

Libros de **Cátedra**

Micorrizas arbusculares

Biología y aplicaciones
en el sector agro-forestal

Mario Carlos Nazareno Saparrat, Marcela Fabiana
Ruscitti y Maria Cecilia Arango (coordinadores)

FACULTAD DE
CIENCIAS AGRARIAS
Y FORESTALES

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES
Y MUSEO

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

MICORRIZAS ARBUSCULARES

BIOLOGÍA Y APLICACIONES EN EL SECTOR AGRO-FORESTAL

Mario Carlos Nazareno Saparrat

Marcela Fabiana Ruscitti

Maria Cecilia Arango

(coordinadores)

Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA


Edulp
EDITORIAL DE LA UNLP

A la Universidad Nacional de La Plata que a través de su Editorial nos ha permitido plasmar este trabajo. A los estudiantes, docentes y directivos de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales y de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. A los autores y a todos aquellos que de alguna manera colaboraron en la concreción de esta obra, a través de ideas y sugerencias para mejorarla, o a través de palabras para motivarnos a llevarla adelante. Al Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE), nuestra casa de todos los días, en conmemoración a los 50 años de su creación.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de La Plata que a través de su Editorial nos ha permitido concretar este trabajo. A nuestro querido José Beltrano, ex-Profesor de Fisiología Vegetal, por redactar el prólogo con tanta calidez y originalidad, gracias por su apoyo. A la Dra. Alicia Godeas, investigadora superior ad-honorem CONICET y directora del laboratorio de Microbiología del Suelo Del Depto. de Biodiversidad y Biología Experimental – Facultad de Cs. Exactas y Naturales – UBA, y a la Dra. Marta Cabello, investigadora principal CICPBA en el Instituto Spegazzini (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP) y profesora de Micología de la Fac. Ciencias Naturales y Museo, UNLP, por sus valiosas sugerencias, por ser quienes sembraron el interés en este tema en varios de sus discípulos doctorales formados así como por su apoyo en la conexión con varios de los participantes de este proyecto. A los coordinadores y autores por el esfuerzo realizado y la vocación docente vertida en la confección de esta obra. A la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales y a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, nuestro ámbito de trabajo, y en especial al INFIVE, donde día a día muchos de los autores llevan adelante sus actividades de docencia, investigación y extensión. A Sofía Miranda Ruscitti por su asistencia en el diseño y organización de las figuras de este libro.

Hay muchos que se van por las ramas, por uno que se va directamente a la raíz.

Henry David Thorea

GREGORIO FERNÁNDEZ-BALAGUER Y JAVIER MOLINA ACEBO. EL PLAN DE VENTAS (5ª ED.), 2011.

Índice

Prólogo	8
Capítulo 1	
Introducción y generalidades	11
<i>Fabricio Emanuel Valdés, Camila Abarca, Roxana Paula Colombo y Vanesa Analía Silvani</i>	
Capítulo 2	
¿Cómo se establece la simbiosis?	36
<i>Marcela Ruscitti y Mario Saparrat</i>	
Capítulo 3	
Hongos rizosféricos y el movimiento del fósforo en el suelo	52
<i>Mario Saparrat, Valeria Bernardo, Marcela Ruscitti, Lorena Elíades y Pedro Balatti</i>	
Capítulo 4	
Micorrizas arbusculares, aplicaciones en el sector agro-forestal	64
<i>Valeria Bernardo, Sebastián Garita, Juan Ignacio Ripodas, Matías Gonzalez, Cecilia Arango y Marcela Ruscitti</i>	
Capítulo 5	
Micorrizas arbusculares y la restauración de ecosistemas degradados	89
<i>Matias Gonzalez, Cecilia Arango, Graciela Pastorino y Marcela Ruscitti</i>	
Capítulo 6	
Tecnología de la inoculación	106
<i>Silvana Velazquez, Fabricio Valdés y Camila Abarca</i>	

Capítulo 7

Técnicas empleadas en el muestreo de hongos micorrícicos arbusculares _____ 115

Valeria Bernardo, Sebastián Garita, Juan Ignacio Rípodas, Cecilia Arango,

Graciela Pastorino y Marcela Ruscitti

Los autores _____ 130

CAPÍTULO 4

Micorrizas arbusculares, aplicaciones en el sector agro-forestal

Valeria Bernardo, Sebastián Garita, Juan Ignacio Ripodas, Matías Gonzalez, Cecilia Arango y Marcela Ruscitti

En este capítulo se estudiará el efecto de la inoculación con hongos formadores de micorrizas arbusculares sobre la nutrición de las plantas y el aumento de la tolerancia al estrés abiótico (hídrico, salino, causado por metales pesados) y biótico (causado por hongos y nematodos fitoparásitos). También se abordará el biocontrol de enfermedades por acción de las micorrizas arbusculares.

Las micorrizas arbusculares y la nutrición vegetal

Desde hace mucho tiempo se sabe que los hongos MA cumplen actividades que benefician la nutrición y la salud de las plantas, tanto en ecosistemas naturales como en cultivos agrícolas. El largo período de vida en común de los hongos micorrícicos y las plantas simbiotes (más de 450 millones de años) condicionó su co-evolución que se manifiesta en el elevado grado de mutualismo y dependencia que los simbiotes muestran entre sí (Barea et al., 2016). Como consecuencia, la mayoría de las plantas son micotróficas por naturaleza, es decir, necesitan estar micorrizadas para adquirir nutrientes del suelo de forma óptima. Esta asociación simbiótica entre el hongo y la planta, actúa como un complemento de la raíz en la toma de nutrientes especialmente en la absorción de P (como se desarrolló en el capítulo anterior) y nitrógeno (N), el aumento de la tolerancia a condiciones de estrés biótico y abiótico, el mejoramiento de la calidad del suelo (Barea et al., 2005) y el aumento en la diversidad y la productividad de las plantas en un ecosistema determinado (Azcón Aguilar y Barea, 1997).

El crecimiento de las plantas es limitado por la deficiencia de nutrientes minerales, volviéndolas más susceptibles a diversos factores de estrés, no obstante, las micorrizas mejoran la absorción de macro y micro elementos. Desde el punto de vista nutricional, el crecimiento de la planta debido al aumento en la absorción de P es el principal beneficio que obtiene del hongo micorrícico arbuscular (HMA), dado por la baja disponibilidad de este elemento en el suelo. Sin embargo, si el P no es un elemento limitante en el suelo, la simbiosis puede llegar a ser reducida o hasta inhibida si se encuentran altos niveles en el suelo (Blanco y Salas, 1997).

Además del aumento en la absorción del P (como ya se explicó), estos hongos, a pesar de ser incapaces de fijar N_2 atmosférico, favorecen la adquisición de nitrógeno a través de efectos indirectos. Así como ocurre con el P, las hifas y raicillas colonizadas son capaces de tomar el nitrógeno del suelo en varias formas y transferirlo a las plantas (Siqueira y Franco, 1988). Las plantas micorrizadas absorben los iones amonio (NH_4^+) y la enzima glutamina - sintetasa (GS) lo combina con el glutamato para formar glutamina. Incluso se ha señalado también la absorción de nitrógeno bajo la forma de nitrato (Strullu et al., 1991). Si bien los HMA poseen la capacidad de emplear tanto amonio como nitrato, sus efectos tienen mayor repercusión fisiológica en la planta cuando es la absorción de NH_4^+ que, por el contrario del nitrato, se difunde lentamente en la rizósfera, y por lo tanto es menos accesible a las raicillas de las plantas, además de ser tóxico, por lo cual es rápidamente metabolizado. El potasio (K) y el magnesio (Mg) son comúnmente encontrados en altas concentraciones tanto en las plantas micorrizadas como en las que no lo están. Estos elementos se mueven con mayor facilidad en la solución del suelo que el P y aún no se ha encontrado el mecanismo de transporte directo de estos iones por parte de los hongos MA, además en algunos casos la elevada absorción de estos nutrientes coincide con un efecto indirecto para eliminar deficiencias de P. Está estudiado también que los micronutrientes como zinc (Zn), cobre (Cu), azufre (S), boro (B) y molibdeno (Mo), son tomados y transportados a través de las hifas hacia las plantas. Sin embargo, los iones de hierro (Fe), manganeso (Mn) y cloro (Cl) se pueden encontrar tanto en plantas micorrizadas como en las que no lo están (Bolan et al., 1987). Los elementos sodio (Na), cobalto (Co) y silicio (Si) no son esenciales en el crecimiento de todas las especies de plantas; sin embargo, su aumento en algunas de ellas está relacionado con la absorción por parte de los hongos MA.

Algunos estudios comprobaron que la colonización por hongos MA mejoró la absorción de todos los macro y micronutrientes cuando las plantas se fertilizan con un bajo nivel de P y N (Baslam et al., 2013). Contrariamente, plantas de lechuga inoculadas con hongos formadores de micorrizas arbusculares, con alta disponibilidad de N y P en el suelo, mostraron un contenido reducido de macro y micronutrientes en sus tejidos (Azcón et al., 2003). El pH es un factor que también influye en la absorción de nutrientes. Rohyadi (2008), trabajando con maíz colonizado por *Gigaspora margarita*, en condiciones ácidas, observó un aumento de P y propuso que podría deberse a una mejor exploración del suelo por las hifas fúngicas. El crecimiento en suelos ácidos también dificulta la absorción de otros nutrientes minerales esenciales distintos del P, como K, Ca, Mg, Cu y Zn. Las limitaciones para la absorción de nutrientes en suelos ácidos (pH menor de 5) pueden ser superadas por la extensión del micelio externo del hongo. Contrastando con las observaciones anteriores, ciertos estudios han reportado la falta de beneficios para las plantas micorrizadas en suelos ácidos (Muthukumar et al., 2014). Por ejemplo, plantas de batata colonizadas por *G. margarita* no lograron mejorar la absorción de P, K, Ca y Mg cuando se cultivaron en suelos con un pH que oscilaba entre 4,2 y 5,2 (Yano y Takaki, 2005). Resultados similares se observaron en trigo colonizado por especies de *Funneliformis* sp. y *Rhizophagus* sp. donde no se detectó una mejora en la absorción de N, P, K, Fe, Mn, Zn y Cu (Suri et al., 2011). Por lo tanto, la implementación de la fertilización ecológica donde se utilizan microorganismos

beneficiosos para movilizar y reciclar nutrientes y aprovechar la fertilidad del suelo, es importante y de gran interés como una alternativa sostenible.

Las micorrizas arbusculares aumentan la tolerancia al estrés abiótico

En la naturaleza, las plantas se enfrentan con diversas situaciones de estrés provocadas por factores abióticos y bióticos que perjudican la supervivencia, el crecimiento y los rendimientos de los cultivos. Es por ello que existen numerosos estudios en busca de estrategias para lograr disminuirlo o para mejorar la resistencia o tolerancia de las plantas minimizando las pérdidas de rendimiento de los cultivos. Desde el punto de vista biológico el estrés puede definirse como “el conjunto de respuestas bioquímicas, fisiológicas o morfológicas que definen un estado particular del organismo, diferente al observado bajo un rango de condiciones óptimas”.

¿Qué es el estrés abiótico?

