

capítulo **1**

**LA SIMBIOSIS MICORRÍZICA
ARBUSCULAR**

Dr. C. Félix Fernández Martín

CITACIONES

Obra general

Rivera, R. y Fernández, K. El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. 166 p. ISBN 959-7023-24-5

Capítulo 1

Fernández, F. La Simbiosis micorrízica arbuscular. En: Rivera, R. y Fernández, K. (Eds.). El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. p. 13-48. ISBN: 959-7023-24-5

Capítulo 2

Rivera, R. y Fernández, K. Bases científico-técnicas para el manejo de los sistemas agrícolas micorrizados eficientemente. En: Rivera, R. y Fernández, K. (Eds.) El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. p. 51-94. ISBN: 959-7023-24-5

Capítulo 3

Fernández, F. Avances en la producción de inoculantes micorrízicos arbusculares. En: Rivera, R. y Fernández, K. (Eds.). El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. p. 97-110. ISBN: 959-7023-24-5

Capítulo 4

Rivera, R. Resultados de las campañas de validación. En: Rivera, R. y Fernández, K. (Eds.). El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. p. 113-131. ISBN: 959-7023-24-5

Capítulo 5

Hernández, A., Martín, J.R. y Rivera, R. Un estudio de caso: El Caribe. En: Rivera, R. y Fernández, K. (Eds.). El Manejo eficiente de la simbiosis micorrízica, una vía hacia la agricultura sostenible. Estudio de caso: El Caribe. La Habana: Ediciones INCA, 2003. p. 134-166. ISBN: 959-7023-24-5

CAPÍTULO 1. LA SIMBIOSIS MICORRÍZICA ARBUSCULAR

1.1. Generalidades

Es recomendable que a medida que se adentren en el conocimiento de esta peculiar asociación consideren que se trata de una compleja y fascinante unión entre la gran mayoría de las plantas y cierto grupo de micetos, de los tantos que habitan los suelos.

Todo esto es lo REAL, sin embargo, lo MARAVILLOSO, al igual que dijera mi coterráneo Alejo Carpentier, salvando las distancias, es que a partir de entonces, comenzarán a comprender uno de los fenómenos naturales más antiguo, universal y ejemplo de estrategia de sostenibilidad, entre los órganos de nutrición de las plantas, las raíces y cierto grupo de hongos que cohabitan todo el planeta, con un fin muy bien definido, VIVIR y DESARROLLARSE, en fin, EVOLUCIONAR.

Es interesante destacar que la historia de la micorriza se remonta a unos 400 millones de años, específicamente al periodo Devónico, a partir del cual hongos y plantas han coevolucionado hasta lo que son hoy en día (Taylor *et al.*, 1995).

Sin embargo, el vocablo Micorriza fue empleado por primera vez y con un interés puramente sistemático, por el ilustre botánico de origen alemán Albert Bernard Frank en el año 1885, para designar “la asociación que se producía entre las hifas de algunos hongos del suelo con los órganos subterráneos de la gran mayoría de las plantas superiores”. Desde el punto de vista etimológico, la palabra se formó a partir del término griego “mykos” (hongo) y del vocablo latino “rhiza” (raíz).

Este descubrimiento, al igual que otros tantos no visibles hasta ese entonces para los científicos de la época, dio lugar a que una pléyade de relevantes investigadores, dirigieran sus esfuerzos a tratar de comprender lo que ocurría en ese entorno desconocido, pues al parecer, nacía para la ciencia, un nuevo órgano con morfología y fisiología propia (Dommerges y Mangenot, 1970; Letacon y Obaton, 1983; Strullu, 1991 y Allen, 1992).

Por otra parte, Perry *et al.* (1990), demostraron que las asociaciones micorrízicas se encontraban ampliamente distribuidas, desde los polos hasta los trópicos, por lo tanto no debe sorprender en lo absoluto encontrar especies vegetales formando esta asociación en la mayoría de los ecosistemas terrestres, constituyendo excepciones algunas plantas de zonas pantanosas y acuáticas (Solaiman e Hirata, 1995).

Por tanto, como dijera en cierta ocasión una colega y autora también de este documento, cuando hablamos de micorrizas estamos presenciando la “regla y no la excepción”.

Las asociaciones micorrízicas desarrollan múltiples funciones entre las que se destacan: un aprovechamiento más eficiente de la zona radical a partir de un aumento en el volumen de suelo explorado, una mayor resistencia a las toxinas, incremento de la traslocación y solubilización de elementos nutritivos esenciales, aumento de la tolerancia a condiciones abióticas adversas (sequía, salinidad, etc.), así como cierta protección contra patógenos radicales.

En el año 1969, Peyronel y sus colaboradores definieron los tres tipos de asociaciones micorrízicas vigentes hasta nuestros días, tomando en consideración sus características morfoanatómicas y ultraestructurales (Ectomicorrizas, Ectendomicorrizas y Endomicorrizas).

Las ectomicorrizas se aprecian a simple vista debido a la típica capa o manto de hifas que tejen alrededor de las raíces que colonizan. A partir de esta estructura, las hifas se introducen entre las células de la corteza, sin llegar nunca a penetrarlas y forman de esta manera la red de Harting, ocasionando diversos cambios anatómicos (Garrido, 1988 y Strullu, 1991).

Las ectendomicorrizas presentan características intermedias comunes a las otras dos y se encuentran restringidas a un pequeño grupo de plantas y micetos.

Por último, las endomicorrizas, las cuales no son detectadas visiblemente, forman una red externa de hifas menos profusa que la anterior. Se propagan a través de las raíces y penetran el interior de las células corticales sin llegar a colonizar el endodermo. Este grupo es el más difundido en el planeta y está dividido en varios subtipos, de los cuales, el más representativo e importante es el arbuscular y cuyos protagonistas son un grupo de zigomicetos pertenecientes al orden Glomales. Es sobre esta asociación, precisamente, sobre la cual versará la presente obra.

1.2. La simbiosis micorrízica arbuscular

Esta maravillosa unión se define como una asociación simbiótica (Trappe, 1987) pues ambos organismos establecen sucesivos intercambios de sustancias nutritivas, metabolitos esenciales y sustancias hormonales, así como también conducen a la creación de nuevas estructuras, representando un beneficio mutuo para ambos simbioses. Durante este diálogo

molecular ocurre la activación de numerosos sistemas enzimáticos produciéndose cambios significativos en la morfología y fisiología de los simbioses, de manera que queden listos para comenzar el proceso de intercambio (Espinosa - Victoria, 2000).

Desde el punto de vista genético, este complejo fenómeno está regido por ambos genomas, existiendo un aporte recíproco de información, modelado a su vez por el medio ambiente. En la actualidad se ha avanzado en el estudio de algunos mecanismos bioquímicos, sin embargo, aún se desconocen las bases génicas y proteómicas que rigen esta interacción (Gianinazzi - Pearson y Gianinazzi, 1989 y Dumas - Gaudot *et al.*, 2000).

1.2.1. Plantas que forman endomicorrizas arbusculares

De acuerdo con Gerdemann (1975), con excepción de las familias básicamente ectomicorrízicas (*Pinaceae*, *Betulaceae* y *Fagaceae*), las que forman endomicorrizas con hongos perfectos, (*Orquidaceae* y *Ericaceae*) y unas pocas familias que han sido reportadas como no micorrízicas (*Chenopodiaceae*, *Cruciferaeae*, *Fumariaceae*, *Cyperaceae*, *Commelinaceae*, *Urticaceae* y *Poligonaceae*), el resto de las especies vegetales conocidas forman el tipo arbuscular. Sin embargo, no debemos ser muy categóricos, pues según Mc Gonille y Fitter (1990), sólo el 3% de las Angiospermas ha sido analizado.

No obstante, a partir de estos datos se puede inferir una conducta generalizada hacia la existencia de la micorrización arbuscular, lo cual ha podido ser corroborado al encontrarse la mayoría de las especies de importancia económica dentro de ese 3 %.

1.2.2. Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA)

En particular, la sistemática y taxonomía de los HMA son disciplinas que se encuentran en plena evolución. La clasificación y los arreglos filogenéticos de estos hongos son objeto de frecuentes revisiones por parte de los especialistas.

Durante muchos años, los HMA se ubicaron en el orden Endogonales junto al género no micorrízico *Endogone*. Sin embargo, a la luz de nuevas consideraciones filogenéticas se estableció que su condición simbiótica constituía criterio suficiente para agruparlos en un solo taxón, lo cual dio origen al orden Glomales y a un reordenamiento de familias (Morton y Benny, 1990 y Walker, 1992).

Debido a que anteriormente se tenían en cuenta solamente los aspectos morfológicos de las esporas, los cuales daban lugar a clasificaciones erróneas e inexactas (Mosse y Bowen,

1968; Gerdemann y Trappe, 1974 y Trappe, 1982), la clasificación actual de los hongos formadores de micorrizas arbusculares está basada en los perfiles de ácidos grasos y en la secuencia nucleotídica del ARNr 18s (Morton y Redecker, 2001).

La clasificación actual que se presenta a continuación incluye dos nuevos géneros, *Paraglomus* y *Archaeospora*, basados ya no solamente en características estructurales de las esporas de los géneros *Glomus* y *Acaulospora*, que tenían un comportamiento dimórfico en su estructura, sino también en las diferencias filogenéticas dentro de esos géneros.

Orden: Glomales

Suborden: Glomineae

Familia: *Paraglomaceae*

Género: *Paraglomus*

Familia: *Archaeosporaceae*

Género: *Archaeospora*

Familia: *Glomaceae*

Géneros: *Glomus*

Sclerocystis

Familia: *Acaulosporaceae*

Géneros: *Acaulospora*

Entrophospora

Suborden: *Gigasporineae*

Familia: *Gigasporaceae*

Géneros: *Gigaspora*

Scutellospora

1.3. Establecimiento de la simbiosis micorrízica

En ausencia de hospedero el crecimiento del HMA se ve limitado a un tiempo relativamente corto (20 - 30 días), después del cual sufre varias modificaciones morfológicas como: retracción del citoplasma del ápice, producción de septos, desarrollo de ramificaciones laterales e hinchazón del ápice hifal. La presencia de la raíz, en cambio, permite el desarrollo de un micelio vegetativo que puede colonizar entre 60 - 90% del sistema radical en condiciones favorables (Bonfante y Perotto, 1995).

La razón por la cual los HMA no crecen saprofiticamente en ausencia de planta hospedera permanece sin explicar, sin embargo, la hipótesis postulada por Burggraaf y Beringer (1989) acerca del cese del crecimiento apical después de germinada la espora, causado por la ausencia de replicación del DNA, debe ser desechada debido a que en estudios posteriores (Bécard y Pfeffer, 1992 y Bianciotto y Bonfante – Fasolo, 1993) se ha demostrado claramente que *G. margarita* es capaz de replicar su DNA durante la germinación de las esporas ya que posee la maquinaria necesaria para ello, incluso en ausencia de la planta hospedera.

Otra posible hipótesis es la expresada por Bago *et al.* (2000), relacionada con una falla en la síntesis de lípidos, lo cual produce un cese del crecimiento e impide el completamiento del ciclo de vida.

El proceso simbiótico se inicia a partir de una hifa de penetración, originada desde una espora germinada (propágulo de HMA más resistente), raicilla infectada o segmento de hifa, que se encuentran en el suelo y activan su crecimiento bajo condiciones adecuadas de humedad, temperatura, o señales químicas favorables. Al hacer contacto con la planta en los pelos absorbentes o células epidérmicas situadas detrás de la región meristemática, se forma una hifa especializada llamada apresorio que le sirve de sostén en la fase primaria de penetración a la raíz (Bonfante y Perotto, 1995).

La colonización fúngica ocurre de manera continua en dos sentidos, hacia el interior y exterior de la raíz. Una vez dentro de la raíz, se origina una hifa infectiva denominada haustorio, la cual penetra en el interior radical ramificándose intensamente de manera dicotómica para formar el arbúsculo, estructura micorrízica que garantiza el intercambio de sustancias esenciales durante la simbiosis, sin invadir la endodermis ni penetrar en el meristemo. Una vez alcanzada la madurez fisiológica de este proceso (7 - 15 días) éstos son destruidos en el interior de las propias células por fagocitosis.

Lo anterior no implica que se atravesase la membrana celular de la planta hospedera, aunque si la pared celular, por lo que algunos autores plantean que no es realmente una penetración de la célula hospedera lo que se produce, pues el arbúsculo permanece rodeado todo el tiempo por el plasmalema celular, aunque a medida que crece, llena casi todo el espacio citoplasmático de la célula, formando una extensa superficie de contacto con la planta llamada matriz o interfase (Alexander *et al.*, 1988 y Cox y Tinker, 1976).

