Cabrera y R. Badini. 2002. Contribución del tegumento en el contenido de cadmio en maní pelado de la región. XVII Jornada Nacional de Maní. Gral. Cabrera - Córdoba. 19/09/02. p: 32 – 33.
- Spaink, H.P.; A. Kondorosi y P. Hooykaas. 1998. *The Rhizobiaceae: molecular biology of model plant-associated bacteria*. Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 566 p.
- Spaink, H.P. 2000. Root nodulation and infection factors produced by rhizobial bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.*, 54: 257 – 288.
- Sprent, J. 2007. Evolving ideas of legume evolution and diversity: A taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. *New Phytol.*, 174: 11 – 25.
- Steenkamp, E.; T. Stepkowski; A. Przymusiak; W. Botha y I. Law. 2008. Cowpea and peanut in southern Africa are nodulated by diverse Bradyrhizobium strains harboring nodulation genes that belong to the large pan-tropical clade common in Africa. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48: 1131 – 1144.
- Stirling, C.M.; C.R. Black y C.K. Ong. 1989. The response of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) to timing of irrigation. II. <sup>14</sup>C-Partitioning and plant water status. *J. Exp. Bot.*, 40: 1363 – 1373.
- Sturz, A.V.; B.R. Christie y J. Noweck. 2000. Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 19: 1 - 30.
- Taurian, T.; O.M. Aguilar y A. Fabra. 2002. Characterization of nodulating peanut rhizobia isolated from a native soil population in Córdoba; Argentina. *Symbiosis*, 33: 59 – 72.
- Taurian, T.; F. Ibáñez; A. Fabra y O.M. Aguilar. 2006. Genetic diversity of rhizobia nodulating *Arachis hypogaea* L. in central Argentinean soils. *Plant Soil*, 282: 41 – 52.
- Taurian, T.; B. Morón; M.E. Soria-Díaz; J. Angelini; P. Tejero-Mateo; A. Gil-Serrano; M. Megías y A. Fabra. 2008. Signal molecules in the peanut-bradyrhizobia interaction. *Arch. Microbiol.*, 189: 345-356.
- Taurian, T., Anzuay, M.S., Angelini, J., Tonelli, M.L., Luduena, L., Pena, D., Ibáñez, F., Fabra, A. 2010. Phosphate-solubilizing peanut associated bacteria: screening for plant growth-promoting activities. *Plant Soil*, 329: 421-431.
- Tonelli, M.L. 2011. *Selección y evaluación de bioantagonistas bacterianos para su empleo en el control biológico de enfermedades del maní*. Tesis doctoral. FCEFQyN. UNRC.
- Tonelli, M.L.; A. Furlán; T. Taurian; S. Castro y A. Fabra. 2011. Peanut priming induced by biocontrol agents. *Physiol. Molec. Plant Pathol.*, 75: 100 - 105.
- Tonelli, M.L., T. Taurian; F. Ibáñez; J. Angelini y A. Fabra. 2010. Selection and in vitro characterization of biocontrol agents with potential to protect peanut plants against fungal pathogens. *J. Plant Pathol.*, 92: 73 - 82.
- Torres, D.; P. Rojas; M. Lopez y F. Zamora. 2009. Efecto de los insecticidas Methyl-parathion, carbofuran y lambda-cyhalotrina sobre la actividad biológica del suelo. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 27: 18 – 31.
- Trinick, M. 1973. Symbiosis between Rhizobium and the nonlegume Trema aspera. *Nature*, 244: 459–460.
- Turner, P. y P. Backman. 1991. Factors relating to peanut yield increases after seed treatment with *Bacillus subtilis*. *Plant Dis.*, 75: 347 – 353.
- Uheda, E.; Daimon, H.; Yoshizako, F. 2001. Colonization and invasion of peanut (*Arachis hypogaea* L.) roots by gusA-marked Bradyrhizobium sp. *Can. J. Bot.*, 79: 733 – 738.
- Valetti, L.; J. Angelini; G. Cerioni y A. Fabra. 2008. Desarrollo y evaluación a campo de un inoculante para maní elaborado a partir de aislamientos rizobianos nativos de la zona mansera de la provincia de Córdoba. XXIII Jornada Nacional de Maní. Gral. Cabrera - Córdoba. p: 36 - 38.
- van Berkum, P. y J.J. Fuhrmann. 2000. Evolutionary relationships among the soybean bradyrhizobium reconstruction from 16S rRNA gene and internally transcribed spacer region sequence divergence. *Int. J. Syst. Evolut. Microbiol.*, 50: 2165 - 2172.
- van Berkum, P.; J. Leibold y B. Eardly. 2006. Proposal for combining *Bradyrhizobium* spp. (*Aeschynomene indica*) with *Blastobacter denitrificans* and to transfer *Blastobacter denitrificans* (Hirsch and Muller, 1985) to

- the genus *Bradyrhizobium* as *Bradyrhizobium denitrificans* (comb. nov.). *Syst. Appl. Microbiol.*, 29: 207 – 215.
- van Rossum, D.; A. Muyotcha; H.W van Verseveld; A.H. Stouthamer y F.C. Boogerd. 1993. Effects of *Bradyrhizobium* strain and host genotype; nodule dry weight and leaf area on groundnut (*Arachis hypogaea* L. ssp. *fastigiata*) yield. *Plant Soil*, 154: 279 – 288.