El estrés abiótico se puede definir como un cambio en cualquier factor inerte dentro del medio ambiente lejos de la condición óptima o lejos de la condición a la que la mayoría de los organismos en ese entorno se han adaptado. Entre las causas que provocan el estrés abiótico se encuentran la sequía, las temperaturas y los pH extremos, la salinidad, la deficiencia de nutrientes y la toxicidad por metales pesados y contaminantes ambientales.

Los efectos del estrés abiótico han sido bien documentados en los sistemas agrícolas, debido a que provocan pérdidas importantes en el rendimiento de los cultivos, en algunas ocasiones superiores al 70% (Mantri et al., 2012). Este tipo de estrés provoca alteraciones en las relaciones hídricas, la absorción de nutrientes, la modificación de la apertura estomática, la reducción de la actividad fotosintética y otras modificaciones de la homeostasis osmótica e iónica causando daño a proteínas, pérdida de funcionalidad de las membranas celulares y la alteración en el patrón de expresión de genes, entre otros cambios desencadenados.

Las plantas, con el objetivo de minimizar su impacto negativo, han desarrollado diversas modificaciones a nivel morfológico, fisiológico y bioquímico para poder tolerar condiciones ambientales desfavorables y evitar daños (Taiz y Zeiger, 2006; Ruiz-Lozano et al., 2006).

Actualmente se intenta implementar estrategias sostenibles en la producción agrícola para mejorar la tolerancia a situaciones de estrés, entre las que se encuentra el estudio de las asociaciones de la microbiota del suelo con las raíces de las plantas. Dicho conocimiento puede ser explotado para mejorar el crecimiento de las plantas y la productividad no solo en situaciones de estrés sino también bajo condiciones normales de crecimiento.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares han sido ampliamente descriptos como favorecedores del crecimiento vegetal al producir cambios físicos, bioquímicos y fisiológicos en las raíces de las plantas que conducen a alcanzar un mejor estado hídrico y nutricional. Es por este motivo que constituyen una estrategia sustentable para aliviar los efectos negativos provocados por este estrés (**Figura 4.1**). Esta afirmación ha sido demostrada en numerosos trabajos de investigación (Abdel Latef, 2011; Hajiboland, 2013; Gill et al., 2016).

Los beneficios que ofrece esta asociación surgen cuando la planta y el hongo constituyen una interacción estable y funcional donde ambos se favorecen en las condiciones de estrés en las que se establece. Como ya se expresó en otros capítulos, los HMA son simbioses obligados, que mejoran el estado nutricional de las plantas contribuyendo a incrementar la resistencia/tolerancia a situaciones de estrés. Además, existen otros mecanismos que otorgan a la planta hospedante tolerancia a diferentes tipos de estrés, como el mejoramiento de las características físicas del suelo y la diversificación de especies vegetales en los ecosistemas (Smith y Read, 2008).

Si bien existe gran cantidad de estudios sobre los efectos de la micorrización en situaciones adversas para las plantas, se desconocen cuáles son los mecanismos precisos por los cuales inducen esta tolerancia, ya que los beneficios que aportan estos hongos dependen del tipo de estrés, la especie vegetal y la especie de hongo micorrícico.



Figura 4.1: Efecto de los hongos formadores de micorrizas arbusculares ante distintos estreses abióticos

Participación de los hongos micorrícicos frente al estrés hídrico

Los estudios realizados en el tema concluyen que es probable que sólo en situaciones de estrés hídrico leve o moderado, la simbiosis micorrícica genere mayores beneficios a la planta huésped. El aumento de la tolerancia a este tipo de estrés es el resultado de múltiples mecanismos, sugiriendo un enfoque holístico para dilucidar esta asociación.

Uno de los principales efectos perjudiciales provocados por el estrés hídrico está relacionado con la restricción en la absorción de agua y como consecuencia la dificultad en la incorporación de nutrientes del suelo. La planta cierra sus estomas disminuyendo la transpiración, alterando el transporte de nutrientes lo que ocasiona daños en procesos bioquímicos y fisiológicos fundamentales (fotosíntesis, respiración, traslocación de fotoasimilados, alteración del metabolismo de reguladores de crecimiento, etc.) que conducen a una disminución en el crecimiento de las plantas. El agotamiento del agua en la zona de la raíz, la elevada tasa de transpiración o la producción excesiva de especies reactivas del oxígeno (ROS, por su acrónimo en inglés) genera un estrés oxidativo en la planta y pueden ser, a la vez, las causas de los efectos adversos del déficit de agua.

Los hongos MA, a través de su micelio externo, facilitan la absorción y transporte de agua y nutrientes hacia la planta huésped, mejorando la eficiencia del uso del agua en condiciones de sequía comparado con plantas no micorrizadas. Dicha respuesta se genera debido al tamaño del micelio extrarradical (2 a 5 μm) que le permite acceder a pequeños poros del suelo que no pueden alcanzar los pelos radiculares y su capacidad para tomar agua de sitios con potenciales hídricos (Ψ) más bajos con relación a la planta (Marulanda et al., 2003; Smith y Read, 2008). De hecho, se ha demostrado una mayor eficiencia en el uso del agua en las plantas micorrizadas durante el déficit hídrico (Borde et al., 2012). Algunos estudios demostraron también que los HMA pueden modificar la conductividad de las membranas celulares de la planta. Es así que se observó la inducción de genes que codifican acuaporinas en plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) (Ruiz-Lozano, 2003). Pero contrariamente, en lechuga (*Lactuca sativa* L.) y soja (*Glycine max* L.) inoculadas con *F. mosseae* y *R. irregularis*, el estrés por déficit hídrico disminuyó la expresión de acuaporinas en comparación con plantas no inoculadas, las que presentaron un potencial hídrico menos negativo y mayor eficiencia en el uso de agua (Porcel et al., 2006).

Algunos autores observaron que plantas de tomate inoculadas con hongos MA en condiciones de déficit hídrico no presentaron diferencias en la eficiencia del uso del agua en comparación con las plantas no micorrizadas (García-Sánchez et al. 2014), lo que indicaría que existen mecanismos diferentes para modificar la conductividad hidráulica y así evitar la pérdida de agua. La sequía también ocasiona deficiencia en la absorción de nutrientes tales como Ca, Fe, K, Mg, P y Zn. La mejora en la conductividad hidráulica de las raíces de las plantas micorrizadas permite una mayor absorción de elementos como el N, P y K y también Ca y Fe (Wu y Zou, 2010).

Las plantas micorrizadas suelen realizar un mejor ajuste osmótico respecto a las no micorrizadas, La acumulación de osmolitos, como azúcares, prolina y glicina betaína, reducen el potencial osmótico en plantas micorrizadas sometidas a estrés hídrico, permitiendo la retención de agua (Abbaspour et al., 2012) como mecanismo principal de tolerancia a la sequía (Ruscitti et

al., 2011; Rapparini y Peñuelas, 2014); sin embargo, otros estudios revelaron que, bajo la escasez de agua, se observó una disminución de la acumulación de prolina, comparado con plantas no micorrizadas (Doubková et al., 2013).

El efecto de los hongos MA sobre la conductancia estomática es variable. El aumento de la conductancia estomática resulta en una mayor difusión de CO₂ al mesófilo de las hojas favoreciendo la fotosíntesis neta. Plantas micorrizadas de romero (*Rosmarinus officinalis* L.) (Sánchez-Blanco et al., 2004), mandarina (*Citrus tangerine*) (Wu y Xia, 2006) y arroz (*Oriza sativa* L.) (Ruíz-Sánchez et al., 2010) en condiciones de estrés hídrico, incrementaron la conductancia estomática. Sin embargo, el trébol blanco (*Trifolium repens* L.) mostró una disminución de este parámetro y un aumento en la eficiencia del uso del agua en las mismas condiciones (Benabdellah et al., 2011).

Se detectó también un incremento en el contenido de clorofila y carotenoides en las plantas micorrizadas durante el estrés por sequía (Asrar y Elhindi, 2011, Abdelmoneim et al., 2014), parámetro correlacionado también con el incremento en la tasa fotosintética inducida por la micorrización (**Figura 4.2**). Este efecto fue observado en plantas inoculadas con HMA en caléndula (Asrar y Elhindi, 2011), batata (Yooyongwech et al., 2016) y mandarina (Wu y Xia, 2006) bajo déficit hídrico. De esta forma, la simbiosis evita la fotoinhibición y fotodestrucción del aparato fotosintético por ROS, en condiciones de estrés.

La modificación del equilibrio hormonal es otro de los mecanismos que explican la respuesta de las plantas micorrizadas ante un déficit hídrico. Los cambios en los niveles hormonales parecen depender del tipo de HMA y la especie vegetal. Ciertas plantas micorrizadas sometidas a estrés hídrico incrementan la transpiración y absorción de agua por las raíces, lo cual está asociado con bajas concentraciones de ácido abscísico (ABA), aunque en otras especies, como por ejemplo el tomate, se observó que el contenido de ABA aumentó significativamente. En este caso en particular, el ABA participa sosteniendo la micorrización de las plantas jugando un papel fundamental en el desarrollo y funcionalidad de los arbusculos (Herrera-Medina et al., 2007). También se ha reportado que el ABA regula la síntesis de las estrigolactonas. Estas últimas son una nueva clase de hormona vegetal que regula la arquitectura y el desarrollo reproductivo de las plantas, y que posee la capacidad de intermediar en el proceso de la simbiosis micorrízica, donde actúa como una señal molecular en condiciones desfavorables para el crecimiento de las plantas (López-Ráez et al., 2010). El ácido jasmónico parece estar involucrado también en la funcionalidad de los arbusculos junto con el ABA y en la variación del potencial osmótico de la raíz producido por el incremento de hidratos de carbono. En situaciones de déficit hídrico se produce la acumulación de ROS que daña el aparato fotosintético limitando el suministro de NADPH y ATP al ciclo de Calvin. Las plantas micorrizadas sometidas a déficit hídrico disminuyen la actividad antioxidante. Uno de los mecanismos que explica esta respuesta consiste en la mayor capacidad de absorción de agua por las hifas ya que la mejora del estado hídrico de las plantas disminuye la generación de ROS. Es así que se observa menor actividad de enzimas antioxidantes, tales como superóxido dismutasa y peroxidasas en plantas micorrizadas, comparadas

con aquellas no inoculadas. Otro de los mecanismos sugeridos es que la simbiosis induce la producción de antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos (Abbaspour et al., 2012), especialmente en condiciones de déficit hídrico (Amiri et al., 2015).

Tanto la colonización fúngica de las raíces como la del suelo influyen en el estado hídrico de las plantas hospedantes. El efecto benéfico sobre la estructura del suelo, mediante la formación de agregados estables debido a la producción de una glicoproteína denominada glomalina podría favorecer el estado hídrico del suelo.



Figura 4.2: Plantas de pimienta cultivadas en condiciones de estrés hídrico, no inoculada (A) e inoculada con *Funneliformis mosseae* (B)

Participación de los hongos micorrícicos en el estrés salino

La salinidad constituye un serio problema para la agricultura, acentuándose en las regiones áridas y semi-áridas, donde la evaporación es mayor que las precipitaciones, lo que ocasiona importantes pérdidas de rendimiento de las cosechas. Se estima que la superficie total de los suelos afectados en el mundo es de 831 millones de hectáreas que incluyen 397 y 434 millones de hectáreas de suelos salinos y sódicos, respectivamente. El origen del exceso de sales de un suelo puede ocurrir por causas naturales o por acción del hombre. La actividad antrópica ha

incrementado la extensión de áreas salinizadas al aumentar las zonas de regadío, provocando cambios en el balance de agua y sales de los sistemas hidrogeológicos.