Paralelamente, se originan células de almacenamiento que contienen en su interior gránulos de fosfolípidos como material de reserva y reciben su nombre de acuerdo al género que los origine. En algunas especies del género *Glomus*, se nombran vesículas y se forman debido al hinchamiento de una hifa, generalmente terminal y en los casos de las gigasporas y escutelosporas, son llamadas células auxiliares y se forman en el exterior de la raíz. En ambos casos, su formación esta condicionada a una estabilización en la simbiosis micorrízica (Schenck y Smith, 1982).

Mientras que las diferentes estructuras fúngicas intraradicales se han estudiado ampliamente y numerosos trabajos las describen en detalle (Barea *et al.*, 1991 y Bonfante y Bianciotto, 1995), hasta hace unos años se conocía muy poco sobre el desarrollo, morfogénesis y arquitectura de la fase externa o de las hifas extraradicales de los HMA.

En estudios realizados en condiciones controladas por Barea *et al.* (1991) se ha puesto de manifiesto que por cada metro de raíz colonizada se producen entre 7 y 250 m de hifas externas del hongo, dependiendo de la especie implicada en la simbiosis y de sus condiciones de crecimiento.

De igual manera, el micelio extrarradical ha mostrado ser capaz de captar eficazmente todos los nutrientes (George *et al.*, 1995); en especial el fósforo (Jakobsen, 1995); nitrógeno (Johansen *et al.*, 1993 y Tobar *et al.*, 1994) y algunos micronutrientes esenciales para la planta (George *et al.*, 1995). Asimismo, la morfología y la arquitectura de las hifas externas han sido objeto de diferentes estudios, entre los cuales se destaca el de Friese y Allen (1991) por ser el más completo.

El estudio de la morfología y arquitectura de las hifas externas se dificulta en ocasiones por las partículas del suelo, que ocultan probablemente las estructuras fúngicas más finas.

El desarrollo en la última década de un sistema de cultivo que permite el crecimiento *in vitro* en medios gelificados de los HMA, en simbiosis con una raíz hospedera, ha contribuido de manera importante al estudio de la fisiología y la arquitectura del micelio extrarradical arbuscular de los Glomales.

El empleo de cultivos monoaxénicos entre el hongo MA, *Glomus intraradices* y raíces de tomate (*Lycopersicon esculentum*, Mill) no transformadas, permitió a Bago *et al.* (1998) describir en detalle el desarrollo de la fase externa de las micorrizas arbusculares formadas por estos dos organismos.

Una vez que la asociación se ha establecido con éxito y, al parecer, previamente a la formación de los primeros arbusculos, el hongo adquiere nuevo vigor y comienza a desarrollarse profundamente en el medio, desarrollo que está dirigido por las llamadas hifas exploradoras, las que posteriormente dan lugar a estructuras ramificadas de absorción (ERA) similares a los arbusculos intraradicales (Bago *et al.*, 2000).

Las ERA a veces aparecen solas y otras asociadas a las esporas, además se ha demostrado que presentan una alta actividad succinato - deshidrogenasa (indicadora de un Ciclo de Krebs activo). A través del uso de la microscopía electrónica, se reveló que el contenido celular de las ERA es el de una célula metabólicamente activa, con una gran cantidad de mitocondrias, cuerpos proteicos, núcleos, pequeñas vacuolas y cuerpos polivesiculares.

La producción de estas estructuras ramificadas incrementa aún más el volumen explorado por las hifas, lo que le permite a la planta la captación de sustancias nutritivas y agua del entorno.

Además, diferentes estudios han señalado la importancia del micelio extrarradical arbuscular en la estabilidad y mejora de las características físicas, químicas y biológicas de los suelos. En particular se encontró una fuerte correlación entre la abundancia de hifas extrarradicales de hongos MA y la formación de agregados estables del suelo (Miller y Jastrow, 2000).

Por otra parte, mientras las hifas intraradicales sintetizan normalmente lípidos de reserva a partir de la glucosa que obtienen de la raíz (metabolismo lipogénico), el micelio extrarradical (hifas extrarradicales) por su parte utiliza la vía “lipolítica” pues al parecer su combustible metabólico proviene solo del transporte de productos carbonados sintetizados por el micelio interno (glucógeno o trehalosa) (Bago *et al.*; 2000).

1.4. Funcionamiento de la simbiosis

Durante la colonización y distribución del hongo en las raíces ocurren las siguientes modificaciones fisiológicas: incremento de la actividad nuclear y de la masa citoplasmática, generación de nuevos organelos y del grado de vacuolación de las células corticales, aumento de la diferenciación de los tejidos vasculares, aumento de la tasa fotosintética, síntesis de proteínas, clorofila, sustancias de crecimiento y metabolitos secundarios, activación de los sistemas enzimáticos y favorecimiento de la absorción, translocación de nutrientes y agua.

El establecimiento del hongo representa un drenaje de fotosintatos desde la parte aérea hasta la zona radical. De la parte que toma el simbionte, la mayoría se utiliza para producir energía metabólica, asegurando a través de esta vía su mantenimiento y desarrollo, y el resto se moviliza en forma de azúcares y lípidos de masa fúngica intra y extraradical (Bowen, 1987 y Bonfante y Perotto, 1992).

Las hifas absorben el P inorgánico del suelo a través de un proceso activo, convirtiéndose luego de un proceso de fosforilación en gránulos de polifosfato (2P) (Fig. 1). Son transportados por la corriente citoplasmática hasta las vesículas, donde pueden ser almacenados temporalmente o ir directamente hacia los arbusculos.

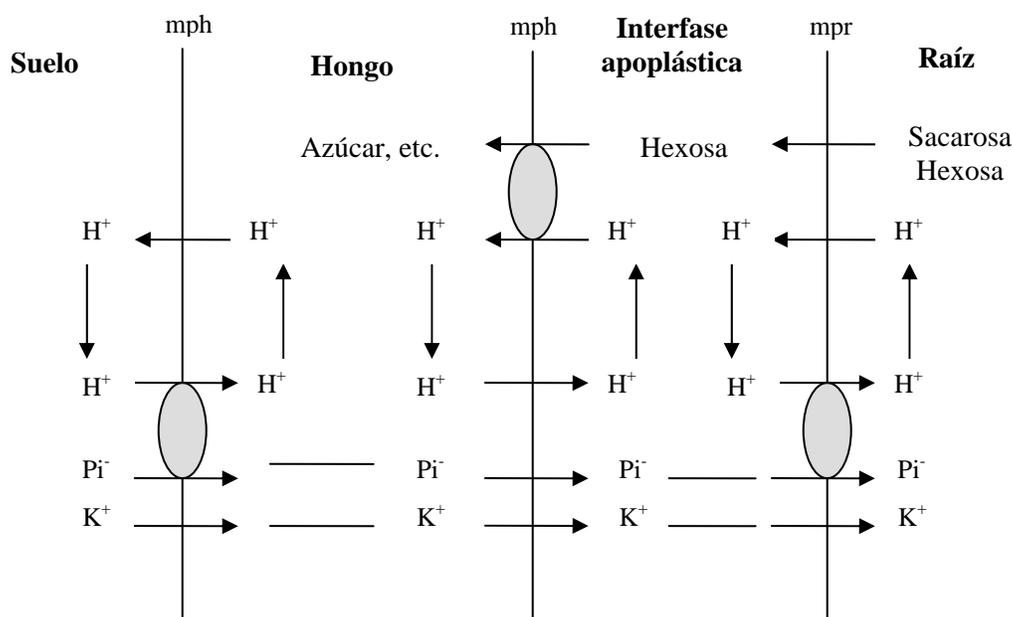


Figura 1. Posible mecanismo de transferencia de fosfato vía interfase micorrízica; mph y mpr membranas plasmáticas del hongo y la raíz respectivamente.

Dentro de la matriz arbuscular, el polifosfato es hidrolizado por el complejo enzimático fosfatasa - alcalina en fosfato inorgánico (Pi) y transferido a la célula vegetal, pasando a través de la interfase hongo - planta. Este proceso de transporte en la interfase está mediado por los cambios de potencial de membrana tanto de la planta como del miceto y del sistema de transporte ATPasa - bomba de protón (Gianinazzi - Pearson y Gianinazzi, 1983 y Dexheimer *et al.*, 1986).

Simultáneamente en el sentido contrario, ocurre la transferencia de carbohidratos provenientes de la fotosíntesis vía floema. Llegan a la célula vegetal en forma de sacarosa la cual es hidrolizada a través de una enzima del tipo invertasa, convertida en dos monómeros, que a su vez se descomponen posteriormente y se fosforilan en moléculas de triosa - P, para ser transferidos al simbiote vía arbusculos (Letacon y Obatón, 1983 y Smith *et al.*, 1994).

1.5. Papel de las micorrizas arbusculares en la nutrición vegetal

El desarrollo óptimo de los cultivos demanda una elevada aplicación de fertilizantes minerales y pesticidas. El uso de dichos insumos químicos implica no solo un costo y requerimientos energéticos elevados, sino que su aporte indiscriminado pudiera provocar problemas de salinización y contaminación del manto freático.

El desarrollo vegetal puede incrementarse por la utilización de elementos biológicos que actúan de forma coordinada en la interfase suelo - raíz, entre estos y como factor imprescindible se encuentran los hongos formadores de micorrizas arbusculares (Barea *et al.*; 1991 y Fernández, 1999).

Ha quedado demostrado por autores como Siqueira y Franco (1988); Fredeen *et al.* (1989); Sieverding (1991) y Fernández *et al.* (1999) que el beneficio reportado por el uso de las asociaciones micorrízicas arbusculares en el crecimiento de las plantas resulta sorprendente, particularmente en suelos tropicales, deficientes en fósforo (P) asimilable y donde el potencial de explotación de estos hongos es mucho mayor que en regiones de clima templado.

La inoculación de las plantas con hongos micorrizógenos provoca, de manera general, un marcado incremento en los procesos de absorción y translocación de nutrientes tales como: P, N, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Mo y B (Koide, 1991 y Marschner y Dell, 1994). Estas asociaciones son un factor de relevante importancia para el incremento de las posibilidades de las plantas en países tropicales, por las razones citadas por Black (1980):

- Los bajos niveles de P asimilable o la alta capacidad de fijación de este elemento en suelo.
- La alta velocidad de los procesos de fijación en suelo y sus respectivas pérdidas.
- La creciente dificultad de producir fertilizantes fosfóricos solubles, debido a la escasez de yacimientos, así como su alto costo de producción y precio público.

- El hábito micótrofo arbuscular de la mayoría de los cultivos de interés económico en los trópicos.

Por otra parte, el papel de las micorrizas en la absorción de nutrientes es muy complejo, pudiendo ser resultado de varios posibles mecanismos planteados por Siqueira y Franco (1988) y Bolan (1991), como son:

- Aumento en la superficie de absorción radical y exploración del suelo (efecto físico).
- Aumento de la capacidad absorptiva de la raíz (efecto fisiológico).
- Modificaciones morfológicas y fisiológicas en las raíces micorrizadas en relación con las no micorrizadas.
- Absorción de nutrientes disponibles no accesibles a raíces no micorrizadas directamente a través las hifas o indirectamente a partir del favorecimiento del desarrollo de las raíces.
- Utilización de formas no disponibles para las raíces no micorrizadas a través de la solubilización y mineralización en el caso de las ectomicorrizas y de modificaciones en la dinámica del equilibrio de nutrientes entre la fase sólida y líquida del suelo, en el caso de los HMA.
- Almacenamiento temporal de nutrientes en la biomasa fúngica o en las raíces evitando su inmovilización química y biológica o su lixiviación.
- Establecimiento de microorganismos mineralizadores, solubilizadores de nutrientes y diazotróficos en la micorrizosfera.
- Amortización o amenización de los efectos adversos de pH, Al, Mn, metales pesados, salinidad, estrés hídrico y ataque de patógenos radicales, sobre la absorción de nutrientes.

1.5.1. Nutrición fosfórica

Los hongos micorrizógenos juegan un papel vital en la toma del P presente en los suelos, principalmente en las zonas tropicales, donde las cantidades de P asimilable a las plantas son frecuentemente bajas (Harley y Smith, 1983 y Trimble y Knowles, 1995).

Generalmente bajo estas condiciones, en la zona de crecimiento radical ocurre un rápido agotamiento del P, debido al pobre suministro del mismo provocado por la alta capacidad

de fijación del elemento en el propio suelo (Brady, 1984 y Gianinazzi - Pearson y Gianinazzi, 1983).

Los mecanismos químicos involucrados en la absorción de este elemento por el hongo se desconocen, sin embargo se sabe que se toma en forma de ión ortofosfato y se transporta a través de las hifas en forma de polifosfato a una velocidad de 2×10^{-9} mol \times cm⁻² (Sieverding, 1991).

No obstante, se conoce que el mecanismo para incrementar la absorción de fósforo vía micorriza, es de naturaleza física, desarrollado a partir de la capacidad de las hifas de explorar un mayor volumen de sustrato con mayor eficiencia que el sistema radical por sí solo.