- van Rossum, D.; P.F. Shuurmans; M. Gillis; A. Muyotcha; H.W. van Verseveld; A.H. Stouthamer y F.C. Boogerd. 1995. Genetic and phenetic analysis of *Bradyrhizobium* strains nodulating peanut (*Arachis hypogaea* L.) roots. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61: 1599 – 1609.
- Vargas, R. y C. Ramírez. 1989. Respuesta de la soya y el maní a *Rhizobium* y a la fertilización con N, P y Mo en un *Tepic* pellustert de cañas, Guanacaste. *Agronomía Costarricense*, 13: 175 – 182.
- Venkateswarlu, B.; M. Maheswari y N. Saharan. 1989. Effects of water deficit in N<sub>2</sub> fixation in cowpea and groundnut. *Plant Soil*, 114: 69 – 74.
- Vinuesa, P.; M. Leon-Barrios; C. Silva; A. Willems; A. Jarabo-Lorenzo; R. Perez-Galdona; D. Werner y E. Martínez-Romero. 2005. *Bradyrhizobium canariense* sp. nov., an acid-tolerant endosymbiont that nodulates endemic genistoid legumes (Papilionoideae: Genisteae) from the Canary Islands, along with *Bradyrhizobium japonicum* bv. *Genistearum*, *Bradyrhizobium* *genospecies* alpha and *Bradyrhizobium* *genospecies* beta. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 55: 569-575.
- Wang, R.; Y.L. Chang; W.T. Zheng; D. Zhang; X.X. Zhang; X.H. Sui; E.T. Wang; J.Q. Hu; L.Y. Zhang y W.X. Chen. 2013. *Bradyrhizobium arachidis* sp. nov., isolated from effective nodules of *Arachis hypogaea* grown in China. *Syst. Appl. Microbiol.*, 36(2): 101 - 105.
- Willems, A.; F. Doignon-Bourcier; J. Goris; R. Coopman; P. de Lajudie; P. de Vos y M. Gillis. 2001. DNA-DNA hybridization study of *Bradyrhizobium* strains. *Int. J. Syst. Microbiol.*, 51: 1315 – 1322.
- Willems, A.; A. Munive; P. de Lajudie y M. Gillis. 2003. In most *Bradyrhizobium* groups sequence comparison of 16S-23S rDNA internal transcribed spacer regions corroborates DNA-DNA hybridizations. *Syst. Appl. Microbiol.*, 26: 203 – 210.
- Wright, G.C. y R.C. Nageswara Rao. 1994. Groundnut water relations. En: Smartt, J. *The Groundnut Crop. A scientific basis for improvement*. Chapman and Hall, London. p: 281-325.
- Xu, L.; C. Ge; Z. Cui; J. Li y H. Fan. 1995. *Bradyrhizobium liaoningense* sp. nov., isolated from the root nodules of soybeans. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 45: 706 – 711.
- Yang, J. y J. Zhou. 2008. Diversity, phylogeny and host specificity of soybean and peanut bradyrhizobia. *Biol. Fertil. Soils*, 44: 843 – 851.
- Yang, J.K.; F.L. Xie; J. Zou; Q. Zhou; J.C. Zhou. 2005. Polyphasic characteristics of bradyrhizobia isolated from nodules of peanut (*Arachis hypogaea* L.) in China. *Soil. Biol. Biochem.*, 37: 141 – 153.
- Yao, Z.Y.; F.L. Kan; E.T. Wang; G.H. Wei y W.X. Chen. 2002. Characterization of rhizobia that nodulate legume species of the genus *Lespedeza* and description of *Bradyrhizobium yuanmingense* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 52: 2219 – 2230.
- Zapata, N.; M. Vargas; M. Gerding; M. Chandía. 2014. Inoculation peanut (*Arachis hipogaea* L.) with different *Bradyrhizobium* strains and their effect on crop growth and yield Chilean. *J. Agric. Anim. Sci., ex Agro-Ciencia*, 30(1): 57 - 64.
- Zhang, J.; W. Jia; J. Yang y A. Ismail. 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crop Res.*, 97:111 – 119.
- Zhang, X.; G. Nick; S. Kaijalainen; Z. Terefework; L. Paulin; S. Tighe; P. Grahams y K. Lindström. 1999. Phylogeny and diversity of *Bradyrhizobium* strains isolated from the root nodules of peanut (*Arachis hypogaea*) in Sichuan; China. *Syst. Appl. Microbiol.* 22: 378 – 386.
- Zhang, S.; M.S. Reddy; N. Kokalis-Bruelle; L.W. Wells; S.P. Nighttengale y J.W. Kloepper. 2001. Lack of induced systemic resistance in peanut to late leaf spot disease by plant growth-promoting rhizobacteria and chemical elicitors. *Plant Dis.*, 85: 879 – 884.
- Zhang, W.T.; J.K. Yang; T.Y. Yuan y J.C. Zhou. 2007. Genetic diversity and phylogeny of indigenous rhizobia from cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *Biol. Fertil. Soils*, 44: 201 – 210.