El estrés salino disminuye el potencial osmótico del medio en el que se desarrollan las plantas dificultando la absorción de agua, causando una reducción de la turgencia y expansión celular y por lo tanto una disminución del crecimiento. La salinidad también genera desequilibrios nutricionales en las plantas, ya que la acumulación excesiva de iones dominantes en la solución del suelo, como Cl^- o Na^+ , pueden alcanzar niveles citotóxicos para el metabolismo celular, desencadenando un desequilibrio iónico en la planta, como así también interferir en la absorción de nutrientes esenciales como K^+ , Ca^{2+} y NO_3^- (Azcón-Bieto y Talón, 2008) y provocar un estrés oxidativo que daña proteínas y ácidos nucleicos (Ahmad et al., 2016).

Los mecanismos por los cuales los HMA protegen a las plantas de la salinidad no han sido totalmente dilucidados. Se ha determinado que estos hongos logran potenciar los beneficios de aquellos cultivos tolerantes a la salinidad cuando se seleccionan y combinan en forma adecuada. Esto se ha comprobado aislando cepas de HMA en suelo salinos creciendo asociados a plantas tolerantes a la salinidad, lo que constituye una importante herramienta ecológica para la agricultura. La colonización con hongos micorrícicos arbusculares permitió a las plantas hospedantes creciendo bajo condiciones salinas, aumentar la capacidad de absorción de agua a través de su red hifal como así también mejorar el suministro de nutrientes y la capacidad de intercambio gaseoso (Hameed et al., 2014).

Los HMA mejoran los efectos perjudiciales de la salinidad sobre el crecimiento y la nutrición de plantas de pimiento (*Capsicum annuum* L.) esto se comprobó al encontrarse concentraciones más bajas de sodio en los tejidos foliares, lo que morigeró el impacto de la salinidad sobre la integridad de las membranas celulares (Beltrano et al., 2013).

La inoculación con HMA también puede reducir el estrés oxidativo al disminuir la peroxidación de lípidos de membrana en plantas expuestas a salinidad (Yang et al., 2014). Esto se evidenció por el bajo nivel de malondialdehído (MDA), un estimador ampliamente utilizado como diagnóstico de la peroxidación, como así también la menor pérdida de electrolitos (Abdel Latef y Chaoxing, 2014). Como ya se mencionó, ciertas plantas micorrizadas realizan ajuste osmótico acumulando osmoprotectores como prolina, glicina-betaína, azúcares y ácidos orgánicos. Mediante la acumulación de prolina y glicina las plantas inoculadas protegen las membranas tilacoidales contra el daño por ROS. La alta acumulación de azúcares solubles se correlacionó con una mejora de la fotosíntesis mediada por la micorrización (Abdel Latef y Chaoxing, 2014). Sin embargo, puede haber efectos negativos de la asociación con micorrizas y la acumulación de azúcar en la planta huésped durante la salinidad (Beltrano et al., 2013). La inoculación con HMA también puede aumentar la asimilación de nitrato evidenciado por la actividad de la enzima nitrato reductasa. Se observó también el aumento en la proporción K^+/Na^+ y $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ respecto de las no micorrizadas (Evelin et al., 2012). Los estudios indican que la mejora en la nutrición fosforada y el mantenimiento de una mayor proporción de $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ son determinantes en la mejora de la integridad de las membranas en las plantas micorrizadas (Evelin et al., 2012;). La salinidad del suelo puede también afectar la capacidad de colonización de los hongos micorrícicos, ya sea por efectos directos sobre la simbiosis, que producen cambios a nivel fisiológico,

o en forma indirecta al modificar aspectos relacionados al suelo como el pH, textura, materia orgánica, características físicas y químicas y los factores bióticos.

Todas estas evidencias destacan los beneficios de la inoculación con HMA en condiciones de salinidad, sin embargo, es importante estudiar la ecología de estos hongos provenientes de suelos salinos con el fin de identificar aislamientos más adaptados a estas condiciones estresantes.

Participación de los hongos micorrícicos en el estrés por metales pesados

La absorción de iones tóxicos por las raíces reduce la productividad de los cultivos y constituye además una amenaza potencial para la salud humana y el ecosistema. La acumulación de metales pesados (MP) en las plantas que se cultivan para el consumo de la población es la principal vía de entrada de los MP en la cadena alimentaria humana (Garg y Singla 2012). El exceso de MP trae diversas consecuencias sobre el crecimiento de las plantas tales como: inhibición de la germinación, disminución del alargamiento de raíces, alteración de la fotosíntesis y de la transpiración, clorosis y senescencia prematura de hojas (Drzewiecka et al., 2012). También se ha informado la inhibición de la actividad de enzimas, como fosfatasa, ATPasa y enzimas antioxidantes. Sin embargo, algunas especies vegetales han desarrollado mecanismos para mitigar los efectos adversos de los MP, usando diferentes estrategias. Ciertas plantas usualmente acumulan concentraciones relativamente bajas de metales en sus tejidos, aunque crezcan en suelos altamente contaminados (Wei et al., 2008), a manera de exclusión para evitar la absorción excesiva y el posterior transporte de los iones metálicos (Drzewiecka et al., 2012). Las raíces de algunas especies secretan compuestos orgánicos que pueden ligar los MP y así reducir su absorción. Otras plantas pueden retener los metales en las paredes celulares, reduciendo así su traslocación a la parte aérea (Konno et al., 2005). Por el contrario, algunas raíces pueden absorber cantidades elevadas de metales y transportarlos a los tallos, siendo los iones metálicos detoxificados por compartimentalización vacuolar o complejados con ligandos orgánicos, como ácidos orgánicos, aminoácidos y péptidos, los cuales reducen la toxicidad (Clemens, 2001). Estos tipos de plantas pueden ser utilizadas en programas de fitorremediación; no obstante se debe comprobar que el nivel de transporte de MP no alcance niveles elevados que interfieran en la cadena alimentaria (Drzewiecka et al., 2012). La actividad fitorremediadora puede potenciarse a través de la asociación de las raíces de las plantas con microorganismos benéficos que habitan el suelo tales como rizobacterias y hongos micorrícicos (Nadeem et al., 2014). Los posibles mecanismos que subyacen a una mejor tolerancia de la planta a los metales como resultado de la inoculación con hongos micorrícicos pueden ser los siguientes: (1) restricción de metales por los compuestos secretados por el hongo, (2) precipitación en gránulos de polifosfato en el suelo, (3) adsorción de metales a quitina en la pared celular, (4) quelación de los metales dentro del hongo, (5) cambios en el pH de la rizósfera, (6) regulación de la expresión génica en condiciones de estrés (Malekzadeh et al., 2011). Se ha determinado que la glomalina, glucoproteína producida por hongos MA, secuestra metales como Cu, Cd y Zn en forma irreversible (González-Chávez et al., 2004). De la misma manera que las hifas absorben los nutrientes y el agua, también pueden

absorber MP y transportarlos desde la raíz hacia el tallo; este proceso se conoce como fitoextracción. La fitoextracción es una tecnología reciente y representa la más eficiente y atractiva estrategia para “limpiar” suelos contaminados (Kramer, 2005). Consiste en transferir los MP del suelo a las raíces o partes aéreas de las plantas con alta capacidad de almacenamiento. En general, estas plantas se caracterizan por la gran producción de biomasa, consecuentemente, la remoción de esas grandes cantidades de biomasa conlleva la remoción de MP con la cosecha, que se puede utilizar para producir energía o almacenarse como materia seca reduciendo así su volumen (Kramer, 2005). Se sabe que los MP ingresan a las células vegetales por medio de transportadores específicos e inespecíficos que se encuentran en las membranas celulares. En la mayoría de los casos, el aumento en la absorción de MP por las plantas micorrizadas está asociado a un aumento en la nutrición fosforada. Los hongos MA poseen transportadores de PO_4^{3-} de alta afinidad, con los cuales las plantas absorben As como AsO_3^- en respuesta a la semejanza de su conformación, es probable que los hongos contribuyan a remover el As de los suelos utilizando estos mecanismos (Ouziad et al., 2005).

En otros casos, el hongo contribuye a la inmovilización de los MP en el suelo, proceso denominado fitoestabilización. Al extraer los MP del suelo, los hongos MA también contribuyen a disminuir el riesgo de toxicidad para otros microorganismos y plantas que crecen en las inmediaciones (Gamalero et al., 2009). La inmovilización de los MP dentro de la rizósfera es el resultado de la precipitación de sustancias en el suelo, su adsorción a las micelas y/o la absorción y acumulación de los metales en las raíces de las plantas o por la acción microbiana. Las especies vegetales tolerantes a MP con extensos sistemas radicales previenen la difusión y además contribuyen a la fitoestabilización (Gaur y Adholeya, 2004). Los hongos MA también contribuyen a la inmovilización de los MP en el suelo, empleando estrategias similares a las de su hospedante, es decir, inmovilizan los MP excretando compuestos como la glomalina, los adsorben a las paredes celulares fúngicas o los ligan a quelantes acumulados dentro del hongo (Gaur y Adholeya, 2004). Por otro lado, la fijación de los MP a la quitina de los hongos reduce su concentración en el suelo. En especies de plantas altamente colonizadas por hongos formadores de micorrizas, se observó que la inmovilización del Pb está correlacionada con un incremento en el número de vesículas. En forma similar a lo que ocurre en las vacuolas de las plantas, las vesículas podrían actuar como grandes depósitos de compuestos tóxicos contribuyendo así con los mecanismos de detoxificación (Alvarado et al., 2011).

El resultado de la colonización micorrícica sobre la detoxificación de los suelos contaminados depende de la combinación planta – hongo – MP y está influenciado por las condiciones del suelo (Orłowska et al., 2005). El uso de HMA en estrategias de fitorremediación de suelos contaminados con MP demanda de una comprensión previa de cómo el hongo y/o la simbiosis responden a estos ambientes. Las esporas y las hifas presimbióticas del hongo, que se desarrollan antes de producirse la simbiosis, son sensibles a los MP; esto se observó por efecto del Cu, Zn, Pb y Cd, lo que resultó en una disminución del porcentaje de colonización micorrícica (Ruscitti et al., 2011). Es de destacar que los hongos procedentes de esporas que provienen de suelos contaminados logran desarrollar cierta resistencia a los MP (Shalaby, 2003). Por otro lado, la combinación de distintos MP lleva a interacciones sinérgicas o antagónicas, que incrementan o disminuyen la toxicidad del metal. Por ejemplo, el

Zn se comporta como antagonista del Pb y/o del Cd, mientras que el Pb y el Cd actúan sinérgicamente (Shalaby, 2003). La promoción mediada por la colonización micorrícica en el crecimiento de las plantas bajo estrés por MP se atribuyó principalmente a la mejora en el contenido de clorofila y a la mayor absorción de nutrientes minerales por el hospedador (**Figura 4.3**), principalmente los de baja movilidad como P (Abdel Latef, 2013; Garg y Singla, 2012). El mayor contenido relativo de agua (CRA) y el contenido de clorofila se reportaron en plantas de arveja colonizadas y expuestas a arsénico, siendo las plantas micorrizadas las que mantuvieron la mayor turgencia y la menor clorosis (Garg y Singla, 2012). La mayor turgencia se relacionó a la acumulación de sacarosa y/o glicina-betaína, así como a un mayor nivel de prolina como consecuencia del ajuste osmótico (Garg y Singla, 2012). Como ocurre en otros casos de plantas sometidas a estrés, las plantas micorrizadas resultan más tolerantes a los MP a través de la activación de los sistemas enzimáticos de defensa antioxidantes (SOD, CAT, POD y APX) (Abdel Latef, 2013; Garg y Singla, 2012).