El otro aspecto se refiere a la posibilidad de utilizar fuentes de fosfato no accesibles a la planta. En estudios realizados en Galicia con suelos ácidos y altos niveles de materia orgánica, se observó que el fósforo añadido se incorpora en las fracciones extraídas con FNH₄ 0,5M y NaOH 0,1N y que el fosfato inorgánico utilizado por las plantas también procede de estas fracciones (Sainz y Arines, 1987 y Bolan, 1991).

La micorrización a través de su efecto físico, no solo representa una extensión del sistema de absorción de las plantas y de los efectos fisiológicos que aumentan la capacidad absorptiva de las raíces, sino que como asociación funcional, realiza una utilización eficiente del fósforo, lográndolo de esta manera, una mayor eficiencia en el uso de los fertilizantes fosfóricos aplicados en suelos deficientes y con elevada capacidad de fijación de fosfato, predominantes en las zonas tropicales (Lopes y Lombardi, 1981).

Parte de los nutrientes absorbidos del suelo son almacenados temporalmente en la biomasa micorrízica, contribuyendo a la reducción de la inmovilización causada por las reacciones de absorción con los coloides del suelo, la precipitación y las pérdidas por lixiviación.

Por otra parte, las endomicorrizas arbusculares presentan una pobre biomasa fúngica en la raíz y no producen una red micelial profusa, por lo tanto, se almacenan pequeñas cantidades de nutrientes. No obstante a ello, existen evidencias que estos simbioses pueden promover un reciclaje interno de los mismos en las raíces de la misma planta o entre plantas diferentes, a través de conexiones de hifas entre raíces con diferentes estadios fisiológicos (Siqueira y Franco, 1988 y Fernández, 1996).

Además de este efecto directo sobre el crecimiento de las plantas, el favorecimiento en la absorción de fósforo, aumenta el crecimiento de las raíces y la fijación biológica de N₂ en

plantas que forman simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno, contribuyendo a elevar otro factor estresante para el crecimiento vegetal, en la mayoría de los suelos tropicales, la deficiencia de nitrógeno.

Pacovsky *et al.* (1986) realizaron estudios con plantas de soya (*Glicine max.L*) y sorgo (*Sorghum vulgare*) inoculadas con distintas especies de hongos micorrizógenos y sin inoculación, con aplicación de dosis crecientes de fertilizante fosfórico. En las plantas no inoculadas el contenido del elemento se incrementó exponencialmente con el aumento en las dosis de P, sin embargo en las micorrizadas el incremento fue logarítmico siguiendo el propio desarrollo fúngico.

Además, se pudo afirmar que las plantas inoculadas y las tratadas sólo con fertilización fosfórica difieren anatómicamente y fisiológicamente entre sí, sin embargo utilizan la misma fuente de fosfatos solubles del suelo.

Por otra parte, Bolan *et al.* (1987) plantean la posibilidad de que las plantas micorrizadas no utilicen las mismas fuentes de fósforo que las plantas no micorrizadas. En un experimento en suelo ácido pobre en fósforo, estudiaron el efecto de *Glomus fasciculatum* sobre la nutrición fosfórica del trébol fertilizado con fosfato de hidróxido de hierro y fosfato potásico, marcado con ^{32}P . Estos encontraron que las plantas micorrizadas absorbieron más fosfato que las no micorrizadas y la presencia de hidróxido de hierro perjudicó la absorción de fósforo por las plantas no inoculadas, sin embargo, la actividad específica del fósforo fue similar en ambos casos.

Pacovsky *et al.* (1986), estudiaron la interacción tripartita entre plantas de soya, el hongo formador de MA *Glomus fasciculatum* y la bacteria fijadora de N_2 *Bradyrhizobium japonicum*, frente a una fertilización ausente de P y N. Las plantas inoculadas con ambos microorganismos presentaron incrementos en peso seco del 18 % con relación a los testigos con la bacteria sola, la fijación de nitrógeno tuvo un 80 % de incremento en la asociación mixta, efecto atribuido a un incremento de la masa nodular.

Por otro lado autores como Meyer y Linderman (1986), Orozco *et al.* (1986) y Ames y Bethlenfalvay (1984), plantean que determinados grupos funcionales de microorganismos asociados a la hifosfera del hongo pueden aumentar indirectamente la solubilización del fosfato mediante la activación del complejo enzimático de las fosfatasa.

Ensayos realizados por Piccini y Azcón (1987) y Piccini *et al.* (1988), evidenciaron en alfalfa el papel de la asociación entre microorganismos solubilizadores de P y hongos formadores de MVA.

Los solubilizadores en presencia de roca fosfórica liberaron gran cantidad de P insoluble, el cual fue tomado por los hongos con una alta eficiencia.

Este fenómeno de incremento en la absorción del P unido a la presencia de micorrizas, no sólo está ligado a las enzimas fosfatasas, sino también a los procesos químicos del suelo. Según Sieverding y Gálvez (1988), en suelos tropicales ácidos con valores de pH por debajo de 5.3 la roca fosfórica es continuamente solubilizada y existe un alto nivel relativo de fosfatos solubles que son rápidamente fijados formando complejos insolubles de Al y Fe a menos que sean absorbidos por la asociación micorrízica con mayor poder de absorción que la planta por sí sola.

Cuando el pH del suelo se encuentra entre 5.5 y 6.5 la solubilización de la roca fosfórica, especialmente la apatita, puede estar relacionada con la fuerte acidificación de la rizosfera provocada por los exudados de las micorrizas.

1.5.2. Absorción de otros elementos

Los hongos micorrizógenos a pesar de que no son capaces de fijar N₂ atmosférico, favorecen su adquisición a través de efectos indirectos y de un aumento en la absorción del N del suelo. Así como ocurre con el P, las hifas y raicillas infectadas son capaces de tomar el N del suelo en varias formas y transferirlo a las plantas (Siqueira y Franco, 1988).

Las plantas micorrizadas absorben los iones amonio (NH₄⁺) en forma de glutamina a partir del complejo enzimático de la glutamina - sintetasa (GS), lo transforman en trehalosa y lo translocan de esta manera; además se ha señalado también la absorción de nitrato y una pequeña actividad de la enzima nitrato reductasa fúngica, que al parecer asegura la toma de nitratos de manera complementaria con la nutrición amoniacal (Strullu, 1991).

Por lo tanto los HMA poseen la capacidad de emplear tanto NH₄⁺ como NO₃⁻ sin embargo sus efectos tienen mayor repercusión fisiológica producto de la absorción de amonio, ión que por el contrario del nitrato, se difunde lentamente en la rizosfera, y por lo tanto es menos accesible a las raicillas de las plantas.

Por otra parte, los HMA son capaces de absorber el amonio a concentraciones más bajas que las raíces y lo asimilan rápidamente a través de la vía explicada (Baath y Spokes, 1989).

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 las micorrizas, además en algunos casos la elevada absorción de estos nutrientes coincide con un efecto indirecto para eliminar deficiencias de P.

Por otra parte, trabajos experimentales sugieren que la toma del K en suelos deficientes del elemento es realizada a través de las hifas de micorrizas (Sieverding y Toro, 1988).

Está comprobado por autores como Sieverding (1991) y Marschner y Dell (1994), 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 (Buwalda *et al.*, 1983 y 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 las micorrizas.

Algunos metales pesados tóxicos como el cadmio (Cd), níquel (Ni), estroncio (Sr) y cesio (Cs) y algunos aniones no nutricionales como el bromo (Br) y el Iodo (I), pueden ser transportados por las hifas de estos hongos hacia las plantas, este efecto puede ser atenuado por un incremento más balanceado en la absorción de los distintos macronutrientes.

1.6. Papel en la evolución y adaptación de las plantas

Es muy frecuente que el estado normal de las plantas sea formando simbiosis con otros organismos. Ellas coexisten de forma natural con un amplio rango de microorganismos simbióticos, incluyendo los endófitos fúngicos y bacterianos que habitan las hojas y el interior vegetal (tallo, frutos, raíces). Indudablemente los más representados en un 90 % de todas las plantas, son los simbiosistas de raíz que forman las estructuras denominadas micorrizas y en un reducido número, las bacterias que forman nódulos en las raíces y tienen la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico.

Existe una fuerte evidencia que la evolución inicial de las plantas terrestres estuvo asistida por la colonización de micorrizas arbusculares, sin embargo, también es cierto que otros tipos de simbiosis, tanto de hongos como de bacterias han evolucionado desde entonces subsecuentemente con ellas (Fitter y Moyersoen, 1996).

Las micorrizas tienen un amplio rango de tipos y hongos que la originan, demostrando por lo tanto que no solo representan una simple clase evolutiva, sino tipos de asociaciones que han evolucionado repetidamente, en respuesta a las distintas presiones del medio circundante, apareciendo de esta forma varios tipos de asociaciones micorrízicas que han sido mencionadas anteriormente.

Por el contrario, los simbioses bacterianos de raíz están mucho más restringidos: primeramente las simbiosis de *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium* y la de *Sinorhizobium* formada entre algunas especies de fabales y un género de *Ulmaceae*, *Parasponia* (Young y Haukka, 1996) y en segundo lugar las Actinorrhizas formadas por bacterias del género *Frankia* en un grupo aparentemente diverso de 24 géneros y 8 familias. Pirozynski y Malloch (1975) fueron, no solo los primeros en asegurar que la evolución de la plantas ocurrió de forma paralela con la simbiosis micorrízica arbuscular, sino que también se refirieron a que este fenómeno entre ancestros de plantas acuáticas y un hongo, constituyó realmente un prerequisite para el desarrollo de la flora terrestre.

Por otra parte, Redecker *et al.* (2000) descubrieron esporas de Glomales en restos fósiles en las cercanías de Wisconsin, pertenecientes al Precámbrico (600 millones de años atrás aproximadamente) lo cual evidencia la estable permanencia de estos hongos en el planeta desde 200 millones de años antes que el surgimiento de las plantas terrestres.

Por lo tanto estos hongos se originaron mucho antes que las plantas y la formación de esta antigua simbiosis se basa esencialmente en la inhabilidad de las raíces de las plantas ancestrales para adquirir elementos nutricionales y en especial, suficiente fósforo, caracterizadas por desarrollarse morfológicamente en forma de lombrices, sin raicillas, sin pelos radicales, en fin sin las adaptaciones evolutivas que han ocurrido desde entonces.

Además, la difusión en el suelo del ión fosfato ocurre muy lentamente, en un rango de 0.004 a 0.04 mm .h⁻¹, necesitando por lo tanto, hifas externas de hongos asociados a ellas que aumenten el volumen de exploración de la planta para asegurar la cantidad requerida durante un desarrollo vegetativo normal.

Otro hecho importante fue el hallazgo y la tentativa identificación por parte de Kidston y Lang (1921) de estructuras en forma de hifas y vesículas de un hongo micorrízico arbuscular en fósiles de *Aglaophyton* del periodo Devónico, hace aproximadamente unos 400 millones de años.

Estas evidencias han sido recientemente confirmadas, primeramente a partir de la secuencia molecular de datos de 462 millones de años atrás que habían sido utilizados para estimar el origen del orden Glomales, que incluían a plantas y por supuesto a micorrizas arbusculares y que a su vez coincidían con el periodo de formación de las plantas terrestres .

Por otra parte, Taylor *et al.* (1995), reexaminó el material de *Aglaophyton*, confirmando la presencia de micorrizas arbusculares a partir de la identificación de arbusculos verdaderos.

Esto significa que los ancestros de las plantas terrestres tuvieron el potencial para formar micorrizas arbusculares y aquellas que no las forman actualmente, o no se le expresaron los genes involucrados o simplemente los perdieron a través de la evolución.

Sin embargo todo indica que en muchos casos no significan genes perdidos. Recientemente Czars y Smith (1996), encontraron plantas con doble capacidad micorrízica, es decir, con posibilidades de formar tanto endomicorriza arbuscular como ectomicorriza, como en el caso de muchas especies de *Pinaceae* en estado salvaje.

Desde el punto de vista del análisis comparativo, las interrogantes que necesitan ser atendidas, no son acerca de la amplia distribución de la simbiosis micorrízica y sus correlaciones ecológicas, sino del patrón de funcionamiento de las otras simbiosis ¿Porqué el 10 % restante de las plantas abandonaron este tipo de asociación?

Todo parece indicar según Fitter y Moyersoen (1996), que la gran mayoría de las especies vegetales evolucionaron con el proceso simbiótico de las micorrizas arbusculares, constituyendo de este modo a la generalidad, el resto lo hicieron hacia otras formas de simbiosis que no fueron precisamente las micorrízicas arbusculares ó no formaron ningún tipo específico de micorrizas, o incluso en casos extremos llegaron a parasitar a los propios hongos micorrizógenos.