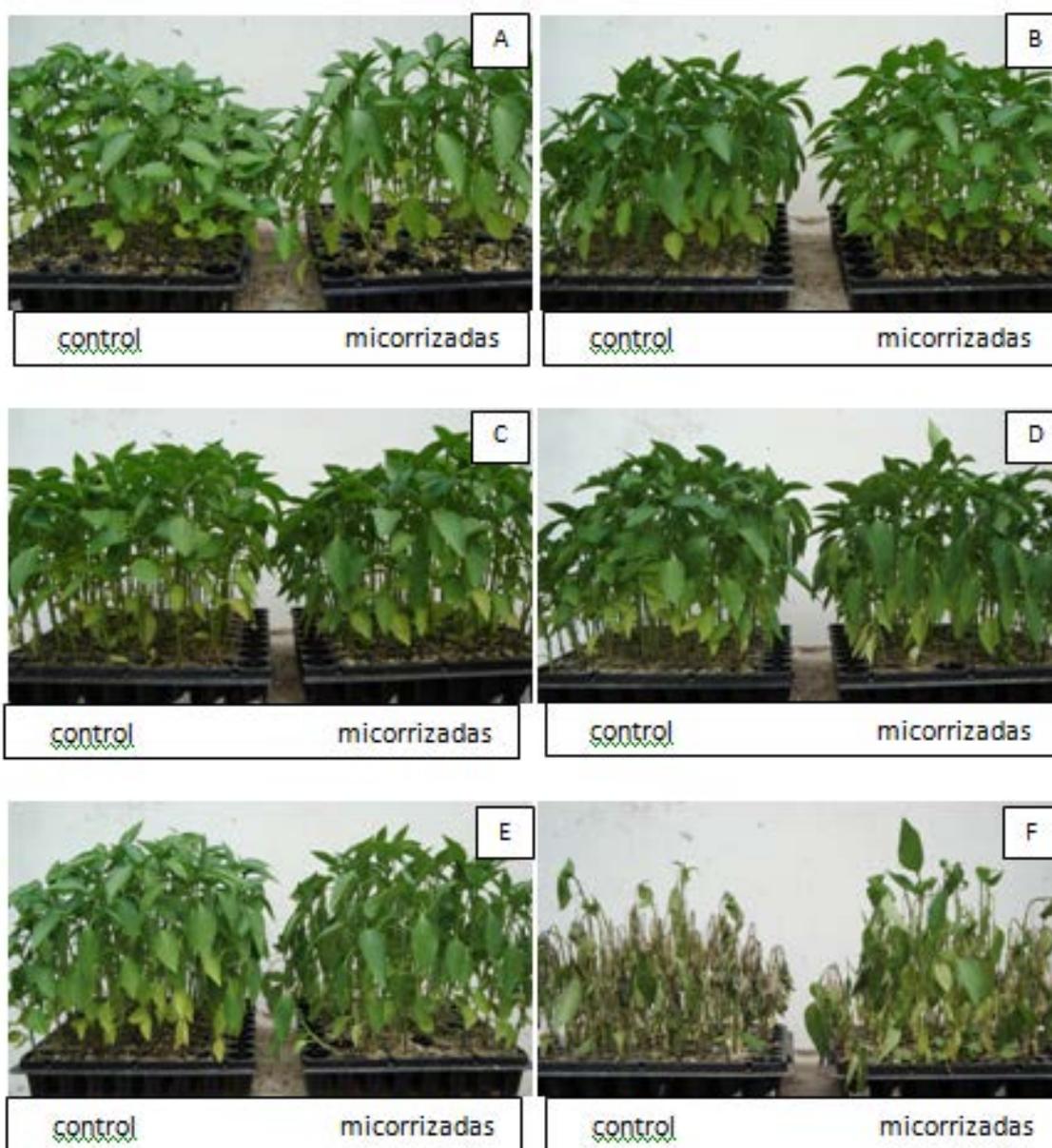


Figura 4.3: Plantas de pimentero cultivadas en presencia de distintas concentraciones de cobre; A: 0 mM; B: 0,25 mM; C: 0,5 mM; D: 1 mM; E: 2 mM y F: 4 mM de $\text{SO}_4\text{Cu} \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, no inoculadas e inoculadas con *Funneliformis mosseae*.

Participación de los hongos micorrícicos frente al estrés térmico

El cambio climático generado principalmente por la producción de las emisiones de gases con efecto invernadero está provocando el aumento de la temperatura del planeta, junto con el derretimiento de los glaciares, el aumento de las precipitaciones y de la frecuencia de eventos meteorológicos extremos. El aumento de las temperaturas ambientales puede relacionarse con el probable efecto en la producción agrícola. Algunos efectos del estrés por calor en las plantas son los siguientes: (I) retraso de la germinación de las semillas y pérdida de vigor, (II) reducción de la biomasa total, (III) inhibición de crecimiento, (IV) quemado de hojas y frutos, (V) senescencia y abscisión foliar, (VI) reducción de la fotosíntesis y la respiración, (VII) decoloración y daño de la fruta (VIII) disminución del rendimiento (IX) lisis celular, y (X) estrés oxidativo por acumulación de ROS (Jahromi et al., 2008; Miransari, 2010). El desarrollo de la simbiosis micorrícica también es afectado por las altas temperaturas. Los HMA reducen la germinación de sus esporas y el desarrollo de sus hifas cuando la temperatura del ambiente supera los 40 °C, mientras que solo disminuyen la colonización de las raíces con temperaturas de más de 30 °C (Gavito et al., 2005), dependiendo de la duración del estrés y la especie de hongo (Zhu et al., 2012). En general, las plantas micorrizadas crecen mejor a altas temperaturas en comparación con las plantas no micorrizadas (Gavito et al., 2005). Sin embargo, Zhu et al. (2012) no informaron diferencias en la biomasa de plantas de maíz inoculadas con *Glomus etunicatum* a alta temperatura. Algunos estudios demuestran el mejor comportamiento como resultado de una alta tasa de fotosíntesis neta, conductancia estomática y eficiencia del PSII (F_v / F_m) en plantas micorrizadas comparadas con aquellas no inoculadas en situaciones de estrés por altas temperaturas, indicando que la simbiosis con HMA puede proporcionar una alta capacidad de intercambio de gases al disminuir las resistencias estomáticas y al aumentar la asimilación de CO₂ y los flujos de transpiración. El aumento en el contenido de clorofila de las plantas micorrizadas y la estabilización de los lípidos que componen las membranas tilacoidales también mejoran la eficiencia fotosintética bajo estrés calórico (Zhu et al., 2012). Entre otros mecanismos importantes que mejoran el estado de los cultivos bajo este tipo de estrés se menciona el aumento de la conductividad hidráulica de la raíz, favoreciendo el equilibrio osmótico y el control de la deshidratación de los tejidos, incrementando así la eficiencia del uso de agua.

Se ha estudiado también el efecto del estrés por frío en plantas micorrizadas, en las cuales la inoculación con HMA indujo tolerancia al frío, atribuido a una mejora de la fotosíntesis, del estado hídrico de las plantas hospedantes y de la síntesis de azúcares, proteínas solubles y prolina (Chen et al., 2013; Liu et al., 2013). Se observa en general que bajo estrés por bajas temperaturas mejora el transporte de agua en las plantas micorrizadas mediado por la actividad de las aquaporinas (canales proteicos en la membrana especializados en el transporte de agua). La mejora en el estado hídrico de la planta contribuye a mejorar el ajuste osmótico, la absorción de nutrientes, el intercambio de gases y la eficiencia fotoquímica del PSII. También se evidenció una mayor actividad de enzimas antioxidantes en las plantas micorrizadas comparadas con la no micorrizadas, expuestas a estrés por frío.

Las micorrizas arbusculares aumentan la tolerancia al estrés biótico

El suelo es un sistema complejo donde la combinación de material mineral, material orgánico, humedad y oscuridad, hacen de éste, un lugar propicio para el crecimiento y la actividad de diferentes grupos de organismos. No obstante, los suelos que carecen de plantas, presentan bajos niveles de carbono y por lo tanto la actividad microbiana también es reducida. Las raíces sintetizan una gran cantidad de exudados con alto contenido de carbono, que sumado a los tejidos que se desprenden por descamaciones, promueven un incremento significativo de la microbiota del suelo (McCully, 1999).

En la rizósfera pueden encontrarse hongos, bacterias, nematodos, virus y algas. Algunos de estos tienen conocida acción benéfica sobre las plantas; otros tienen una acción negativa, y de otros se desconoce el tipo de interacción con el ambiente y el vegetal. En el caso de aquellos que afectan el crecimiento vegetal, existen aquellos que:

- Provocan daño mecánico, como los nematodos, que perforan células con su estilete para alimentarse y en algunos casos laceran tejidos al ingresar con su cuerpo dentro de las raíces.
- Necrosan los tejidos por la actividad de enzimas.
- Ingresan al tejido sin dañarlo, pero consumen nutrientes de la planta parasitada.
- Provocan alteraciones en el crecimiento, como tumores, metaplasia, epinastia e hiponastia.

El resultado del accionar de estos organismos es en principio una reducción en el crecimiento y en la productividad de los cultivos, y en casos más severos la muerte de la planta. La rizósfera es el área donde ocurren la mayor parte de estas interacciones entre plantas y organismos, de allí la importancia que las micorrizas tienen en la protección vegetal (Hirsch et al., 2003). Como fue comentado anteriormente, las plantas micorrizadas presentan ventajas frente a las plantas no micorrizadas, principalmente por la mayor exploración del sustrato, que aumenta las posibilidades de absorción de agua y nutrientes, especialmente aquellos de escasa movilidad y disponibilidad. Este mejor estado nutricional de las plantas micorrizadas, hace que se encuentren en mejores condiciones para hacer frente al ataque de patógenos y a su vez puedan compensar los daños o las pérdidas provocadas por éstos. Más allá de este efecto *preventivo* y *compensatorio* han sido documentadas otras ventajas que presentan las plantas micorrizadas en situaciones de estrés biótico, que involucran mecanismos tales como la regulación de las vías de señalización, la activación de respuestas de defensa y la modificación de las poblaciones de diferentes grupos de organismos en la rizósfera (Pozo et al., 2010).

El efecto de biocontrol más estudiado es la protección contra hongos patógenos de raíces como *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Pythium*, *Verticillium*, *Phytophthora* y *Aphanomyces* (Whipps, 2004) o nemátodos fitoparásitos (Li et al., 2006), en la cual intervienen factores tales como el genotipo

de la planta, el microorganismo involucrado y las condiciones ambientales. Los HMA también afectan significativamente el crecimiento y/o supervivencia de insectos fitófagos. Aunque la simbiosis reduce sistemáticamente los ataques de insectos que se alimentan de raíces, los efectos sobre los insectos de alimentación foliar son más variables. El efecto parece depender del insecto, estilo de vida y grado de especialización. Los HMA reducen la incidencia de los insectos masticadores, mientras que la alimentación con savia o insectos especializados muestra un aumento en el rendimiento en plantas micorrizadas. (Pozo et al., 2010). Sumado a los mecanismos antes mencionados, la aplicación de los HMA para el control de patógenos resulta promisorio, debido a su amplia distribución en los agroecosistemas.