Finalmente y mirándolo en un sentido amplio, la evolución de la especies vegetales siempre estará intrínsecamente ligada a las asociaciones simbióticas y dentro de éstas en un porcentaje muy elevado (90%), a las micorrízicas arbusculares.

Esto representa un hecho demostrado fehacientemente por la ciencia moderna, por lo que debe ser afrontado de manera muy concreta a partir de la ejecución de investigaciones que propicien tanto el estudio de las mejores opciones para las plantas en términos de desarrollo sostenible y producción de alimentos, como desde el punto de vista del conocimiento científico, acerca del aporte de las asociaciones micorrízicas arbusculares al equilibrio, desarrollo y conservación de los agroecosistemas.

1.7. Influencia de los principales factores edáficos (abióticos y bióticos) que influyen sobre la micorrización

1.7.1. Factores abióticos

1.7.1.1. Clima

Entre éstos se encuentra el efecto estimulante de la luz, que ha sido objeto de estudio de autores como Hayman (1974) y Furlan y Fortin (1977). Durante el desarrollo del proceso de formación de las micorrizas vesículo - arbusculares, la ausencia de luz, tanto por sombras o por poca iluminación, no sólo reduce la infección micorrízica de las raíces y por ende la normal producción de esporas, sino que también puede afectar la respuesta de las plantas a esta asociación.

Este fenómeno se origina en gran medida debido a la reducción del grado de suministro de metabolitos a las estructuras fúngicas presentes en las raíces y en consecuencia se restringe el desarrollo externo del hongo y por supuesto la translocación de nutrientes a través de la interfase hongo - planta (Moawad, 1979).

Redhead (1975) postuló que los días largos podrían jugar un papel decisivo en el desarrollo de las micorrizas. En las zonas tórridas, debido a la alta radiación solar, los niveles de infección son generalmente elevados, sin embargo, cuando ésta se ve atenuada por el efecto de la nubosidad perenne o el sombreado, los niveles de infección disminuyen. Johnson *et al.* (1980), observaron una respuesta muy similar en cafetos bajo sombra de *Khaya grandifolia*. Esta relación entre la radiación solar y los niveles de infección se explica a partir del incremento de la tasa fotosintética en presencia de altos niveles de radiación, lo que implica una mayor producción e intercambio de metabolitos y por ende una mayor posibilidad de mantener un simbiote con altos valores o niveles de colonización.

Uno de los factores climáticos que merece ser destacado es la temperatura del suelo. Hay que tener en cuenta que el establecimiento de las micorrizas presenta tres fases: germinación de las esporas en el suelo, penetración de la hifa a la raíz y desarrollo en el interior de las células de la corteza. En el caso de la germinación, se ha determinado que existe un amplio rango de temperaturas óptimas, según sea la especie.

Ciertas especies de *Glomus* y *Gigaspora* aisladas en zonas de la Florida (sub - tropical), germinaron excelentemente a una temperatura de 34°C, la que resulta considerablemente alta si la comparamos con algunas especies de *Glomus*, que germinaron a 20°C en climas fríos (Daniels y Trappe, 1980).

Por otra parte, Smith y Bowen (1980) indicaron que la infección natural, de manera general, disminuía con el incremento de la misma.

Las descripciones de cambios en la formación de las micorrizas con el tiempo podrían enmarcar variaciones considerables en el modelo de colonización de especies individuales de hongos micorrizógenos.

En ambientes templados han sido demostradas por Dodd et al. (1987) diferencias en la proporción de raíces colonizadas por especies particulares de hongos a través de todas las estaciones. Así mismo Fernández *et al.* (1990), reportó en un estudio realizado en un cafetal joven, cambios en el número de esporas a lo largo de las estaciones que variaron marcadamente con diferentes especies de hongos micorrizógenos arbusculares.

Recientemente se ha estudiado el efecto de las variaciones estacionales sobre la abundancia de estos hongos (número de esporas, formación de micorrizas e infectividad de propágulos). El largo de las raíces colonizadas, el número de esporas y la infectividad pueden variar en diferente magnitud entre cada especie a través de todo el año.

Generalmente existen 3 fases en el desarrollo micorrízico en condiciones de campo: primero, una fase de retardo donde la colonización se incrementa lentamente, luego una fase de aumento lineal más rápida y finalmente una fase donde se mantiene constante. La fase retardada puede reflejar la disponibilidad de pequeñas cantidades de propágulos y /o condiciones para la formación de micorrizas. Esta fase se hace más larga en cereales de invierno que en cereales de primavera, presumiblemente por las bajas temperaturas del suelo (Daniels y Trappe, 1980). En otras situaciones, un incremento marcado en el crecimiento radical puede exceder la capacidad del hongo para infectar, permitiendo que la

infección disminuya de forma fraccionada durante períodos favorables para el crecimiento de las plantas (Dodd *et al.*, 1987).

En cultivos anuales lo más común es que disminuya el número de esporas durante los periodos de crecimiento de la planta y se incremente el número de esporas al final de dicha temporada Hayman (1974). Cuando las especies no son anuales puede o no haber marcada variación en la formación de raíces micorrizadas .

1.7.1.2. Factores Físico - Químicos

Otro de los factores claves es el contenido de agua presente en los suelos. A pesar de que los hongos MA forman simbiosis con algunas plantas en ambientes semiacuáticos (Dhillion y Ampornpan, 1990; Secilia y Bagyaraj, 1992 y Fernández *et al.*, 1997), se admite generalmente que su desarrollo es muy lento bajo estas condiciones.

La influencia que tiene la falta de agua sobre la infección micorrízica dentro y fuera de la raíz es diferente. Daniels y Trappe (1980) anunciaron que el contenido de agua por encima de la capacidad de campo favoreció la germinación de esporas de hongos micorrizógenos.

La formación de micorrizas juega un papel importante en el crecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés hídrico (Fig. 2), sobre todo en aquellas plantas que se exponen un largo período de tiempo a la falta de agua. Estas plantas logran desarrollar una capacidad de absorción superior, que les permite absorber no solo mayor cantidad de nutrientes, sino también de agua, la cual, bajo estas condiciones, ya no se mueve por efecto de masa sino por un aumento de la “pseudo difusión”, ocurriendo de hecho una irrigación en la planta que entre otras cosas, mantiene a las hifas del hongo, aún en condiciones adversas, desarrollando satisfactoriamente la asociación planta - HMA (Ruiz - Lozano y Azcón, 1995).



Figura 2. Respuesta a la inoculación con el hongo micorrizógeno arbuscular *Glomus clarum* de plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) sometidas a estrés hídrico. (Cortesía de Dr. C. José Dell Amico).

Otro factor relevante suelen ser las condiciones de acidez de los suelos expresadas a través del pH, que determina en muchos casos la eficiencia del endófito, el porcentaje de germinación de las esporas y el desarrollo de las micorrizas arbusculares (Green *et al.*, 1976).

La relación que se establece entre los rangos de pH del suelo y el efecto de la colonización micorrizógena es verdaderamente complejo, dependiendo no sólo de la especie micótica, sino también del tipo de suelo, la forma en que se encuentran los nutrientes (fundamentalmente P y N y otros elementos como Cu, Zn, Mo, B, etc.) y en menor medida de la especie de planta sobre la que se desarrolla.

Las especies del género *Glomus* varían bastante, observándose que algunas de ellas presentan un amplio rango de pH como son *Glomus fasciculatum* y *G. occultum*, sin embargo, otras exhiben un estrecho rango como es el caso de *Gigaspora margarita* (Barros, 1987).

A pesar de que el pH se encuentra relacionado con todos los iones presentes en el suelo, resulta quizás la concentración del aluminio (Al) la más estrechamente ligada a este, sobre todo en suelos tropicales. Se ha encontrado que el funcionamiento de la mayoría de las especies de HMA oscila entre 0 y 1 cmol. kg⁻¹ de aluminio a valores de pH entre 5 y 6, no obstante especies del género *Acaulospora* han demostrado su capacidad de crecimiento en suelos con pH que oscilan entre 3 y 4 y a concentraciones tóxicas de aluminio para las plantas, de 2 - 3 cmol. kg⁻¹ suelo.

Por lo tanto, es muy importante en los estudios de selección de especies de hongos micorrizógenos con alta eficiencia simbiótica, tener en cuenta el efecto del pH, ya sea sobre la productividad de la asociación o sobre los mecanismos de reproducción fúngicos, con el fin de poder seleccionar las especies o ecotipos de mayor eficiencia en un rango amplio de pH o en los rangos que resulten de interés.

1.7.2. Factores bióticos

El análisis de la ecología de la micorriza resulta complejo, sobre todo, si se tiene en consideración que se intentan evaluar las múltiples interacciones hongo – planta – suelo, propias de esta simbiosis.

La zona más cercana a esta asociación es sin dudas la rizosfera, que no es más que el volumen de suelo adyacente a la superficie radical (0.01 mm – 3 mm) y que se encuentra

afectado por la actividad de la planta (toma de agua y nutrientes, exudados radicales, respiración de la raíz, etc.).

El área que abarca la rizosfera difiere de los alrededores del suelo en algunos factores físico – químicos, tales como: pH bajo, debido a la expulsión de protones, toma de cationes y producción de ácidos orgánicos; un bajo potencial de agua promovido por la absorción de esta y una baja presión parcial de O₂ y alta de CO₂, debido a la respiración radical.

A causa del suministro constante de exudados, lisados y sustancias estimulantes, el número de microorganismos por gramo de suelo es dos ó tres veces superior en la rizosfera que en los alrededores y las especies allí encontradas difieren producto de las diferentes condiciones ambientales.

1.7.2.1. Interacción de las Micorrizas Arbusculares con microorganismos rizosféricos

Los organismos que viven en la rizosfera están representados por miembros de muchos grupos taxonómicos aerobios y anaerobios heterótrofos, desde bacterias, hongos e invertebrados hasta pequeños mamíferos los cuales muestran un sinnúmero de interacciones que varían desde mutuamente beneficiosos hasta perjudiciales (Fig. 3).

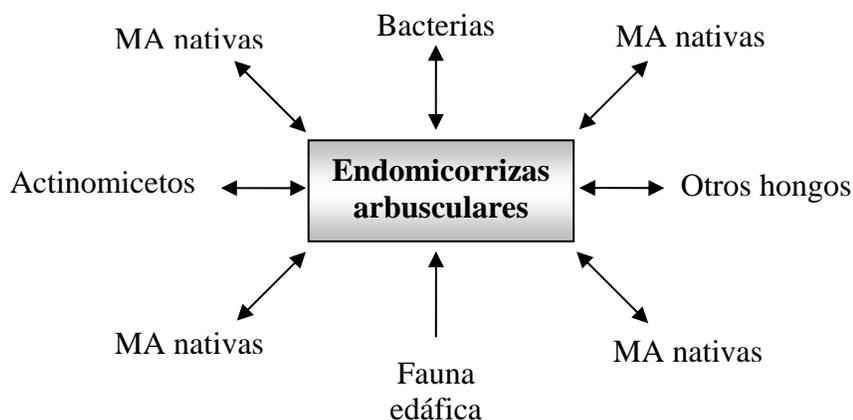


Figura 3. Principales grupos de organismos que interactúan con los HFMA en la rizosfera.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares según Barea (1986) modifican las rizodeposiciones y disminuyen la adquisición de minerales como el manganeso (Mn) no asimilable por las plantas, ya sea disminuyendo el número de bacterias reductoras de este (Kothari *et al.*, 1991) o incrementando el número de bacterias oxidantes del mismo en la rizosfera (Arines *et al.*, 1992).

Los microorganismos que interactúan con los HMA pueden clasificarse por grupos tróficos según Fitter y Garbaye (1994) de la siguiente manera:

1. *Organismos puramente saprofíticos* - no dependen de la raíz, no compiten por alimento con microorganismos estrictamente rizosféricos o micorrizosféricos, no obstante pueden producir anticuerpos u ocupar rápidamente nichos ecológicos de la micorrizosfera. Son capaces de utilizar un amplio grupo de moléculas complejas orgánicas como ligninas, proteínas, glicoproteínas, celulosa y otros polisacáridos.
2. *Organismos especializados de la micorrizosfera* (RPCV - Rizobacterias Promotoras del Crecimiento Vegetal). Son quizás los más importantes ya que compiten por las moléculas orgánicas simples (azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos) liberados por las plantas y los hongos micorrizógenos arbusculares.
3. *Patógenos de raíces* - organismos biotróficos, su ciclo de vida lo realizan en el interior y exterior del sistema radical. Algunas bacterias, hongos (*Phytium* sp, *Fusarium* sp., *Rhizotocnia* sp., etc.).
4. *Simbiontes de raíces* - biotróficos y dependientes de las raíces, completan su ciclo de vida dentro y fuera de la raíz. Son beneficiosos a las plantas.
5. *Predadores* - protozoos, nemátodos, colémbolos y otros insectos.

Además de los microorganismos, las interacciones entre HMA e integrantes de la fauna edáfica, también afectan de manera importante el comportamiento ecológico de la micorriza, así como el funcionamiento y los procesos sucesionales de los ecosistemas. Las principales interacciones que ocurren en la rizosfera quedan resumidas en la tabla 1.

Las interacciones entre microorganismos rizosféricos son de gran importancia porque van a influenciar la colonización microbiana de la superficie de la raíz, tanto por parásitos como por simbiontes mutualistas (Guerrero *et al.*, 1996). Estas interacciones pueden llegar a ser críticas ya que no sólo van a intervenir en la formación y el funcionamiento de las micorrizas sino que también el estado micorrízico de la planta puede afectar a las poblaciones microbianas de la rizosfera (Linderman, 1992).

Grandes poblaciones de microorganismos actúan en detrimento de los hongos micorrízicos en la rizosfera, encontrándose relaciones parasíticas entre los hongos micorrizógenos y los hongos *Rhizidiomycopsis*, *Phlyctochytrium*, *Anquillospora*, y *Humicola*, que provocan un

fuerte ataque a las esporas, tubo germinativo y micelio, inactivando estos propágulos en suelo.

Tabla 1. Principales interacciones que ocurren en la rizosfera.

Grupos de Microorganismos	Tipo de Interacción con HMA	Ejemplos
Bacterias fijadoras de Nitrógeno		
<ul style="list-style-type: none"> • Simbiosis con la planta hospedera 	Sinérgica	<i>Rhizobium, Bradyrhizobium, Azorhizobium, Sinorhizobium, Frankia, Cianobacterias</i>
<ul style="list-style-type: none"> • Vida Libre 	Generalmente sinérgica	<i>Azotobacter, Herbaspirillum, Bacillus, Pseudomonas, Enterobacterias, etc.</i>
<ul style="list-style-type: none"> • Asociativo 	Generalmente sinérgica	<i>Azospirillum</i>
Solubilizadores de fósforo	Generalmente sinérgica	Algunas bacterias (<i>Pseudomona</i>), hongos y actinomicetos
Microorganismos implicados en protección vegetal	Sinérgica	Algunos hongos (<i>Trichoderma</i> sp), bacterias (<i>Agrobacterium radiobacter</i>)
Patógenos de Plantas		
<ul style="list-style-type: none"> • Hongos 	Antagónica	Patógenos radicales (<i>Phitophthora, Phitium, Fusarium</i>)
<ul style="list-style-type: none"> • Bacterias 	Antagónica	Bacterias fitopatógenas (<i>Erwinia</i> sp.)
<ul style="list-style-type: none"> • Microfauna 	Antagónica	Nemátodos (<i>Meloydogine</i> sp.), microartrópodos.
Meso y macrofauna	Actúan como vectores	Algunos invertebrados (lombrices, colémbolos, ácaros y pequeños mamíferos).
Endófitos		
Bacterias	Desconocida	<i>Acetobacter diazotrophicus, Pseudomonas, Bacillus, Bacterias G, etc.</i>

También se presenta el hongo *Stachybotrys chartarum* y algunas especies de actinomicetos de suelo, que no sólo inhiben la germinación de esporas, sino que también producen sustancias volátiles con elevado poder fungistático.

Se conoce además que las esporas de los HMA pueden ser parasitadas por hongos chytridiaceos (Paulitz y Menge, 1986) y ciertas amebas, que al parecer juegan un rol importante en el control de la dinámica de las poblaciones de esporas (Boyetchko y Tewari, 1991).

Por otra parte, determinadas bacterias y actinomicetos favorecen la germinación de esporas y el establecimiento de la infección micorrízica mediante la producción de enzimas pectinolíticas y quitinasas, respectivamente (Azcón-Aguilar *et al.*, 1986; Spanu *et al.*, 1989).

Tylka *et al.* (1991) estudiaron el efecto de algunos actinomicetos sobre la germinación de esporas de HMA, encontrando cierta especificidad en los mecanismos de aceleración de los procesos germinativos de estos hongos.

Katznelson *et al.* (1962); Ames *et al.* (1984); Garbaye (1991) y Garbaye y Duponnois (1991) definieron la zona micorrizosférica o hifosférica como la región del suelo que se encuentra entre los microorganismos presentes y el micelio extramátrico del hongo.

Las interacciones microbianas positivas o sinérgicas que mayor importancia revisten para los HMA son las que se presentan con las denominadas rizobacterias micorrizosféricas especializadas, como es el caso de algunas solubilizadoras de fósforo (RSF) y otras bacterias rizosféricas nitro fijadoras que forman parte de las denominadas RPCV (García-Garrido y Ocampo, 1989).

Los primeros reportes de bacterias estimuladoras del crecimiento vegetal fueron realizados por Burr *et al.* (1978), específicamente las especies *Pseudomonas fluorescens* y *Pseudomonas putida*. A partir de entonces han sido señaladas otras pertenecientes a los géneros: *Athrobacter*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Azotobacter*, *Serratia*, *Azospirillum* y *Acetobacter* (Kapulnik, 1991).

Estas bacterias se encuentran en la rizosfera de numerosos cultivos como: soya, papa, maíz, remolacha, caña de azúcar, arroz, cafeto y plantas nativas que viven en condiciones difíciles (Kleopfer *et al.*, 1980) y han sido aisladas, no solo de suelo rizosférico, sino también de la

superficie radical y el tejido periférico radical, incluyendo el tejido xilemático (Gagne *et al.*, 1987 y Kleoppe y Schroth, 1981).

Dentro de sus principales funciones se encuentran la producción de fitohormonas, la fijación de nitrógeno, el incremento en la disponibilidad de nutrientes para las plantas debido a sus mecanismos de oxidación, la solubilización por reducción de pH, la formación de pelos radicales y la producción de sideróforos.

Estos microorganismos producen grandes cantidades de ácido 3 indol acético (AIA), aunque se han detectado también otras hormonas en menor cantidad pero con niveles biológicamente significativos como son: ácido indoláctico, indol 3 butírico (IBA), indol 3 etanol, indol 3 metanol, compuestos de naturaleza indólica no identificados, algunas giberelinas, ácido abscísico (ABA) y citokinas (Basham y Levahony, 1990).

En particular la aplicación de hormonas puede causar cambios en la longitud radical, en el número de pelos radicales y de raíces laterales, así como aumentar los niveles de división y diferenciación celular de los tejidos meristemáticos (Morgenstern y Okon, 1987).

Por otra parte, algunos estudios de la interacción sinérgica entre las micorrizas y las rizobacterias solubilizadoras de fósforo (RSF), han sido llevados a cabo por Barea *et al.* (1975) en el cultivo del tomate. En algunos casos la combinación de la inoculación de *Glomus mosseae* y las bacterias, incrementó significativamente el rendimiento con relación a la utilización de cada uno de ellos por separado (Boelens *et al.*, 1993; Defreitas y Germida, 1992).

Meyer y Linderman (1986) por su parte, inocularon plantas con una especie no identificada de hongo micorrizógeno arbuscular y una cepa de RSF, *Pseudomonas putida*. Esta no provocó incrementos significativos sobre la infección micorrízica, pero sí produjo un efecto positivo sobre el crecimiento de las plantas.

1. 8. Dependencia micorrízica de las plantas

Como hemos podido apreciar anteriormente la mayoría de las plantas evolucionaron con las asociaciones micorrízicas, por lo que presentan una predisposición natural hacia la formación de un tipo u otro de asociación micorrízica, resultando la simbiosis con hongos arbusculares el caso más difundido y a su vez el más discutido (Fitter y Moyersoen, 1996).

Sin embargo, desde el punto de vista de la planta que forma la simbiosis, existen diferentes grados de aceptación de acuerdo a la arquitectura y a las características morfoanatómicas de

las raíces y por ende la capacidad de absorción de éstas, las cuales finalmente definen el grado de dependencia micorrízica de la especie vegetal.

Según Gerdemann (1975), la dependencia micorrízica (DM) está dada por el grado de relación existente entre la planta y su cosimbionte para obtener la máxima productividad en un nivel de fertilidad de suelo dado; y de acuerdo con Janos (1988) es una propiedad intrínseca de las plantas, que puede ser determinada a través de una expresión matemática que relaciona las variables de crecimiento o rendimiento de las plantas micorrizadas con las no micorrizadas, expresada a su vez en porcentaje (Siqueira y Franco, 1988).

$$DM = \frac{\text{Productividad de planta micorrizada}}{\text{Productividad de planta no micorrizada}} \times 100$$

Para conocer el grado de dependencia micorrízica de una especie vegetal en un tipo de fertilidad de suelo, este debe ser previamente esterilizado.

Con relación a esta definición las plantas pueden ser agrupadas según el grado de Dependencia Micorrízica en:

- *Micorrízicas obligadas*: Es aquel grupo de especies vegetales que presentan un crecimiento muy reducido en ausencia de la simbiosis micorrízica arbuscular y dependen fuertemente de esta interacción para asegurar una nutrición adecuada. Tienen como características generales, un sistema radicular compuesto por raíces cortas, gruesas, poco desarrolladas, con ausencia o poca presencia de pelos radicales y tasas de colonización micorrízica muy altas, superiores al 60 %. Dentro de este grupo se encuentran las especies de: cítricos, tubérculos, solanáceas, leguminosas tropicales, cafeto, entre otras y los rangos de dependencia oscilan entre 600-4000 %.
- *Micorrízicas facultativas*: En este caso son plantas que poseen un sistema radicular mucho más profuso y desarrollado, con gran cantidad de pelos absorbentes y una eficiente absorción de nutrientes y agua; no obstante, bajo condiciones edáficas negativas, pueden responder satisfactoriamente a las asociaciones micorrízicas. En general, las tasas de colonización son inferiores al 50 % y se encuentran representadas fundamentalmente por el grupo de las poaceas.

- *No micorrízicas*: Como su nombre lo indica, no forman la asociación, posiblemente por razones evolutivas y estratégicas, no obstante, este punto ha sido ampliamente discutido en el acápite de evolución de las plantas terrestres.

Estos criterios son válidos desde un punto de vista general de respuesta a la formación de las asociaciones micorrízicas en condiciones de un nivel de fertilidad dado, sin embargo, para conocer la efectividad real de una especie de hongo micorrizógeno en un determinado agroecosistema, bajo condiciones naturales, esta expresión matemática resulta prácticamente inviable (Janos, 1988).

El cálculo de la DM no se puede extrapolar a condiciones naturales donde se desarrolla la micorrización nativa. No puede descartarse la interrelación con los microorganismos que habitan la rizosfera, así como, las relaciones interespecíficas que se establecen entre el tipo de suelo, condición de fertilidad y funcionamiento micorrízico. En fin, desde nuestro punto de vista, consideramos este concepto como un punto de partida, una visión general del tema, pero nada conclusivo que de forma categórica asevere el grado de respuesta de una especie vegetal a un determinado hongo micorrízico.

Por otra parte, las plantas micorrízicas facultativas de las zonas tropicales pueden variar su DM, presentando un mayor grado de dependencia provocado por los siguientes elementos:

- necesidad de grandes requerimientos nutricionales que por si sola no logran obtener;
- plantas con altas tasas fotosintéticas, que significan un crecimiento muy activo;
- gran velocidad de mineralización presente en estas condiciones y por tanto bajos contenidos de materia orgánica y de P disponible y
- elevada fijación de P.

Todo esto indica que la estrategia de desarrollo de este grupo de plantas está muy ligado a la asociación con los HMA para poder alcanzar su máximo potencial de rendimiento.

A modo de conclusión es posible aseverar que las plantas, en sentido general, presentan dependencia hacia este tipo de simbiosis, evidenciando una marcada predisposición genética a la formación en mayor o menor grado de esta asociación.

1.9. Efectividad y funcionamiento micorrízico

1.9.1. Efectividad micorrízica

La efectividad micorrízica arbuscular puede ser interpretada de diferentes maneras, primeramente relacionada con el rendimiento de un determinado cultivo o sea la efectividad de un endófito sobre el crecimiento de la planta, con el número de propágulos en un ecosistema natural o con la transferencia de nutrientes por unidad de carbohidratos intercambiados durante la simbiosis.

Resulta obvio que la efectividad sobre el crecimiento o el rendimiento de un cultivo es el resultado de la interacción fisiológica entre los simbioses (funcionamiento micorrízico) bajo determinadas condiciones ambientales.

Según Sieverding (1991) los posibles determinantes de la eficiencia simbiótica están relacionados con el tipo de hongo micorrizógeno (tasa de crecimiento, translocación de nutrientes y metabolismo del P en el micelio externo, capacidad infectiva, tasa de crecimiento del endófito arbuscular y la producción de arbusculos en el micelio interno), con la planta hospedera (morfología de la raíz, tasa de crecimiento de las raíces, requerimientos nutricionales de las plantas, tasa fotosintética y tolerancia a las situaciones de estrés) y la interfase simbiótica (área de contacto entre los simbioses, tasa de toma de nutrientes y tasa de eflujo de carbohidratos).