Efecto de los exudados radiculares

Las raíces segregan un amplio espectro de compuestos de bajo peso molecular cuya composición depende de la especie, el estado de desarrollo, las características del suelo, la actividad microbiana, etc. Estos compuestos pueden participar en procesos de señalización entre las plantas y los organismos del entorno (incluidos los microorganismos), como se mencionó en el capítulo 2, actuando como barrera química frente al ataque de bacterias, insectos, hongos y nematodos, y en procesos benéficos como moduladores de las interacciones con microorganismos simbióticos (Cameron et al., 2013). El ataque de las plantas por un agente biológico desencadena una secuencia compleja de eventos bioquímicos y citológicos de reconocimiento, en condiciones ambientales adecuadas, para que se genere la enfermedad. Los HMA comparten mecanismos de interacción con la planta, similares a los que establecen patógenos biotrofos, en los que los exudados radiculares juegan un papel clave (Smith y Read, 2008). La mayor parte de los compuestos químicos que forman parte de los exudados radiculares son metabolitos secundarios, con preponderancia de compuestos fenólicos (flavonoides, ácidos fenólicos) como así también ácidos orgánicos, azúcares simples y aminoácidos (Steinkellner et al., 2007; Lioussanne et al., 2008). Se ha comprobado que la composición de los exudados de las raíces micorrizadas difiere cualitativamente y cuantitativamente del de las raíces no micorrizadas. Es así que se observó que a lo largo del ciclo de vida de una planta micorrizada el patrón de flavonoides varía drásticamente. Dependiendo del tipo de compuestos disponibles en dichos exudados su respuesta puede ser tal que estimulen o supriman a distintos microorganismos rizosféricos (Panka et al., 2013). Esas modificaciones en los exudados radiculares, particularmente los ácidos fenólicos, alteran también la comunicación entre hospederos y hospedantes, disminuyendo la tasa de infección o incidencia. Los aminoácidos liberados de las raíces también afectan a los microorganismos que habitan en la rizósfera, ya sea que pueden servir como fuente de nutrientes o suprimir (limitar) su crecimiento (Hao et al., 2011). Los exudados de raíces de plantas colonizadas por HMA provocan la inhibición de la esporulación de hongos patógenos. Varias especies de HMA del género *Glomus* al ser inoculadas en almácigo, son capaces de reducir el ataque combinado de hongos de suelo (*Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora* y *Rhizoctonia*). Además, la resistencia de las plantas micorrizadas se incrementa a través de una mayor expresión de las proteínas relacionadas con la patogénesis como también la

acumulación de fitoalexinas (Ren et al., 2015). Un estudio reveló que la penetración del nematodo *Meloidogyne incognita* se redujo en tomates micorrizados y que los exudados de raíces micorrizadas contribuyeron a este proceso, debido a un efecto negativo sobre el nematodo y su motilidad en el suelo. La modificación de los exudados radiculares también provoca cambios en la población total y en los grupos funcionales de los microorganismos presentes. En muchos casos se favorece el desarrollo de microorganismos antagonistas de patógenos, generando una barrera de bioprotección para la planta (Vos et al., 2012).

Producción de sustancias fúngicas

El micelio extrarradicular de las micorrizas también libera una serie de compuestos que tienen un efecto supresor y/o estimulante en el sustrato circundante. Filión et al. (1999), reportaron la estimulación del crecimiento de *Pseudomonas chlororaphis* y *Trichoderma harzianum* por exudados de los hongos formadores de MA, mientras que la germinación de conidios de *Fusarium oxysporum* f. sp. *chrysanthemi* se redujo y el crecimiento de *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* no se vio afectado. Otra evidencia clara de este mecanismo de acción fue demostrada por St-Arnaud et al. (1997) quienes cultivaron plantas de clavel (*Dianthus caryophyllus*), familia *Caryophyllaceae* (especie que no forma micorrizas arbusculares), en un sustrato infestado de *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* y observaron que si las plantas de clavel eran cultivadas junto a plantas de *Tagetes patula* inoculadas y no inoculadas con *Glomus intraradices*, el micelio proveniente de las raíces colonizadas que se extendió en el sustrato tuvo un efecto supresor en *Fusarium*. La sobrevivencia de las plantas en presencia de micorrizas se duplicó, la severidad de los daños fue menor y el número de propágulos del patógeno al final del ciclo del clavel fue menor.

Competición por espacio y fuente carbonada

El crecimiento de los hongos micorrícicos y el de muchos organismos fitopatógenos depende de los fotosintatos provistos por la planta huésped, por lo que existe una competencia por la captación de éstos. Cuando los HMA colonizan las raíces de forma temprana, la mayor demanda de carbono puede inhibir el crecimiento de los patógenos (Larsen y Bødker, 2001). Es por este motivo que se ha sugerido que la competencia por nutrientes, especialmente carbono, es la principal causa del efecto de biocontrol mediado por HMA (Jung et al., 2012). Del mismo modo, existe una competencia por el sitio, ya que al igual que los hongos formadores de micorrizas arbusculares muchos patógenos tienen un crecimiento inter e intracelular en el vegetal (Pozo et al., 2010). Una investigación llevada adelante utilizando inmunomarcadores, demostró que en plantas micorrizadas de tomate que fueron posteriormente inoculadas con *Phytophthora nicotianae*, hubo una reducción del crecimiento de las hifas del patógeno en aquellas porciones de tejido que estaban micorrizadas. Si bien el crecimiento de un

microorganismo no excluyó al otro, se observó que en los sectores de tejido que contenían arbuscúlos la necrosis provocada por el patógeno disminuía significativamente (Cordier et al., 1996). En plantas de tomate y pimiento micorrizadas con *Glomus intraradices* e infectadas con *Nacobbus aberrans*, la colonización micorrícica fue significativamente mayor que en plantas no infectadas, sugiriendo que la colonización temprana de las raíces por los HMA interfiere con la penetración de los nematodos (Marro et al., 2014; Ruscitti, et al., 2019). En plantas de tomate infectadas con *Nacobbus aberrans*, la inoculación con *G. intraradices* mostró un efecto benéfico al reducir el número de agallas en las raíces y disminuir la reproducción del nematodo (Lax et al., 2011; Garita et al., 2019). El mayor volumen radicular de las plantas colonizadas por el hongo *Funneliformis mosseae*, parece compensar el menor crecimiento radicular de plantas infectadas con nematodos endoparásitos migratorios (Elsen et al., 2003). Este efecto es dependiente de la especie de nematodo, el HMA y la planta, ya que el aumento en la ramificación de las raíces podría tener un impacto negativo en la planta hospedadora debido a un aumento en los sitios potenciales de infección.

Inducción de resistencia

El ingreso de los hongos micorrícicos en las raíces puede provocar una respuesta de defensa donde se desencadena una serie de cambios bioquímicos que pueden darse a nivel local o de forma sistémica. La micorrización provoca una reacción en la planta, en la que proteínas vinculadas a la patogénesis son secretadas en los espacios intercelulares, incluyendo un incremento en la síntesis de enzimas hidrolíticas, como quitinasa y β -1,3-glucanasa (El-Khallal, 2007), así como enzimas asociadas con la síntesis de compuestos fenólicos, fitoalexinas y barreras estructurales como la lignificación de las paredes celulares (Guillon et al., 2002). Estudios recientes determinaron que dichas respuestas ocurren más rápidamente en plantas micorrizadas comparadas con las no micorrizadas ante el ataque de patógenos, lo que actuaría a modo de Resistencia Sistémica Inducida, preparando a la planta para enfrentar nuevos ataques (Pozo et al., 2010). La rápida inducción o mayor activación de las respuestas de defensa tras la colonización por un agente biológico externo se denomina “priming” o “potenciación”.

La Resistencia Sistémica Inducida por HMA es importante en el control de patógenos foliares, comedores de hojas y necrótrofos, e involucra el incremento en los niveles de ácido jasmónico (AJ) que actúa como molécula señal. En un trabajo publicado por Klopffholz et al. (2011) se determinó que el hongo *Glomus intraradices* secreta una proteína que parece atenuar el sistema de defensa de la planta y promover el estado biotrófico del hongo ya que éste necesita mantener a su hospedante vivo para su supervivencia. Los organismos biotrófos deben evitar la elicitación masiva de respuestas de defensa, que no solamente pueden matar al patógeno, sino también al hospedante. En las interacciones simbióticas, se ha podido determinar que se presentan fluctuaciones de los niveles de ROS en etapas tempranas del establecimiento de la simbiosis compatible tanto en rizobios como en HMA, acompañado por la emisión de señales moleculares como la producción de flavonoides en leguminosas y estrigolactonas y factores Myc (disparadores o activadores de las

respuestas simbióticas) en plantas micorrizadas en células cercanas a aquellas colonizadas, lo cual sugiere que éste puede ser un mecanismo de control de la colonización (Fester y Hause, 2005). El estrés biótico también provoca un desequilibrio en la producción de ROS. Las ROS, como el radical superóxido (O_2^-), el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y el radical hidroxilo (OH), ocurren normalmente en el metabolismo celular; sin embargo, bajo condiciones de estrés, su producción puede aumentar provocando la oxidación de lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Las plantas micorrizadas incrementan la actividad de enzimas antioxidantes como la peroxidasa, catalasa y superóxido dismutasa, para contrarrestar el daño oxidativo (Lambais et al., 2003). Con respecto a la interacción del HMA con *Meloidogyne incognita* (una especie de nematodo fitoparásito), se pudo determinar en las plantas micorrizadas con *Glomus mosseae* e infectadas con el nematodo, una reducción de la infección y una mayor expresión de genes de defensa, sugiriendo que la ruta de síntesis de fenilpropanoides y el metabolismo de las ROS son cruciales en la inducción de la resistencia inducida contra nematodos (**Figura 4.4**) (Vos et al., 2013).