Por otra parte, Fernández (1999); Ruiz (2001) y Rivera *et al.* (2001) consideran que otro factor determinante en la efectividad simbiótica lo constituye el tipo específico de suelo o sustrato, o más aún las concentraciones o el equilibrio de nutrientes en la solución del suelo, la velocidad de mineralización de la materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico y en especial los niveles de Ca^{++} .

Es decir, las especies fúngicas reportadas en esos trabajos, no presentaron el mismo comportamiento en las diferentes condiciones edáficas estudiadas, lo cual es una consecuencia de la especificidad suelo – HMA que se reporta (Siqueira y Franco, 1988) y que conlleva precisamente a la necesidad de encontrar cuales son las especies y cepas más efectivas en una condición edafoclimática dada.

Por otra parte, también Fernández (1999) evaluó en algunos experimentos un concentrado de cepas nativas (CCN), obtenido según la metodología de manejo de micorrizas arbusculares nativas descrito por Sieverding (1991) y aunque encontró efectos positivos en la mayoría de los casos donde las empleó, vale destacar que el comportamiento siempre fue inferior a los observados con la inoculación de cepas individuales efectivas.

Ciertamente el manejo de la micorrización nativa es un tema interesante que vale la pena evaluar, y que cobra más importancia cuando no hay un conocimiento previo de las características de la zona; sin embargo, la información obtenida por Fernández (1999) y Sánchez (2001) indicó que los “concentrados nativos” en general, no originaron los mayores efectos positivos, lo cual pudiera estar relacionado con una baja concentración de propágulos nativos, o simplemente que el hecho de que sean cepas típicas de la zona estudiada y presentar una mayor adaptabilidad y posible funcionalidad microbiana, no siempre signifique una mayor eficiencia micorrízica (simbiótica).

De forma general la respuesta a la inoculación es dependiente no sólo de la infectividad y eficiencia de la cepa aplicada, sino que además es consecuencia de la existencia y cantidad de propágulos nativos (Dodd y Thompson, 1994).

Por lo tanto, el enfoque de inoculación de cepas previamente seleccionadas, bien sea por el conocimiento del área y de los requerimientos edáficos de las especies de HMA a emplear o por la existencia de aislamientos previos y basados siempre en evaluaciones experimentales sobre el comportamiento de las mismas en áreas similares, es un enfoque adecuado para la introducción de estos microorganismos en la agricultura y en principio se corresponde con el esquema general de manejo propuesto por Siqueira y Franco (1988) y reiterado posteriormente por Sieverding (1991) y Dodd y Thompson (1994), donde en presencia de cantidades bajas de propágulos naturales infectivos y para cultivos micótrofos dependientes o facultativos, la inoculación con cepas eficientes y adaptables a las características del suelo constituye una práctica exitosa.

1.9.2. Funcionamiento micorrízico

A lo largo de este capítulo, se ha planteado de una forma u otra la funciones y mecanismos que rigen la simbiosis micorrízica arbuscular, sin embargo no se ha definido.

¿Qué se considera funcionamiento micorrízico?

Pues no es más que el comportamiento intrínseco de la simbiosis micorrízica bajo determinadas condiciones edafoclimáticas, el cual puede verse afectado por diversas razones, tanto de índole biótica (especies fúngicas y vegetales que forman esta interacción -mediada a su vez por ambos genomas-, los otros microorganismos que cohabitan el mismo nicho ecológico -rizosfera y Micorrizosfera- y las relaciones interespecíficas que se

establecen entre ellos) como abiótica (clima en sentido general, tipo de suelo y en especial la concentración de nutrientes presentes en los mismos).

Existe un comportamiento general de la simbiosis micorrízica, expuesto por Bethlenfalvay (1982) y posteriormente corroborado por Furrázola *et al.* (1990) para cultivos de ciclo corto, utilizando como modelo la soya, donde la simbiosis se desarrolla de manera secuencial, o sea, pasando por diferentes fases de crecimiento tanto microbianas, (latencia, exponencial, estabilización o meseta y muerte o esporulación total) como vegetal, de acuerdo a las fases fenológicas de la planta hospedera.

Para el caso de los cultivo perennes, este funcionamiento está directamente relacionado con la renovación radical, es decir, se cumple el mismo principio de crecimiento secuencial; sin embargo, la simbiosis micorrízica se renueva cada cierto tiempo con el cambio de raíces que generalmente coincide con la etapa final de maduración de la cosecha, lo cual genera ciclos de funcionamiento simbiótico (Fernández *et al.*; 1990a).

Montilla *et al.*, (2002) encontraron ciclos de funcionamiento simbiótico en diversas plantaciones de cafeto asociados con la fisiología de la reproducción. En la etapa de inicio de la fructificación se encontraron siempre mayores valores de porcentaje de colonización y micelio y menores de esporas que al finalizar la cosecha, evidenciando una relación muy estrecha con el suministro de carbono hacia la raíz.

Un ejemplo interesante que indica la influencia de los factores edáficos sobre el funcionamiento, fueron los resultados alcanzados por Fernández (1999), en la producción de posturas de cafeto con la aplicación de la especie *Glomus clarum* en tres tipos de suelos muy diferentes (Tabla 2).

Los datos sugieren que existió una estrecha relación positiva entre el efecto que ocasionó la respuesta en la producción de área foliar y la inoculación sobre el funcionamiento fúngico, dado a través de las variables porcentaje de colonización y masa del endófito arbuscular (EA), ésta última considerada por Herrera *et al.* (1995); Fernández (1999) y Sánchez (2001), como el indicador fúngico más representativo para evaluar los comportamientos micorrízicos de las plantas, debido a que representa el grado de intensidad y desarrollo del proceso simbiótico interno.

Tabla 2. Efecto de la aplicación de *Glomus clarum* sobre la producción de área foliar de posturas de cafeto y variables micorrízicas en varios tipos de suelo. (Tomado de Fernández, 1999).

Relación Suelo:Vermicompost	Area Foliar (cm ²)	Colonización (%)	Endófito Arbuscular (mg.g suelo ⁻¹)
Cambisol éútrico			
7:1	299.6 a	61.8 a	20.9 a
Control	166.2 b	25.1 b	4.8 b
Es x	5.67 ***	1.11 ***	1.87 ***
Cambisol crómico			
5:1	481.1 a	49.5 a	19.94 a
Control	229.2 b	38.4 b	10.53 b
Es x	13.9 ***	1.94 ***	1.23 ***
Acrisol-háplico			
3:1	138.83 a	41.4 a	31.62 a
Control	57.7 b	30.5 b	19.56 b
Es x	6.32 ***	0.45 ***	1.61 ***

Medias con letras iguales en la misma columna / experimento no difieren significativamente, según Duncan para $p \leq 0.001$ ***;

En la medida que la inoculación resultó ser más eficiente, dado por los mayores valores de área foliar, se encontraron valores superiores de masa del endófito arbuscular y por supuesto dependientes del tipo de suelo y de la relación suelo: humus de lombriz de los tratamientos.

La inoculación de *Glomus clarum* en suelos con condiciones de alta y media fertilidad (Cambisol éútrico y Cambisol crómico), produjo los mayores valores de área foliar asociados a los mayores valores fúngicos, siendo de 299.6 cm² - 20.9 mg.g suelo⁻¹ y de 481.1 cm² - 19.94 mg.g suelo⁻¹, respectivamente.

Sin embargo, esta misma cepa en condiciones de suelos de baja fertilidad (Acrisoles háplicos) tuvo su mejor comportamiento con el sustrato más rico obtenido con la menor relación Suelo:Vermicompost, obteniéndose de forma similar los mayores valores fúngicos, que en este caso fueron de 31.62 mg.g suelo⁻¹, asociados a los mayores de área foliar que fueron solo de 138.83 cm².

Este fenómeno estuvo directamente relacionado con la baja fertilidad de los Acrisoles con que se prepararon los sustratos, donde si bien se encontró una alta y positiva respuesta a la inoculación con la aplicación de esta cepa, los valores absolutos de área foliar alcanzados fueron muy inferiores a los obtenidos en los otros suelos.

Es decir, la respuesta a la micorrización como fenómeno relativo fue muy fuerte, sin embargo, las plantas presentaron índices absolutos de crecimiento inferiores a otros experimentos en los que la propia respuesta relativa fue más baja. Esto no significa que los mayores efectos de la micorrización estén asociados con la obtención de posturas más pequeñas, sino que sugiere que la micorrización fue más efectiva como proceso, cuando este se desarrolló en condiciones de suelos menos fértiles.

Otro aspecto interesante a tener en cuenta fue la diferencia entre los valores de endófito arbuscular obtenidos en las condiciones de suelos de media - alta fertilidad y los de baja fertilidad. Para el caso de esta cepa, la cantidad de endófito arbuscular necesario para alcanzar los máximos valores de área foliar en cada suelo, fue menor para las zonas de media - alta fertilidad que para las de baja fertilidad.

Es decir, todo parece indicar que en condiciones de suelos de baja y muy baja fertilidad, se necesita de un mayor número de estructuras fúngicas para lograr una mayor eficiencia micorrízica.

1.10. REFERENCIAS

- Alexander, T. /*et al.*/ Dynamics of arbuscule, development and degeneration in mycorrhiza of *Triticum aestivum* L. and *Avena sativa* L. with reference to *Zea mays* L. *New Phytol.* 110, 351 - 355. 1988.
- Allen, M. Specificity in Mycorrhizal Symbiosis: Community - Ecological Consequences and Practical Implications. En: *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-Fungal Process.* Chapman & Hall. New York London. 1992.
- Ames, R. N. /*et al.*/ Rhizosphere bacterial population response to root colonization by a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 96, 555 - 563. 1984.
- Arines, J.; Porto, M. E. y A. Vilariño. Effect of manganese on vesicular-arbuscular mycorrhizal development in red clover plants and on soil Mn-oxidizing bacteria. *Mycorrhiza*, 1: 127 - 131. 1992.

- Azcón - Aguilar C. /et al./ Effects of soil microorganism on spore germination of the vesicular arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Trans. Br. Mycol. Soc. 86, 337 - 340. 1986.
- Baath, E. y Spokes, J. The effect of added nitrogen and phosphorus on mycorrhizal growth response and infection in *Allium schoenoprasum*. Can. J. Bot. 67: 3221 - 3232. 1989.
- Bago, B.; Azcón - Aguilar, C.; Goulet, A. e Y. Piché. Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular fungi. *New Phytology*. 139: 375 - 388. 1998.
- Bago, B.; Azcón - Aguilar, C., Shachar - Hill, Y. y P. E. Pfeffer. El micelio externo de la micorriza arbuscular como puente simbiótico entre la raíz y su entorno. Pp. 78 - 92. En: Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular. Eds.: A. Alarcón y R. Ferrera - Cerrato. 2000. IRENAT. Colegio de Postgraduados. Montecillos. Mundi Prensa. México. 2000.
- Barea, J. M. Importance of hormones and root exudates in mycorrhizal phenomena. En. Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. Eds.: V. Gianinazzi-Pearson y S. Gianinazzi, INRA, París. pp. 177 - 187. 1986.
- Barea, J. M. /et al./ Possible synergistic interactions between Endogone and phosphate solubilizing bacteria in low - phosphate soils En: Endomycorrhizas. Academic Press. London. p: 409 - 417. 1975.
- Barea, J. M. /et al./ Morfología, anatomía y citología de las micorrizas va. En: Fijación y Movilización de Nutrientes. Madrid. Tomo II. p 150 - 173. 1991.
- Barros, A. Micorrizas vesículo arbusculares em cafeeiros da regio sul do estado de Minas Gerais. Tesis presentada para optar por maestría. Lavras. Minas Gerais. 97 p. 1987.
- Basham, Y. y Levahony, H. Current status of *Azospirillum* inoculation technology: *Azospirillum* as a challenger for agriculture. Can. J. Microbiol. 36. 1990.
- Bécard, G.; Douds, D. D. y P. Pfeffer. Extensive *in vitro* hyphal growth of vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of CO₂ and flavonols. Appl. Environ Microbiol 58: 821 - 825. 1992.
- Bethlenfalvay, G. J. /et al./ Relationship between host and endophyte development in mycorrhizal soybeans. New Phytol. 90, 537 - 543. 1982.

- Bianciotto, V. y Bonfante, P. Evidence of DNA replication in an arbuscular mycorrhizal fungus in the absence of a host plant. *Protoplasma*. 176: 100 - 105. 1993.
- Black, R. The role of mycorrhizal symbiosis in the nutrition of tropical plant. En: *Tropical Mycorrhizal Research*. Mikola, P. Eds.: Clarendon Press. Oxford. London. p: 191 - 202. 1980.
- Boelens, J. /et al./ The use of bioluminescence as a reporter to study the adherence of the plant growth promoting rhizopseudomonas 7NSK2 and ANP15 to canola roots. *Can J. Microbiol* 39: 329 - 334. 1993.
- Bolan, N. S. A critical review of a role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil*. 134: 189 - 207. 1991.
- Bolan, N. S /et al./ Effects of VAM on the availability of iron phosphates to plants. *Plant Soil*. 22: 401 - 410. 1987.
- Bonfante, P. y V. Bianciotto. Saprotrophic versus symbiotic phase in endomycorrhizal fungi: morphology and cytology. En: *Mycorrhizas: Molecular Biology and Biotechnology*. Eds.: Hoch, B. y Varma, A. Berlin: Springer - Verlag. 229 - 247. 1995.
- Bonfante - Fassolo, P. y S. Perotto. Plants and endomycorrhizal fungi: The cellular and molecular basis of their interaction. En: *Molecular signals in plant-microbe communications*. Eds.: Verma, D. P. CRC press Boca Raton. Pp: 445 - 470. 1992.
- Bonfante - Fassolo, P. y S. Perotto. Strategy of arbuscular mycorrhizal fungus when infecting host plant. *New Phytol*. 130, 13 - 21. 1995.
- Bowen, G. D. The Biology and Physiology of infection and its development. En: *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. Eds.: Safir, G. R. CRC Press. Boca Raton. Pp: 27 - 57. 1987.
- Boyetchko, S. M. y J. P. Tewari. Parasitism of spore of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus dimorphicum*. *Phytoprotection*. 72, 27 - 32. 1991.
- Brady, N. C. The Nature and Properties of soils. 9th Eds.: Macmillan Publishing Co. New York. NY. 1984.
- Burggraaf, A. J. y Beringer, J. E. Absence of nuclear DNA synthesis in vesicular arbuscular mycorrhizal during *in vitro* development. *New Phytol*. 111 (1): 25 - 33. 1989.
- Burr, T. J. /et al./ Increased yields by treatment of seedpieces with specific strains of *Pseudomonas fluorescens* and *P. putida*. *Phytopathology*. 68: 1377 - 1383. 1978.

- Buwalda, J. B. /et al./ Increase uptake of bromide and chloride by plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 93, 217 - 225. 1983.
- Cox, G. C. y P. B. Tinker. Translocation and transfer of nutrient in vesicular - arbuscular mycorrhizal. I. The arbuscule and phosphorus transfers: a quantitative ultrastructural study. *New Phytol.* 77, 371 - 378. 1976.
- Czares, E y J. E. Smith. Occurrence of vesicular arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza* 6, 65 - 67. 1996.
- Daniels, B. A. y J. M. Trappe. Factors affecting spore germination of the vesicular - arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. *Mycologia.* 72, 457 - 471. 1980.
- Defreitas, J. R y J. J Germida. Growth promotion of winter wheat by fluorescent *Pseudomonas* under field condition. *Soil. Biology Biochem.* 24: 1137 - 1146. 1992.
- Dexheimer, J. /et al./ Approche cellulaire du fonctionnement des endomycorrhizies á vésicules et arbuscles: les plasmalemmes de l'interface. En: *Physiological and Genetics aspect of Micorrhizae.* Eds.: Gianninazzi - Pearson, V. y S. Gianninazzi. INRA. Paris. Pp: 277 - 283. 1986.
- Dhillion, S. S. y L. A. Ampornpan. Influence of mycorrhizal association and inorganics nutrients on early growth of rice. *Int. Rice Res. Newslett.* 15: 16 - 17. 1990.
- Dodd, J. C. y B. D. Thompson. The screening and selection of inoculant arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil.* 159, 149 - 158. 1994.
- Dodd, J. C.; Burton, C. C.; Burns, R. G. /et al./ Phosphatase activity associated with the roots and the Rhizosphere of plants infected with vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 107, 163 - 172. 1987.
- Dommergues, Y y F. Mangenot. Les associations mycorrhiziennes. En: *Ecologie Microbienne du sol.* Ed.: Masson et C^{ie}. Paris. Pp: 656 - 675. 1970.
- Dumas - Gaudot, E.; Gollote, A.; Cordier, C. /et. al./ Modulation of Host Defense System. Chapter 9. 173 - 200. En: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function.* Eds.: Kapulniks, Y. y D. D. Douds. Kluwer Academic Publisher. Printed in Netherlands. 2000.
- Espinosa - Victoria, D. Diálogo molecular: Hongo Micorrízico Arbuscular - Raíz. 93 - 116. En: *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular.* Eds.: Alarcón, A.

- y R. Ferrera – Cerrato. IRENAT. Colegio de Postgraduados. Montecillos. Mundi Prensa. México. 2000.
- Fernández, F. Uso, manejo y comercialización de los hongos micorrizógenos VA .Curso de Postgrado. INCA. 1996.
- Fernández, F. /et al./ Dinámica del funcionamiento de las MVA en un cafetal joven. Resúmenes V Congreso Latinoamericano de Botánica. La Habana, Cuba. p 25. 1990.
- Fernández, F.; Cañizares, E.; Orozco M. O. /et al./ Influencia de la fertilización fosfórica y la aplicación de enmiendas calcáreas y orgánicas sobre dinámica de esporas y producción de micelio externo vesículo arbuscular en un cafetal joven. MEMORIAS VII SEMINARIO CIENTÍFICO INCA. Cultivos Tropicales 1: 185 - 194. 1990a.
- Fernández, F /et al./ The effect of commercial arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculants on rice (*Oryza sativa*) in different types of soils. Cultivos Tropicales. 18 (1): 5 - 9. 1997.
- Fernández, F. Manejo de las asociaciones micorrízicas arbusculares en la producción de postura de café. Tesis de Doctorado. 190 p. INCA. Cuba. 1999.
- Fernández, F.; Rivera, R.; Noval, B. /et al./ Metodología de recubrimiento de semillas con inoculo micorrizógeno. (Patente Cubana No 22641). 1999.
- Fitter, A. H. y J. Garbaye. Interactions between micorrhizal fungi and others soil organism. Plant and Soil. 159, 123 - 132. 1994.
- Fitter, A. H. y B. Moyersoen. Evolutionary trends in root - microbe symbioses. PHIL. Trans. R. Soc. London. B 351, 1367 - 1375. 1996.
- Frank, A. B. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deut. Bot. Gesell. 3, 128 - 145. 1885.
- Fredeen, A. L. /et al./ Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. Plant Physiol. 89: 225 - 230. 1989.
- Friese, C. F. y M. F. Allen. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external Hyphal architecture. Mycologia. 83: 409 - 418. 1991.
- Furlan, V. y J. A. Fortin. Effects of light intensity of the formation of vesicular - arbuscular mycorrhizae on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. New Phytol. 79, 335 - 340. 1977.

- Furrazola, E.; Fernández, F.; Orozco, M. O. /et al./ Variaciones de las poblaciones de hongos micorrizógenos VA asociados a distintos estadios fenológicos en dos campos de soya. Memorias VII Seminario Científico INCA. Vol 1. P 157 - 166. 1990.
- Gagne, S. C. /et al./. Xylem-residing bacteria in alfalfa roots. Can. J. Microbiol. 33: 996 - 1000. 1987.
- Garbaye, J. Biological interactions in the mycorrhizosphere. Experientia. 47, 370 - 375. 1991.
- Garbaye, J. y R. Duponnois. Specificity and function of mycorrhization helper bacteria (MHB) associated with the *Pseudotsuga menziesii* - *Laccaria laccata* symbiosis. Proc. International Symbiosis Congress. Jerusalem. Israel. 1991.
- García - Garrido, J. M. y J. A. Ocampo. Effect of VA mycorrhizal infection of tomato on damage caused by *Pseudomonas syringae*. Soil Biology Biochem. 21: 165 - 167. 1989.
- Garrido, N. Agaricales und ihre Mykorrhizen in den Nothofagus-Waldern Mittelchiles. Bibliotheca Mycologica. 120, 1 - 258. 1988.
- George, E.; Marschner, H. y I. Jakobsen. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. Cri. Rev. Biotechnology. 15:257 - 270. 1995.
- Gerdemann, J. W. Vesicular arbuscular mycorrhizae. En: The Development and Function of Roots. Eds.: Torrey, J. C. y D. T. Clarkson. Academy Press. London. p 575 - 591. 1975.
- Gerdemann, J. W. y J. M. Trappe. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. Mycologia Memoir No 5. The New York Botanic Garden. New York. 1974.
- Gianinazzi - Pearson, V y S. Gianinazzi. Cellular and Genetics aspects of interaction between host and fungal symbionts in mycorrhizae. Genome. 31: 336 - 341. 1989.
- Gianinazzi - Pearson, V y S. Gianinazzi. The physiology of vesicular - arbuscular mycorrhizal roots. Plant and Soil. 71: 197 - 209. 1983.
- Green, N. E./et al./. The influence of Ph on the germination of vesicular - arbuscular mycorrhizal spores. Mycologia. 68, 929 - 933. 1976.
- Guerrero, E. /et al./. Micorrizas. Recurso Biológico del Suelo. Cap.2. pp. 47 - 61. 1996.
- Harley, J. L y S. E. Smith. Mycorrhizal Symbiosis. Ed Academic Press. New York. 483 p. 1983.

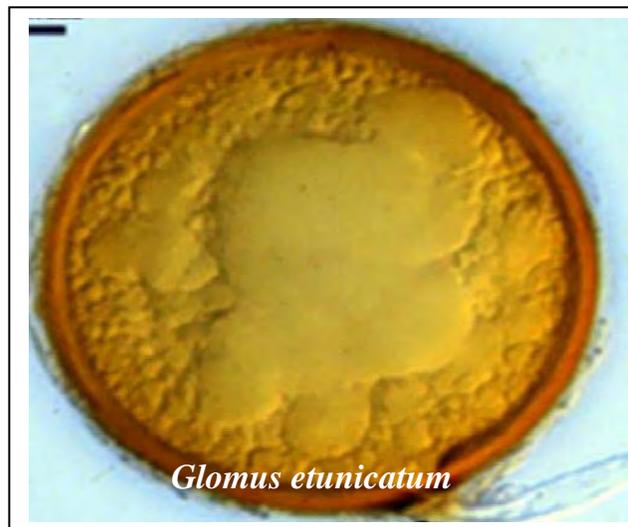
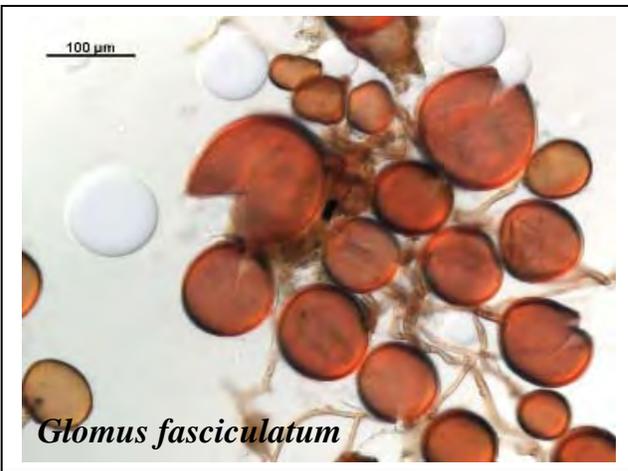
- Hayman, D. S. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae. Effects of light and temperature. *New Phytol.* 73, 71 - 80. 1974.
- Herrera, R. A. /et al./ Estrategia de Funcionamiento de las Micorrizas VA en un Bosque Tropical. Biodiversidad en Iberoamérica: Ecosistemas, Evolución y Procesos sociales (Eds.: Maximina Monasterio). Programa Iberoamericano de Ciencia y tecnología para el desarrollo. Subprograma XII, Diversidad Biológica, Mérida, 1995.
- Jakobsen, I. Transport of phosphorus and carbon in VA micorrizas. pp 297 - 323. En: *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Eds.: Varma, A. y B. Hock. Springer - Verlag, Berlin. 1995.
- Janos, D. P. Mycorrhiza applications in tropical forestry: are temperate - zone approaches appropriate? En: *Trees and Mycorrhiza*. 133 - 188. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur. 1988.
- Johansen, A; Jacobsen, I. y S. E. Jensen. External hyphae of vesicular - arbuscular mycorrhiza fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 3. Hyphal transport of ³²P and ¹⁵N. *New Phytology*. 124: 61 - 68. 1993.
- Johnson, C. R. /et al./ Effects of soil phosphates level and shade on plant growth and mycorrhizas. *New Zealand Journal Botanic*. 14, 333 - 340. 1980.
- Kapulnik, Y. Plant-growth-promoting rhizobacteria. En: *Plant root: The hidden half*. Ed.: Waisel. Marcel Dekker, Inc., New York. 1991.
- Katznelson, H. /et al./ The rizosphere effect of mycorrhizal and nonmycorrhizal roots of yellow birch seedlings. *Can. J. Bot.* 40, 377 - 382. 1962.
- Kidston, R y O. Lang. Red Sandstones plants showing structure, from the Rhynie Chert bed, Aberdeen shire. Part 5. *Trans. R. Soc. Edinb.* 52, 855 - 902. 1921.
- Kleopfer, J. M. /et al./ Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology*. 70: 1078 - 1082. 1980.
- Kleopfer, J. M y M. N. Schroth. Relationship of *in vitro* antibiosis of plant growth-promoting rhizobacteria to plant growth and displacement of root microflora. *Phytopathology*. 71: 1020 - 1024. 1981.
- Koide, R. T. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Phytol.* 117: 365 - 386. 1991.