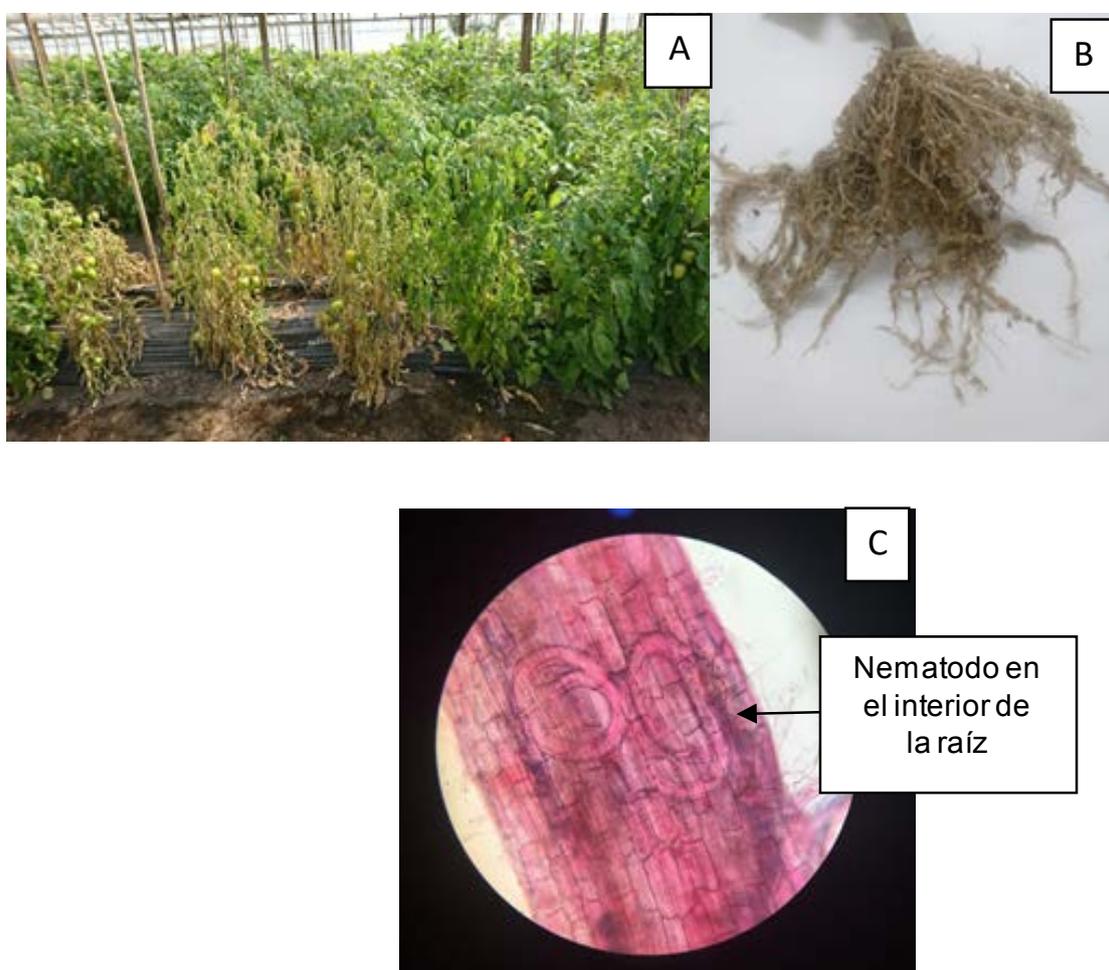


Figura 4.4: Plantas de tomate infectadas con *Nacobbus aberrans* (A). Raíces de tomate con agallas producidas por el nematodo (B). Raíces de tomate inoculadas con *Funneliformis mosseae* e infectadas por el nematodo (C).

Referencias

- Abbaspour, H., Saeid-Sar, S., Afshari, H., y Abdel-Wahhab, M. A. (2012). Tolerance of mycorrhiza infected Pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings to drought stress under glasshouse conditions. *Journal of Plant Physiology*, 169, 704-709.
- Abdel Latef, A. A. (2013). Growth and some physiological activities of pepper (*Capsicum annum* L.) in response to cadmium stress and mycorrhizal symbiosis. *Journal of Agricultural Science Technology*, 15, 1437-1448.
- Abdel Latef., A. A., y Chaoxing, H. (2014). Does the inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants? *Journal of Plant Growth Regulation*, 33, 644-653.
- Abdelmoneim, T. S., Moussa, T. A., Almaghrabi, O. A., y Abdelbagi, I. (2014). Investigation the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the tolerance of maize plant to heavy metals stress. *Life Science Journal*, 11(4), 255-263.
- Ahmad, P., Abdul Latef, A. A., Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Gucel, S., y Tran, L. S. P. (2016). Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. *Frontiers in Plant Science*, 7, 347
- Alvarado, C. J., Dasgupta-Schubert, N., Ambriz, E., Sánchez-Yañez, J. M. y Villegas, J. (2011). Hongos micorrízicos arbusculares y la fitorremediación de plomo. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 27(4), 357-364.
- Amiri, R., Nikbakht, A., y Etemadi, N. (2015). Alleviation of drought stress on rose geranium (*Pelargonium graveolens* (L.) Herit.) in terms of antioxidant activity and secondary metabolites by mycorrhizal inoculation. *Scientia Horticulturae*, 197, 373-380.
- Asrar, A. W., y Elhindi, K. M. (2011). Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes erecta*) Plants by using arbuscular mycorrhizal fungi. *Saudi. Journal of Biology Science*, 18, 93-98.
- Augé, R. M., Toler, H. D., Saxton, A. M. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25, 13-24.
- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (2008). *Fundamentos De Fisiología Vegetal (2ª ED.)* Ed. S.A. MCGRAW-HILL / Interamericana De España.
- Azcón-Aguilar, C., y Barea, J. (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6(6), 457-464.
- Azcón, R., Ambrosano, E., y Charest, C. (2003). Nutrient acquisition in mycorrhizal lettuce plants under different phosphorus and nitrogen concentration. *Plant Science*, 165, 1137-1145.
- Barea, J. M., Pozo, M. J., Azcón, R., y Azcón-Aguilar, C. (2005). Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56(417), 1761-1778.
- Barea, J. M., Pozo, M. J., y Azcón-Aguilar, C. (2016). Significado y aplicación de las micorrizas en Agricultura. *Agricultura*, 746-751.
- Baslam, M., Esteban, R., García-Plazaola, J.I., y Goicoechea, N. (2013). Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) for inducing the accumulation of major carotenoids, chlorophylls

- and tocopherol in green and red leaf lettuces. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97, 3119-3128.
- Beltrano, J., Ruscitti, M., Arango, M. C., y Ronco, M. (2013). Effects of arbuscular mycorrhiza inoculation on plant growth, biological and physiological parameters and mineral nutrition in pepper grown under different salinity and p levels. *Journal of Soil Science of Plant Nutrition*, 13, 123-141.
- Benabdellah, K., Abbas, Y., Abourouh, M., Aroca, R., y Azcón, R. (2011). Influence of two bacterial isolates from degraded and non-degraded soils and arbuscular mycorrhizae fungi isolated from semi-arid zone on the growth of *Trifolium repens* under drought conditions: Mechanisms related to bacterial effectiveness. *European Journal of Soil Biology*, 47, 303-309.
- Blanco, F., y Salas, E. (1997). Micorrizas en la agricultura: contexto mundial e investigación realizada en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 21(1), 55-67.
- Bolan, N. S, Robson, A. D., y Barrow, N. J. (1987). Effects of VAM on the availability of iron phosphates to plants. *Plant Soil*, 22, 401-410.
- Borde, M., Dudhane, M., y Jite, P. (2012). Growth, water use efficiency and antioxidant defense responses of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Allium sativum* L. under drought stress condition. *Annals of Plant Sciences*, 1(1), 6-11.
- Cameron, D. D., Neal, A. L., van Wees, S. C., y Ton, J. (2013). Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *Trends in plant science*, 18, 539-545.
- Cordier, C., Gianinazzi, S., y Gianinazzi-Pearson, V. (1996). Colonisation patterns of root tissues by *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* related to reduced disease in mycorrhizal tomato. *Plant Soil*, 185, 223-232.
- Chen, S., Jin, W., Liu, A., Zhang, S., Liu, D., Wang, F., Lin, X., y He, C. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 160, 222-229
- Clemens, S. (2001). Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta*, 212, 475-486.
- Doubková, P., Vlasáková, E., y Sudová, R. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil. *Plant Soil*, 370, 149-161.
- Drzewiecka, K., Mleczek, M., Waškiewicz, A., y Goliński, P. (2012) Oxidative stress and phytoremediation. In: Ahmad P, Prasad MNV (eds.) *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability*. Springer Science+Business Media, LLC, 425-449.
- El-Khallal, S. M. (2007). Induction and modulation of resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt disease by bioagent fungi (arbuscular mycorrhiza) and/or hormonal elicitors (jasmonic acid and salicylic acid): 2-changes in the antioxidant enzymes, phenolic compounds and pathogen related-proteins. *Australian Journal of Basic Applied Science*, 1(4), 717-732.
- Elsen, A., Baimey, H., Swennen, R., y De Waele, D. (2003). Relative mycorrhizal dependency and mycorrhiza- nematode interaction in banana cultivars (*Musa* spp.) differing in nematode susceptibility. *Plant Soil*, 256, 303-313.

- Evelin, H., Giri, B., Kapoor, R. (2012) Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza*, 22, 203-217.
- Fester, T., y Hause, G. (2005). Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots. *Mycorrhiza*, 15, 373-379.
- Gamalero, E., Lingua, G., Berta, G., y Glick, B. R. (2009) Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Canadian Journal of Microbiology*, 55, 501-514.
- García-Sánchez, M., Palma, J. M., Ocampo, J. A., García-Romera, I., y Aranda, E. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress induced by ADOR and enhance antioxidant responses of tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 171, (6), 421-428.
- Garg, N., y Singla, P. (2012). The role of *Glomus mosseae* on key physiological and biochemical parameters of pea plants grown in arsenic contaminated soil. *Scientia Horticulturae*, 143, 92-101.
- Garita, S., Bernardo, V., Guimaraes, M., Arango, C., y Ruscitti, M. (2019). Mycorrhization and grafting improved the growth of tomato and decrease the population of *Nacobbus aberrans*. *Revista Ciência Agronômica* ISSN 1806-6690. En prensa
- Gaur, A. y Adholeya, A. (2004). Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Current Science*, 86, 528–534.
- Gavito, M. E., Rouhier, H., Olsson, P. A., Medina, P. A., Jakobsen, I., Bago, B., y Azcón, A. C. (2005). Temperature constraints on the growth and functioning of root organ cultures with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 168, 179-188.
- Gill, S. S., Gill, R., Trivedi, D. K., Anjum, N. A., Sharma, K. K., Sharma, K. K., Ansari, M. W., Ansari, A. A., Johri, A. K., Prasad, R., Pereira, E., Varma, A., y Tuteja, N. (2016). *Piriformospora indica*: potential and significance in plant stress tolerance. *Frontiers in Microbiology*, 7, 332.
- González-Chávez, M. C., Carrillo-Gonzalez, R., Wright, S. F., y Nichols, K. A. (2004). The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution*, 130, 317-323.
- Guillon C., St-Arnaud M., Hamel C., y Jabaji-Hare S. (2002). Differential and systemic alteration of defence-related gene transcript levels in mycorrhizal bean plants infected with *Rhizoctonia solani*. *Canadian Journal of Botany*, 80(3), 305-315.
- Hajiboland, R. (2013). Role of arbuscular mycorrhiza in amelioration of salinity. In: Ahmad P, Azooz MM, Prasad MNV (eds) *Salt stress in plants: signalling, omics and adaptations*. Springer, New York, 301-354
- Hameed, A., Egamberdieva, D., Abd_Allah, E. F., Hashem A., Kumar, A., y Ahmad, P. (2014). Salinity stress and arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. In: M. Miransari (Ed.), *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*, Volume 1, DOI: 10.1007/978-1-4614-9466-9-7, © Springer Science+Business Media New York, 139-159.