- Kothari, S. K. /et al./ Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and rhizosphere microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytol.* 117:649 - 655. 1991.
- Letacon, L. y M. Obaton. Faune et Flore do sol les organismes symbiotiques faune et flores auxiliaires en agriculture. Ed ACTA. Paris. 119 - 113. 1983.
- Linderman, R. G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. En: *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. Eds.: Bethlenfalvay, G. J. y R. G. Linderman. Special Publication 54. ASA, Madison, Wise, pp. 45 - 70. 1992.
- Lopes, E. S. y M. L. Lombardi. Os microorganismos do solo E o aproveitamiento de fosforo pelas plantas. Mesa redonda sobre Adubacao Fosfatada do Brasil. XVIII Congresso Brasileiro de Ciencia do Solo. Salvador 30 de Agosto a 5 de Setembro de 1981.
- Marschner, H y B. Dell. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil.* 159, 89 - 102. 1994.
- Mc Gonille, T. P. y Fitter, A. H. Ecological specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal association. *Mycological Research.* 94, 120 - 122. 1990.
- Meyer, J. R. y R. G. Linderman. Response of subterranean clover to dual inoculation with vesicular arbuscular mycorrhizal fungi and a plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida*. *Soil. Biol. Biochem.* 18, 185 - 190. 1986.
- Miller R. M. y Jastrow, D. J. Mycorrhizal Fungi Influence Soil Structure. Chapter 1. En: *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Eds.: Kapulnik, Y. y D. D. Douds. Jr. 3 - 18. Kluwer Academic Publisher. Printed in the Netherlands. 2000.
- Moawad, M. Ecophysiology of vesicular - arbuscular mycorrhizae in the tropics. En: *The soil - roots interface*. Academic Press. London. pp: 197 - 209. 1979.
- Montilla E.; Rivera, R y F. Fernández. Funcionamiento de la micorrización "nativa" en plantaciones de cafeto en diferentes condiciones edáficas. XIII Congreso Científico INCA, Nov. 2002.
- Morgenstern, E y Y. Okon. The effect of *Azospirillum brasilense* and auxin on root morphology in seedlings of *Sorghum bicolor* x *Sorghum sudanense*. *Arid Soil Res. Rehabil.* 1: 115 - 127. 1987.

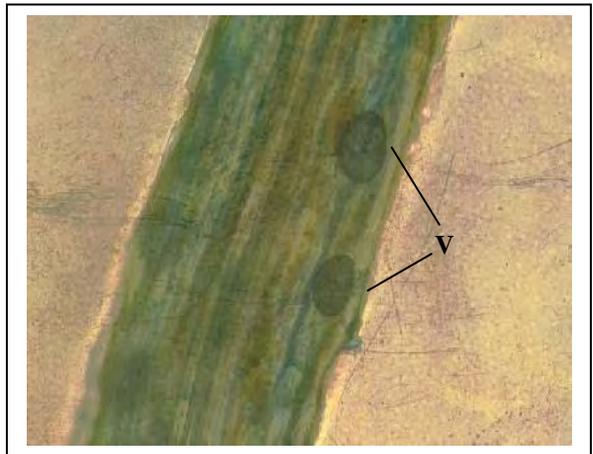
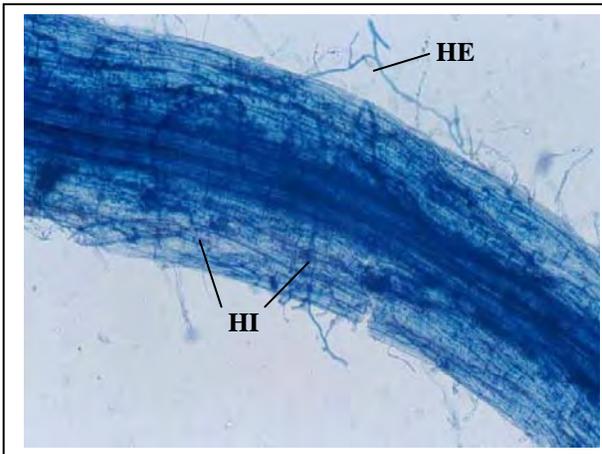
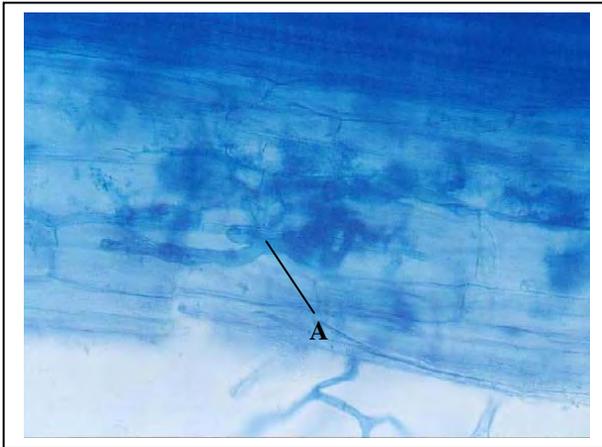
- Morton, J. B. y G. L. Benny. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon* 37, 471 - 49. 1990.
- Morton, J. B. y D. Redecker. Two new families of Glomales, *Archaeosporaceae* and *Paraglomaceae*, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*. 93(1): 181 - 195. 2001.
- Mosse, B. y G. D. Bowen. A key to recognition of some Endogone spore types. *Trans Br Mycol. Soc.* 51, 469 - 483. 1968.
- Orozco, M. O. /et al./ Micorrizas VA, micelio extramátrico y otras poblaciones microbianas asociadas a troncos en descomposición en un bosque tropical. En: Informe Provisional No 18. Ciclo Lectivo sobre el tema de Investigación en micorrizas, IFS. Stockolm. p 251 - 271. 1986.
- Packovsky, R. S. /et al./ Nutrient and growth interactions in soybeans colonized with *Glomus fasciculatum* and *Rhizobium japonicum*. *Plant and Soil*. 92, 37 - 45. 1986 .
- Paulitz, T. C. y J. A. Menge. The effects of mycoparasite on the mycorrhizal fungi *Glomus deserticola*. *Phytopatology*. 76, 351 - 354. 1986.
- Peyronel, B.; Fassi, B.; Fontana, A. /et al./ Terminology of micorrhizae. *Mycologia*, 61. 410 - 411. 1969.
- Piccini, D /et al./ Possible influence of *Rhizobium* on VA mycorrhiza metabolic activity in double symbiosis of alfalfa plants (*Medicago sativa* L) grown in a pot experiment. *Biol. Fert. Soils*. 6: 65 - 67. 1988.
- Piccini, D. y R. Azcón. Effect of phosphate solubilizing bacteria and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi on the utilization of bayovar rock phosphate by alfalfa plants using a sand vermiculite medium. *Plant and Soil*. 101, 45 - 50. 1987.
- Pirozynski, K. A. y D. W. Malloch. The origin of land plants: a matter of mycotropism. *BioSystems* 6, 153 - 164. 1975.
- Redecker D.; Kodner, R. y L. Graham. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*. 289 (5486): 1920 - 1921. 2000.

- Redhead, J. F. Endotrophic mycorrhizae in Nigeria. Some aspect of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of *Khaya grandifolia* C.D.C. Endomycorrhizas. Academic Press. London. pp: 447 - 459. 1975.
- Rivera, R. A. /et al./ Efectividad de la simbiosis micorrízica, suministro de nutrientes y nutrición de las plantas. En: XV Congreso Latinoamericano y V Cubano de las Ciencias del Suelo. Programa y Resúmenes. 15, p 113. 2001.
- Ruíz, L. Efectividad de las asociaciones micorrízicas en especies vegetales de raíces y tubérculos en suelos Pardos y Ferralíticos rojos de la Región central de Cuba. Tesis de Doctorado. 95 p. INCA, Cuba, 2001.
- Ruiz - Lozano, J. M. y R. Azcón. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum*. 95: 472 - 478. 1995.
- Sainz, M. J. y J. P. Arines. Absorbed from soil by mycorrhizal *Red clover* plants as affected by soluble P fertilization. *Soil Biol. Biochem*. 20: 61 - 67. 1987.
- Sánchez, C. Manejo de las asociaciones micorrízicas arbusculares y abonos verdes en la producción de posturas de cafeto en algunos tipos de suelos. Tesis de Doctorado. 105 p. INCA. Cuba. 2001.
- Schenck, N. C. y G. S. Smith. Additional new and unreported species of mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Florida. *Mycologia*. 74. 77 - 92. 1982.
- Secilia, J. y Bagyaraj, D. J. Selection of efficient vesicular - arbuscular mycorrhizal fungi for wetland rice (*Oryza sativa* L.) plants *Biol. Fertil. Soils*. 13: 108 - 111. 1992.
- Sieverding, E. Vesicular Arbuscular Mycorrhiza in Tropical Agrosystem. Deutsche Gesellschaft fur technische Zusammenarbeit (GTZ) GMBH, federal Republic of Germany. 371 p. 1991.
- Sieverding, E. y A. L. Gálvez. Soil and phosphate sources affect performance of va mycorrhizal fungi with cassava. *Angew. Botanik*. 62, 273 - 293. 1988.
- Sieverding, E. y Toro, S. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza V. Performance of differente VAM fungal species with cassava. *J. Agronomy & Crop Science*. 161, 322 - 332. 1988.
- Siqueira, J. O. y A. A. Franco. Biotecnologia do solo. Fundamentos e Perspectiva. MEC-ESAL-FAEPE-ABEAS. Brasilia, D.F . 235 p. 1988.

- Smith, S. E. y G. D. Bowen. Soil temperature, mycorrhizal infection and nodulation of *Medicago truncatula* and *Trifolium subterraneum*. *Soil. Biol. Biochem.* 11, 469 - 473. 1980.
- Smith, S. E. /et al./ . Nutrient Transport in mycorrhizas: Structure, Physiology and Consequences for efficiency of the symbiosis. *Plant and Soil.* 159, 103 - 113. 1994.
- Solaiman, M. Z y H. Hirata. Effects of Indigenous Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Rice Growth and N, P, K Nutrition under different water regimes. *Soil Sci. Plant Nutr.* 41 (3) 505 - 514. 1995.
- Spanu, P. /et al./ . Chitinase in roots of mycorrhizal *Allium porrum*: regulation and localization. *Plant* 177: 447 - 455. 1989.
- Strullu, D. G. Les mycorrhizes des arbres et plantes cultivees. *Technique et Documentation.* Lavoisier. Paris. 1991.
- Taylor, T. N.; Remy, W.; Hass, H. /et al./ . Fossil arbuscular mycorrhizae from early Devonian. *Mycologia* 87: 560 - 573. 1995.
- Tobar, R.; Azcón, R. y J. .M. Barea. /et al./ . Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labelled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhiza under water - stressed conditions. *New Phytology.* 126: 119 - 122. 1994.
- Trappe, J. M. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En: *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants.* Eds.: Safir, G. R. CRC Press. Boca Raton. p 5 - 25. 1987.
- Trappe, J. M. Synoptic Keys to the genera and species of zigomycetous mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 72, 1102 - 1108. 1982.
- Trimble, M. R. y N. R. Knowles. Influence of vsm and phosphorus on growth, carbohydrate partitioning and mineral nutrition of greenhouse cucumber (*Cucumis sativus L.*) plants during establishment. *Can. J. Plant Science.* 75: 239 - 250. 1995.
- Tylka, G. L. /et al./ . Axenic germination of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi effects of selected *Streptomyces* species. *Phytopatology.* 81, 754 - 759. 1991.
- Walker, C. Systematics and Taxonomy of the arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales): a possible way forward. *Agronomie* 12 (10), 887 - 897. 1992.



Esporas de diferentes cepas de hongos micorrízicos empleadas en Cuba, en los estudios de respuesta a la inoculación



Estructuras fúngicas intrarradicales desarrolladas durante el proceso de simbiosis micorrízica en el cultivo del tomate (nótese la presencia de arbusculos tipo Arum: A; hifas extrarradicales: HE e intrarradicales: HI y vesículas: V).