- Hao, L., Thein, M., Brust-Mascher, I., Civelekoglu-Scholey, G., Lu, Y., Acar, S., Prevo, B., Shaham, S., y Scholey, J. M. (2011). Intraflagellar transport delivers tubulin isotypes to sensory cilium middle and distal segments. *Nature Cell Biology*, 13, 790-798.
- Herrera-Medina, M. J., Steinkellner, S., Vierheilig, H., Ocampo, J. A., García-Garrido, J. M. (2007). Abscisic acid determines arbuscule development and functionality in the tomato arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 175, 554-564.
- Hirsch, A. M., Bauer, W. D., Bird, D. M., Cullimore, J., Tyler, B., y Yoder, J. I. (2003). Molecular signals and receptors: controlling rhizosphere interactions between plants and other organisms. *Ecology*, 84, 858-868.
- Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2008) Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecology*, 55, 45-53.
- Jung, S. C., Martínez-Medina, A., López-Ráez, J. A., y Pozo, M. A. (2012). Mycorrhiza induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*, 38(6), 651-664
- Kloppholz, S., Kuhn, H., y Requena, N. (2011). A secreted fungal effector of *Glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy. *Current Biology*, 21, 1204-1209.
- Konno, H. T., Nakato, S., y Nakashima, K. K. (2005). *Lygodium japonicum* fern accumulates copper in the cell wall pectin. *Journal of Experimental Botany*, 56, 1923-1931.
- Kramer, U. (2005). Phytoremediation: novel approaches to cleaning up polluted soils. *Current Opinion Biotechnology*, 16, 133-141.
- Lambais, M., F. Rãos-Ruiz, W. M., y Andrade, R. (2003). Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 160, 421-428.
- Larsen, J., Bødker, L. (2001). Interactions between pea root-inhabiting fungi examined using signature fatty acids. *New Phytologist*, 149, 487-493
- Lax, P., Becerra, A., Soteras, F., Cabello, M., y Doucet, M. E. (2011). Effect of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans* in tomato plants. *Biology and Fertility of Soils*, 47, 591-597.
- Li, H. Y., Yang, G. D., Shu, H. R., Yang, Y. T., Ye, B. X., Nishida, I., y Zheng, C. C. (2006). Colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the rootknot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr.), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3. *Plant Cell Physiology*, 47, 154-163.
- Lioussanne, L., Jolicoeur, M., y St-Arnaud, M. (2008). Mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices* and development stage of transformed tomato roots significantly modify the chemotactic response of zoospores of the pathogen *Phytophthora nicotianae*. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2217-2224.
- Liu, Z. L., Li, Y. J., Hou, H. Y., Zhu, X. C., Rai, V., He, X. Y., y Tian, C. J. (2013). Differences in the arbuscular mycorrhizal fungi improved rice resistance to low temperature at two N levels: Aspects of N and C metabolism on the plant side. *Plant Physiology Biochemistry*, 71, 87-95.

- López-Ráez, J. A., Verhage, A., Fenández, I., García, J. M., Azcón-Aguilar, C., Flors, V., y Pozo, M. J. (2010). Hormonal and transcriptional profiles highlight common and differential host responses to arbuscular mycorrhizal fungi and the regulation of the oxylipin pathway. *Journal of Experimental Botany*, 61, 2589-2601.
- Malekzadeh, E., Alikhani, A. H., Savaghebi-Fioozabadi, R. G., y Zarei, M. (2011) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and an improving growth bacterium on Cd uptake and maize growth in Cd-polluted soils. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 9, 1213-1223.
- Mantri, N., Patade, V., Penna, S., Ford, R., y Pang, E. (2012). Abiotic stress responses in plants: present and future. In *Abiotic stress responses in plants 1-19*. Springer, New York, NY.
- Marro, N., Lax, P., Cabello, M., Doucet, M. E., y Becerra, A. G. (2014). Use of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus intraradices* as Biological Control Agent of the Nematode *Nacobus aberrans* Parasitizing Tomato. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 57(5), 668-674.
- Marulanda, A., Azcón, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* L. plants under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 119, 526-533.
- McCully, K., Leiper, C., Sanders, T., y Griffin, E. (1999). The Effects of Peripheral Vascular Disease on Gait. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 54(7), 291-294.
- Miransari, M. (2010). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Review. Plant Biology*, 12, 563-569.
- Muthukumar, T., Priyadharsini, P., Eswaranpillai, U., Jaison, S., y Pandey, R. (2014). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of acidity stress on plant growth. In book: *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses*, 1(3), 43-72. Publisher: Springer, New York, Editors: M. Miransari.
- Nadeem, S. M., Ahmad, M., Zahir, Z. A., Javid, A., y Ashraf, M. (2014). The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Research review paper. Biotechnology Advances*, 32, 429-448.
- Orlowska, E., Ryszka, P., Jurkiewicz, A., y Turnau, K. (2005). Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) strains in colonisation of plants involved in phytostabilisation of zinc wastes. *Geoderma*, 129, 92-98.
- Ouziad, F., Hidebrandt, U., Schmelzer, E., y Bothe, H. (2005). Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *Journal of Plant Physiology*, 162, 634-649.
- Panka, D., Piesik, D., Jeske, M., y Baturó-Ciesniewska, A. (2013). Production of phenolics and the emission of volatile organic compounds by perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.)/*Neotyphodium lolii* association as a response to infection by *Fusarium poae*. *Journal of Plant Physiology*, 170, 1010-1019.

- Porcel, R., Aroca, R., Azcón, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2006). PIP aquaporin gene expression in arbuscular mycorrhizal *Glycine max* and *Lactuca sativa* plants in relation to drought stress tolerance. *Plant Molecular Biology*, 60, 389-404.
- Pozo, M. J., Jung, S. C., López-Ráez, J. A., y Azcón-Aguilar, C. (2010) Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress: The role of plant defence mechanisms. In: H. Koltai and Y. Kapulnik (eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, 193–207. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Rapparini, F., y Peñuelas, J. (2014). Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. In: Miransari M (ed.) *Use of microbes for the alleviation of soil stresses*, Vol. 1, Springer Science+Business Media NY, 21-42.
- Ren, L., Zhang, N., Wu, P., Huo, H., Xu, G., y Wu, G. (2015). Arbuscular mycorrhizal colonization alleviates *Fusarium* wilt in watermelon and modulates the composition of root exudates. *Plant Growth Regulation*, 77, 77-85
- Rohyadi, A. (2008). Growth Responses of External Hyphae of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Acidic Soil Conditions and their Effects on Cowpea Growth. *Microbiology Indonesia*, 2 (1), 22-26.
- Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza*, 13(6), 309-317.
- Ruiz-Lozano, J. M., Porcel, R., y Aroca, R. (2006). Does the enhanced tolerance of arbuscular mycorrhizal plants to water deficit involve modulation of drought-induced plant genes? *New Phytologist*, 171, 693-698.
- Ruíz-Sánchez, M., Aroca, R., Muñoz, Y., Armada, E., Polón, R., y Ruiz-Lozano, J. M. (2010). The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 167, 862-869.
- Ruscitti, M., Arango, M., Ronco, M., y Beltrano, J. (2011). Inoculation with mycorrhizal fungi modifies proline metabolism and increases chromium tolerance in pepper plants (*Capsicum annum* L.). *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 23, 15-25.
- Ruscitti, M., Arango, C., Garita, S., Bernardo, V., y Ripodas, J. (2019). Use of arbuscular mycorrhizae for phytoparasitic nematodes control and growth promotion in pepper plants. II International Symposium Mycorrhizal Symbiosis in South America. March 6th - 8th, San Carlos de Bariloche, Argentina. Abstracts Book p 48.
- Sanchez-Blanco, M. J., Ferrandez, T. M., Morales, A., Morte, A., y Alarcon, J. J. (2004). Variations in water status, gas exchange, and growth in *Rosmarinus officinalis* plants infected with *Glomerus deserticola* under drought conditions. *Journal of Plant Physiology*, 161, 675-682.
- Shalaby, A. M. (2003). Responses of arbuscular mycorrhizal fungal spores isolated from heavy metal-polluted and unpolluted soil to Zn, Cd, Pb and their interactions in vitro. *Pakistan Journal of Biological Science*, 6(16), 1416-1422.
- Siqueira, J. O., y Franco, A. A. (1988). *Biotecnología do solo. Fundamentos e Perspectiva*. MEC-ESAL-FAEPE-ABEAS. Brasília, D. F. 235 p.

- Smith, S., y Read, D. (2008). Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhiza. London: Academic Press. *Mycorrhizal Symbiosis*, 42-90.
- St-Arnaud, M., Vimard, B., Fortin, J. A., Hamel, C., y Caron, M. (1997). Inhibition of 1997) *Fusarium oxysporum* f-sp. *dianthi* in the non-VAM species *Dianthus caryophyllus* by co-culture with *Tagetes patula* companion plants colonized by *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Botany*, 75(6), 998-1005.
- Steinkellner, S., Lenzemo, V., Langer, I., Schweiger, P., Khaosaad, T., Toussaint, J. P., y Vierheilig, H. (2007). Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions. *Molecules*, 12(7), 1290-306.
- Strullu, D. G. Perrin, R., Plenchette, C., y Garbaye, J. (1991). Les mycorrhizes des arbres et plantes cultivées. Technique et Documentation. Lavoisier. Paris. 249 p.
- Suri, V. K., Choudhary, A. K., Chander, G., y Verma, T. S. (2011). Influence of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Applied Phosphorus on Root Colonization in Wheat and Plant Nutrient Dynamics in a Phosphorus-Deficient Acid Alfisol of Western Himalayas. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 42(10), 1177-1186.
- Taiz, L., y Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology*. 3rd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA.
- Vos, C., Claerhout, S., Mkandawire, R., Panis, B., De Waele, D., Elsen, A. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi reduced root-knot nematode penetrations through altered root exudation of their host. *Plant Soil*, 354, 335-345.
- Vos, C., Schouteden, N., Tuinen, D., Van Chatagnier, O., Elsen, A., Waele, D. D., de Panis, B., y Gianinazzi-Pearson, V. (2013). Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, 45-54.
- Wei, L., Luo, Ch., Li, X., y Shen, Z. (2008). Copper accumulation and tolerance in *Chrysanthemum coronarium* L. and *Sorghum sudanense* L. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 55, 238-246.
- Whipps, J. (2004). Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1198-1227.
- Wu, Q. S., y Xia, R. X. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, 163(4), 417-425.
- Wu, Q. S., y Zou, Y. N. (2010). Beneficial roles of arbuscular mycorrhizas in citrus seedlings at temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 125, 289-293.
- Yang, Y., Tang, M., Sulpice, R., Chen, H., Tian, S., y Ban, Y. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi alter fractal dimension characteristics of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings through regulating plant growth, leaf water status, photosynthesis, and nutrient concentration under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 3, 612-625.
- Yano, K., y Takaki, M. (2005). Mycorrhizal alleviation of acid soil stress in the sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Soil Biology and Biochemistry*, 1569-1572.

- Yooyongwech, S., Samphumphuang, T., Tisarum, R., Theerawitaya, C., y Cha-um, S. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved water deficit tolerance in two different sweet potato genotypes involves osmotic adjustments via soluble sugar and free proline. *Scientia Horticulturae*, 198, 107-117.
- Zhu, X. C., Song, F. B., Liu, S. Q., Liu, T. D., y Zhou, X. (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant Soil Environmental*, 58, 186-191

Los autores

Coordinadores

Saparrat, Mario Carlos Nazareno

Dr. en Ciencias Naturales, Lic. en Biología orientación Botánica, Fac. de Cs. Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata (UNLP). Profesor Titular UNLP en la Cátedra de Botánica Sistemática I (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP).y Profesor Adjunto UNLP en la Cátedra Microbiología Agrícola (Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP). Docente Investigador UNLP Categoría II. Investigador Independiente CONICET en el Instituto de Fisiología Vegetal INFIVE CONICET-UNLP. Especialista en Docencia Universitaria, UNLP. Vicepresidente de la Asociación Micológica Carlos Spegazzini. Editor Asociado de Darwiniana Nueva Serie. Coordinador de la Comisión Asesora Honoraria de Ciencias Agrícolas, Producción y Salud Animal de la CICPBA.

Mail: masaparrat@fcnym.unlp.edu.ar

Ruscitti, Marcela

Ingeniera Forestal de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Máster en Gestión y Planificación del Medio Ambiente y los Recursos Naturales de la Universidad Politécnica de Madrid (UPM), Doctora de la Facultad de Ciencias Exactas, área Ciencias Biológicas (UNLP). Jefe de trabajos prácticos del curso de Fisiología Vegetal de la FCAyF – UNLP. Profesor Adjunto del curso de Fisiología Vegetal, Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales, Universidad Nacional del Noroeste de la provincia de Buenos Aires (ECANA – UNNOBA). Docente Investigador categoría II del Programa de Incentivos UNLP. Directora de Proyectos de Investigación que estudian la participación de las micorrizas arbusculares asociadas a distintas especies vegetales, en situaciones de estrés biótico y abiótico. Directora de tesis de grado y de posgrado en la temática del uso de bioinsumos (micorrizas arbusculares, hongos nematófagos, trichoderma, bacterias) y biotécnicas (fitorremediación) como alternativa sustentable de producción en situaciones de estrés.

Mail: marcelaruscitti@gmail.com

Arango, María Cecilia

Ingeniera Agrónoma de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Magister en Protección Vegetal (FCAyF, UNLP). Jefa de trabajos prácticos ordinaria del curso Bioquímica y Fitoquímica de las carreras de Ingeniería Agronómica y Forestal, UNLP. Docente-investigadora del Departamento de Ciencias Exactas de la FCAyF, en el área de Fisiología y Bioquímica Vegetal. Co-Director del proyecto perteneciente al programa de incentivos de la UNLP “Sustentabilidad de sistemas productivos intensivos. Prácticas de bajo impacto ambiental para disminuir el efecto del estrés biótico y abiótico”.

Mail: mcecilia_arango@hotmail.com.ar

Autores

Abarca, Camila

Licenciada en Biología orientación Botánica, FCNyM, UNLP. Ayudante Diplomada en Botánica Sistemática II, FCNyM, UNLP. Becaria Doctoral CONICET.

Mail: camila.abrc@gmail.com

Balatti, Pedro Alberto

Ph.D. Plant Pathology, University of Missouri, Columbia, USA. Ingeniero Agrónomo, Fac. Cs. Agrarias y Forestales, UNLP. Profesor Titular Ordinario en la Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, UNLP, en las Cátedras: Microbiología Agrícola y Fitopatología. Docente Investigador UNLP Categoría I. Investigador Principal de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CICPBA). Vicepresidente de la CICPBA. Director Interino del Centro de Investigaciones en Fitopatología CIDEFI, UNLP-CICPBA. Miembro titular de la Comisión de Extensión e Investigación de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la UNLP (Periodo 2018-2022).

Mail: pbalatti@gmail.com

Bernardo, Valeria

Ingeniera Agrónoma de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Becaria doctoral de la Comisión de Investigaciones Científicas (CICBA). Desarrolla su trabajo en el Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE-CONICET-UNLP) y su tema de investigación es sobre el uso de bioinsumos (micorrizas arbusculares, hongos nematófagos, bacterias) como alternativa sustentable de producción en situación de estrés en cultivos hortícolas causado por nematodos fitoparásitos. Participa de proyectos de investigación, actividades de capacitación y extensión y en la formación de recursos humanos.

Mail: valebernardo35@gmail.com

Colombo, Roxana Paula

Licenciada en Cs Biológicas, FCEyN, UBA. Doctora de la Universidad de Buenos Aires en Cs. Biológicas. Investigadora asistente CONICET. Lugar de trabajo en el Laboratorio de Microbiología del Suelo, FCEyN, UBA. Jefa de trabajos prácticos (PRIDIUN) del Dep de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN, UBA. Ayudante en la materia “Gestión y recuperación de suelos”, Lic en Cs Ambientales, UNDAV. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Association in Genetically Modified Drought-Tolerant Corn. (J env qual 2016). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in soil from the Pampa Ondulada, Argentina, assessed by pyrosequencing and traditional techniques. (Can J microbiol 2014). Differential effects of two strains of Rhizophagus intraradices on dry biomass and essential oil yield and composition in *Calamintha nepeta* (Rev argent microbiol 2013). Investigador responsable del PICT (AN-PCyT): Consorcios planta-HMA para biorremediación de suelos.

Mail: roxanacolombo@hotmail.com

Elíades, Lorena Alejandra

Licenciada en Biología orientación Ecología, FCNyM, UNLP. Doctora en Cs. Naturales, FCNyM. Ayudante Diplomada Botánica Sistemática I, FCNyM, UNLP. Docente-Investigadora categoría III, UNLP. Investigadora Adjunta CONICET. Vicedirectora Instituto de Botánica Spegazzini, FCNyM, UNLP, CIC. Alkalophilic and alkali-tolerant soil fungi from *Celtis tala* and *Scutia buxifolia* forests in eastern Buenos Aires province (Argentina) 2011, Preliminary data on growth and enzymatic abilities of soil fungus *Humicolopsis cephalosporioides* at different incubation temperatures 2015, Combinación de hongos movilizadores y solubilizadores de P con rocas fosfóricas y materiales volcánicos (cenizas y pumicitas) para la promoción de crecimiento de plantas de Lechuga (*Lactuca sativa* L.) 2017

Mail: lorenaeliades@yahoo.com

Garita, Sebastián Andrés

Ingeniero Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Magister en Fitotecnia por la Universidade Federal do Ceará. Docente adscripto en el curso de fisiología vegetal de FCAyF-UNLP y becario doctoral del CONICET. Sus trabajos de investigación se focalizan en el uso de microorganismos como controladores biológicos y atenuantes del estrés biótico en plantas. Participa de proyectos de investigación, actividades de capacitación y extensión y en la formación de recursos humanos.

Mail: sebastiangularita@hotmail.com

Gonzalez, Matias

Ingeniero Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Ad-Honorem del curso de Fisiología Vegetal y del curso de Fruticultura de la FCAyF – UNLP. Becario doctoral de temas estratégicos del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Desarrolla su trabajo en el Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE-CONICET-UNLP) y su tema de investigación es el estudio de especies nativas para su utilización en programas de fitorremediación de suelos contaminados con

metales pesados con fines agrícolas. Participa de proyectos de investigación, actividades de capacitación y extensión y en la formación de recursos humanos.

Mail: magonzalez921994@gmail.com

Pastorino, Graciela Noemí

Ingeniera Agrónoma, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF), UNLP. Magister en Biotecnología, Facultad de Farmacia y Bioquímica (FFyB), UBA. Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Cs Naturales y Museo (FCNyM), UNLP. Ayudante Diplomada de Microbiología Agrícola, FCAyF, UNLP. Docente-investigadora del Departamento de Ciencias Biológicas, FCAyF. Especialista en Docencia Universitaria, UNLP. Área de investigación-extensión: Microorganismos Promotores del Crecimiento Vegetal (micorrizas, rizobios, endófitos).

Mail: gnpastorino@gmail.com

Ripodas, Juan Ignacio

Ingeniero Agrónomo de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Becario Doctoral de UNLP. Desarrolla su trabajo en el Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE-CONICET-UNLP) y su tema de investigación abarca la Fisiología del estrés biótico y abiótico en plantas y el uso de bioinsumos (micorrizas arbusculares) y aceites esenciales de plantas aromáticas como alternativas de bajo impacto ambiental.

Mail: juanripodas7@gmail.com

Silvani, Vanesa Analía

Doctora de la Universidad de Buenos Aires (Cs. Biológicas), UBA. Lic. Ciencias Biológicas, FCEN, UBA. Docente Dpto. Biodiversidad y Biología Experimental, FCEN, UBA. Inv. Adjunta del CONICET. Curadora del Banco de Glomeromycota In Vitro. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity in high-altitude hypersaline Andean wetlands studied by 454-sequencing and morphological approaches (2016) Symbiosis. Growth dynamics of geographically different arbuscular mycorrhizal fungal isolates belonging to the '*Rhizophagus* clade' under monoxenic conditions (2014) Mycologia. The thalloid liverwort *Plagiochasma rupestre* supports arbuscular mycorrhiza-like symbiosis *in vitro* (2012) WJ Microbiol Biotechnol. Inv. Responsable PICT (ANCYPT): Micorriza Arbuscular en antigua mina "Paramillos de Uspallata". Biorremediación de suelos. Inv. colaboradora (UBACYT): Inoculación de semillas con consorcios microbianos seleccionados. Biofertilizantes.

Mail: vanesasilvani@gmail.com

Valdés, Fabricio Emanuel

Licenciado en Biología Orientación Botánica, FCNyM, UNLP. Doctorando de Ciencias Naturales. "Caracterización de la estructura y diversidad de las comunidades de Hongos y Briofitas asociados a los distintos ambientes en la Reserva Natural Punta Lara". Instituto Spegazzini, FCNyM, UNLP. Ayudante Colaborador, Introducción a la Botánica, FCNyM, UNLP.

Mail: iam.rondii@gmail.com

Velázquez, María Silvana

Dra. En Ciencias Naturales, FCNyM, UNLP. Ayudante diplomado de Botánica Sistemática I FCNyM, UNLP. Investigadora Adjunta CONICET. **Velázquez S.** & Cabello M. 2011. Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from El Palmar National Park soils. *European Journal of Soil Biology*. 47: 230-235. **Velázquez S.**, Cabello M. & Barrera M. Composition and structure of arbuscular-mycorrhizal communities in El Palmar National Park, Argentina. *Mycologia*. 105(3): 509-520. 2013. **Velázquez M.S.**, Fabisik J.C., Abarca C.L., Allegrucci N., Cabello M. Colonization dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Ilex paraguariensis* crops: Seasonality and influence of management practices. 2018. *Journal of King Saud University – Science*. doi.org/10.1016/j.jksus.2018.03.017

Mail: mariasilvanavelazquez@gmail.com

Micorrizas arbusculares : biología y aplicaciones en el sector agro-forestal / Mario Carlos Nazareno Saparrat... [et al.] ; coordinación general de Mario Carlos Nazareno Saparrat ; Marcela Ruscitti ; María Cecilia Arango. - 1a ed.-
La Plata : EDULP, 2020.
Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-987-8348-41-4

1. Biología del Suelo. I. Saparrat, Mario Carlos Nazareno, coord. II. Ruscitti, Marcela, coord.
III. Arango, María Cecilia, coord.
CDD 578.757

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina
+54 221 644 7150
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2020
ISBN 978-987-8348-41-4
© 2020 - Edulp

n
naturales


Edulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA