

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Unidad Laguna

División de Carreras Agronómicas



**LA IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRÍDICOS
ARBUSCULARES (HMA) EN LA AGROECOLOGÍA**

Por:

Saúl Gregorio Zarate

Monografía

**Presentada como requisito parcial para obtener el título de
Ingeniero en Agroecología**

Torreón, Coahuila, México.

Diciembre 2013

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
Unidad Laguna
División de Carreras Agronómicas

LA IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRÍDICOS ARBUSCULARES (HMA) EN
LA AGROECOLOGÍA

Monografía

PRESENTA

Saúl Gregorio Zarate

QUE SOMETE A CONSIDERACION DEL H. JURADO EXAMINADOR

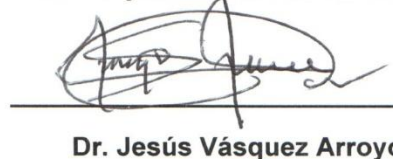
PRESIDENTE:


M. C. Genoveva Hernández Zamudio

VOCAL:


Dr. Alejandro Moreno Reséndez

VOCAL:


Dr. Jesús Vásquez Arroyo

VOCAL SUPLENTE:


M. C. Gerardo Zapata Sifuentes


Dr. Francisco Javier Sánchez Ramos

Coordinador de la División de Carreras Agronómicas



Coordinación de la División de
Carreras Agronómicas

Torreón, Coahuila, México.

Diciembre 2013

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
Unidad Laguna
División de Carreras Agronómicas

Monografía

LA IMPORTANCIA DE LOS HONGOS MICORRÍDICOS ARBUSCULARES (HMA) EN
LA AGROECOLOGÍA

PRESENTA

Saúl Gregorio Zarate

Elaborada bajo la supervisión del comité de asesoría y aprobada como requisito
parcial para obtener el título de:

Ingeniero en Agroecología

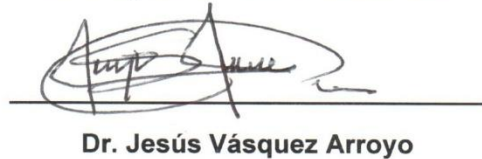
Asesor Principal:


M. C. Genoveva Hernández Zamudio

Asesor:


Dr. Alejandro Moreno Reséndez

Asesor:


Dr. Jesús Vásquez Arroyo

Asesor:


M. C. Gerardo Zapata Sifuentes


Dr. Francisco Javier Sánchez Ramos

Coordinador de la División de Carreras Agronómicas



Coordinación de la División de
Carreras Agronómicas

Torreón, Coahuila, México.

Diciembre 2013

AGRADECIMIENTOS

A Dios mi Padre y Amigo Fiel que siempre está conmigo sobre todo en los momentos más difíciles siempre me ha llenado de Bendiciones y me ha permitido llegar a esta etapa de mi Vida dándome siempre lo que necesito.

A mis Padres Francisco e Isabel por todo su apoyo, su amor y por todos los sacrificios y esfuerzos que han hecho para hacer de mi un hombre de bien, por estar siempre conmigo acompañándome en el camino por esto y muchas cosas más les doy GRACIAS.

A mis Abuelas Guadalupe y Soledad por todo su Amor y su Apoyo moral, espiritual y económico que siempre me han brindado.

A mi Alma Mater la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por abrirme sus puertas, cobijarme en su seno y brindarme la oportunidad de formarme como profesionista dándome las bases para enfrentarme al mundo cotidiano y laboral resolviendo los problemas que se me presente día a día.

Al Departamento de Agroecología del cual me siento muy orgulloso de haber formado parte, y a todos los Maestros del mismo por transmitirme sus conocimientos en las aulas y por el apoyo que siempre me brindaron.

A mis Asesores M. C. Genoveva, Dr. Alejandro, Dr. Jesús y al M. C. Gerardo por sus conocimientos y tiempo dedicado en la realización y revisión de este trabajo.

A la M. C. Genoveva Hernández Zamudio por toda la paciencia que siempre tuvo, por consejos y todo el apoyo brindado para que yo le echara ganas y saliera adelante.

A mis Amigos Jesús Emmanuel, Tania, Mónica, Jesús, Ely, Víctor, Beto y Christian que fueron como mis hermanos durante todo el tiempo que compartimos en la Universidad, por su Apoyo y sincera Amistad gracias y se les quiere.

A mi entrenador Francisco “Chino” Galindo por sus consejos, su apoyo y la amistad que siempre me brindo, y a todos mis compañeros del equipo de beisbol “Buitres” con quienes compartí triunfos y derrotas siempre los recordare.

A todas las Personas que siempre me han apoyado durante toda mi vida familiares, amigos y personas que de una u otra manera han influido en mi vida les agradezco por sus consejos y ayuda para llegar a realizar este logro

DEDICATORIAS

A Dios mi Padre y Amigo Fiel por iluminarme, bendecirme, jamás abandonarme y darme la oportunidad de vivir en el seno de una familia maravillosa.

A mis Padres Francisco e Isabel por darme siempre su amor, enseñarme el valor de la familia, por formarme como ser humano, por ser ejemplo de trabajo y honestidad, por ser siempre tan nobles y comprensivos sobre todo en los errores que eh cometido y por brindarme apoyo incondicional que se que seguirán brindándome toda la vida. LOS AMO PAPAS.

A mis Abuelas Guadalupe y Soledad por su apoyo incondicional moral, espiritual y económico y su amor infinito, y a mi Abuelo Carlos (q.e.p.d.) por sus sabios y valiosos consejos.

A mi Hermanos Emmanuel y Cesar Iván que han estado conmigo en cada momento de mi vida brindándome cariño, comprensión, confianza, amor y por tantos momentos que hemos vivido como hermanos, son fuente de mi inspiración para salir adelante.

INDICE

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS.....	iv
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
I. INTRODUCCION.....	1
1. Los servicios prestados por las micorrizas arbusculares en los agroecosistemas....	6
2. Influencia de las Micorrizas Arbusculares en el Suelo	12
3. Absorción de Fósforo por los HMA.....	15
4. Los HMA y la tolerancia de las plantas frente al estrés abiótico.....	17
5. Protección conferida de los HMA a las plantas por estrés biótico.....	20
6. Los HMA y la calidad de las plantas nutritivamente	24
7. Recursos necesarios para la gestión de los servicios de los HMA en los ecosistemas.....	28
II. CONCLUSIONES.....	34
III. LITERATURA CITADA	36

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Servicios Prestados a los ecosistemas por los HMA	11
Cuadro 2. Reducción de enfermedades y el efecto sobre el crecimiento de la planta provocada por HMA en plantas de tomate infectadas por hongos patógenos, oomicetes y nematodos	23
Cuadro 3. Efecto de los HMA sobre el metabolismo secundario en hojas, raíces y frutas/tubérculos de diferentes cultivos usados como alimentos o con fines medicinales .	27
Figura 1. Representación de la colonización de las células de la raíz por micorrizas arbusculares.....	7
Figura 2. Representación del efecto del micelio externo de los HMA y la estabilización de los agregados del suelo.....	13

RESUMEN

Los Hongos Micorrícicos Arbusculares representan a los simbioses más importantes en los ecosistemas, realizan simbiosis con el 90% de las plantas del planeta, por lo que constituyen un grupo primordial en la diversidad del suelo, además de prestar servicios ecológicos de alto impacto en la Agroecología. Influyen en el suelo de manera tal que mejoran su estructura y contribuyen a el mejoramiento del mismo. Son fundamentales para que la planta realice una mejor absorción de elementos nutritivos tales como el Fosforo, Nitrógeno y otros macroelementos y macroelementos. Representan un factor fundamental en la protección de las plantas en condiciones de estrés abiótico como contaminación de suelo por metales pesados o la salinización, y en dan a la planta amplia protección frente a estrés abiótico causado por plagas y enfermedades. Contribuyen también en la mejora de calidad nutricional de sus hospederos ya que enriquecen su zona radicular. Por lo tanto es prioridad realizar acciones que contribuyan a mejorar la diversidad, calidad y aprovechamiento de los hongos para mejorar la productividad y lograr la estabilidad agrícola.

Palabras Clave: Hongos, Simbiosis, Agricultura Sustentable, Suelo, Ecología.

ABSTRACT

Arbuscular Mycorrhizal Fungi represent the most important ecosystems symbionts , symbiosis performed with 90 % of the plants on the planet , so they are a major group in soil biodiversity , ecological services as well as providing high impact on Agroecology . Influencing ground so improving their structure and contribute to the improvement of the same . Are essential for the plant perform better absorption of nutrients such as phosphorus, nitrogen and other macro- and macro . They represent a key factor in the protection of plants under abiotic stress as soil contamination by heavy metals or salinization, and give comprehensive protection against abiotic plant stress caused by pests and diseases. Also contribute in improving nutritional quality of their hosts and that enrich their root zone. Therefore priority is actions that contribute to improving the diversity, quality and use of fungi to improve agricultural productivity and achieve stability.

Keywords: Fungi, Symbiosis, Sustainable Agriculture, Soil, Ecology.

I. INTRODUCCION

Los hongos son un componente fundamental de las comunidades microbianas del suelo en el que funcionan como descomponedores, patógenos y mutualistas como es el caso de las micorrizas, entre los miembros de este último grupo, los Hongos Micorrícicos Arbusculares (HMA) realizan las asociaciones más importantes en los agroecosistemas (Lumini *et al.*, 2010). Éstos constituyen un grupo clave funcional de la diversidad del suelo que contribuye de manera significativa a la productividad de los cultivos y a la sustentabilidad de los ecosistemas con las nuevas estrategias de producción de plantas. Los HMA, son capaces de establecer una interacción simbiótica con los órganos de la raíz del 80% de las familias de plantas, ya que no solo mejoran el crecimiento de éstas a través de una mayor absorción de fósforo (P) disponible en el suelo y otros elementos nutritivos minerales esenciales para su crecimiento, sino que también presentan efectos no nutricionales como participación en el proceso de agregación de las partículas de los suelos, la prevención de la erosión y el alivio de estrés causado por factores bióticos y abióticos (Smith y Read, 2008).

Los efectos benéficos de los HMA sobre el rendimiento de la planta y la salud del suelo son esenciales para la gestión sustentable de los sistemas agrícolas (Jeffries *et al.*, 2003; Barrios, 2007). Sin embargo, desde la "revolución verde", en general se ha dado muy poca atención a los microorganismos benéficos del suelo y en particular a los HMA. Sin embargo la sociedad se beneficia de una multitud de recursos, procesos naturales y gestión de los ecosistemas, en la cual los HMA hacen una contribución fundamental. Estos recursos y procesos, que se

denominan servicios de los ecosistemas, incluyen productos como alimentos y procesos como la transferencia de elementos nutritivos. Lo cual beneficia de manera significativa a las crecientes necesidades y exigencias humanas las cuales han llevado a un aumento en la demanda de los recursos extraídos de los ecosistemas, a un mayor consumo mundial de recursos naturales y a una disminución significativa de los servicios de los ecosistemas (Gianinazzi *et al.*, 2010).

La mayoría de las personas ha estado bajo la ilusión de que los servicios de los ecosistemas son libres, invulnerables e infinitamente disponibles, se da por hecho que los beneficios públicos, carecen de un mercado formal y están tradicionalmente ausentes en la hoja de balance de la sociedad. Desde 1997, los economistas, los ecologistas y otros profesionistas interesados en el cuidado del ambiente han unido sus fuerzas para estimar el valor anual de los servicios que proporcionan los ecosistemas (Costanza *et al.*, 1997; Daily, 1997; Boyd y Banzhaf, 2007; Wallace, 2007; Fisher y Kerry Turner, 2008). Aunque la mayoría de los servicios no entran en el mercado y son difíciles de calcular, las estimaciones mínimas son iguales o exceden el producto nacional bruto mundial (Pimm, 1997). Los servicios prestados por los HMA son gratuitos, pero poseen un alto valor, así por ejemplo se estimó el ciclo de los elementos nutritivos en 17 billones de dólares al año lo cual es el valor más alto entre los servicios prestados a los ecosistemas (Turrini y Giovannetti, 2012). Hace algunos años, en 1997 un equipo de investigadores de los EE.UU., Argentina y los Países Bajos calculó un precio aproximado de 33 billones de dólares al año a todos los servicios fundamentales del ecosistema. Esto es casi el doble del valor del producto nacional bruto

mundial. En dicho estudio, dos de los servicios más importantes de los ecosistemas: "la formación del suelo y el ciclo de elementos nutritivos ", fueron estimados en \$ 17,1 y 2,3 billones de dólares respectivamente. (Costanza *et al.*, 1997). Lo cual da una idea del gran incremento del valor de estos servicios con el paso del tiempo.

Algunos países utilizan los sistemas tributarios para proteger el ambiente mediante la restricción de los niveles de las actividades contaminantes (por ejemplo, impuesto sobre el carbono) o para estimular el desarrollo de las políticas auspiciosas al ambiente (Reforma Fiscal Ecológica), tal es el caso de Costa Rica el cual ha sido de los primeros países en realizar un esfuerzo nacional para proteger los servicios de los ecosistemas (Pagiola, 2008). En 1996, este país aprobó la Ley Forestal N° 7575, que reconoce cuatro servicios fundamentales prestados por los bosques de la nación: la captura de carbono, los servicios hidrológicos, la protección de la biodiversidad y la belleza escénica. Esta ley establece un marco para el pago por servicios ambientales, que se establece en un programa denominado Pagos por Servicios Ambientales (PSA), el cual es administrado por el Fondo Nacional Forestal (FONAFIFO), dicha ley establece que a los propietarios y todos los futuros compradores de la tierra se les proporcionara el Pago de Servicios de Ecosistemas, durante 20 Años, a través de la reforestación, la gestión sustentable, la conservación y las actividades de regeneración (Gianinazzi *et al.*, 2010).

El suministro de productos agrícolas y servicios de los ecosistemas son evidentemente esenciales para la existencia humana y la calidad de vida, sin embargo, las prácticas agrícolas recientes han aumentado considerablemente la

oferta mundial de alimentos, lo cual ha tenido impactos accidentales, perjudiciales para el ambiente y sobre los servicios ecosistémicos. La agricultura de alta intensidad se ha centrado principalmente en la productividad en lugar de integrar la gestión de los recursos naturales en la seguridad de la producción alimentaria, lo cual significa hacer una reducción en el uso de maquinaria agrícola, los monocultivos y uso sin control de sintéticos (fertilizantes, pesticidas) ya que dichas labores agronómicas degradan la calidad del agua, reducen las tierras cultivables, los recursos forestales y la fertilidad del suelo (Foley *et al.*, 2005).

En consecuencia, se necesitan nuevos métodos convenientes para gestionar los servicios de los ecosistemas de la Tierra, ya que la pérdida de los mismos tendrá consecuencias importantes para la producción sustentable de alimentos de cara a una población mundial cada vez mayor. La agricultura es el mejor ejemplo de interacción entre los seres humanos y el ambiente, reconciliando así la producción de cultivos y la integridad del ambiente, es decir, la producción agrícola sustentable, lo cual es un gran desafío para la agricultura y los agricultores en el futuro (Robertson y Swinton, 2005).

Esto implica la necesidad de desarrollar estrategias de manejo del cultivo que optimicen la fertilidad del suelo, la diversidad biológica y la robustez del cultivo (Altieri, 1995), mediante la creación de agroecosistemas que respeten los procesos ecológicos naturales y la productividad a largo plazo (Altieri, 1999). En este contexto, los servicios prestados por los ecosistemas debido a la diversidad del suelo en el mantenimiento de la calidad del mismo, la sanidad vegetal y la resistencia de éste a diferentes tipos de estrés son muy pertinentes (Smith y Read, 2008).

Es por ello que se ha puesto mayor énfasis en el estudio de los servicios prestados por los ecosistemas, en particular, los microorganismos del suelo que forman relaciones mutuamente benéficas con las raíces de las plantas se han convertido en el objetivo de mayor interés en la investigación y el desarrollo agrícola, ya que ofrecen una alternativa biológica para promover el crecimiento de las plantas y reducir los insumos externos en los sistemas sustentables (Hart y Trevors, 2005).

El objetivo de esta monografía es el de destacar el papel clave que la simbiosis de los HMA desarrolla, como proveedor de servicios de los ecosistemas (Cuadro 1), para garantizar la productividad y la calidad de las plantas en los sistemas emergentes de la agricultura sustentable.

1. Los servicios prestados por las micorrizas arbusculares en los agroecosistemas

Los organismos del suelo, especialmente los HMA, han recibido poca atención en el campo de la conservación biológica, a pesar de que tienen un papel crucial en la producción de los servicios ecosistémicos fundamentales, tales como la fertilidad del suelo, la formación y el mantenimiento del mismo, el ciclo de elementos nutritivos y la dinámica de las comunidades vegetales (Turrini y Giovannetti, 2012), y, por lo tanto, se ha considerado a los HMA entre los organismos ecológicos más importantes del planeta.

Los pasos secuenciales del proceso de colonización de la raíz por los HMA son bien conocidos, después de la germinación de las esporas y el crecimiento del tubo germinal, el hongo invade la raíz, una vez dentro de la corteza, las hifas de hongos penetran en las células corticales, y en cada celda, el hongo se diferencia para formar una estructura altamente ramificada llamado arbusculo (Figura 1). Aunque éstos pueden llenar la mayor parte del espacio celular, no ponen en peligro la integridad de la membrana plasmática de la planta, las células corticales responden a la invasión envolviendo el arbusculo en una membrana de acogida especializada conocida como la membrana periarbuscular, la interface generada entre la membrana arbuscular fúngica y la membrana periarbuscular de la planta se ha propuesto como el sitio de intercambio de soluto entre los simbioses (Javot *et al.*, 2007).

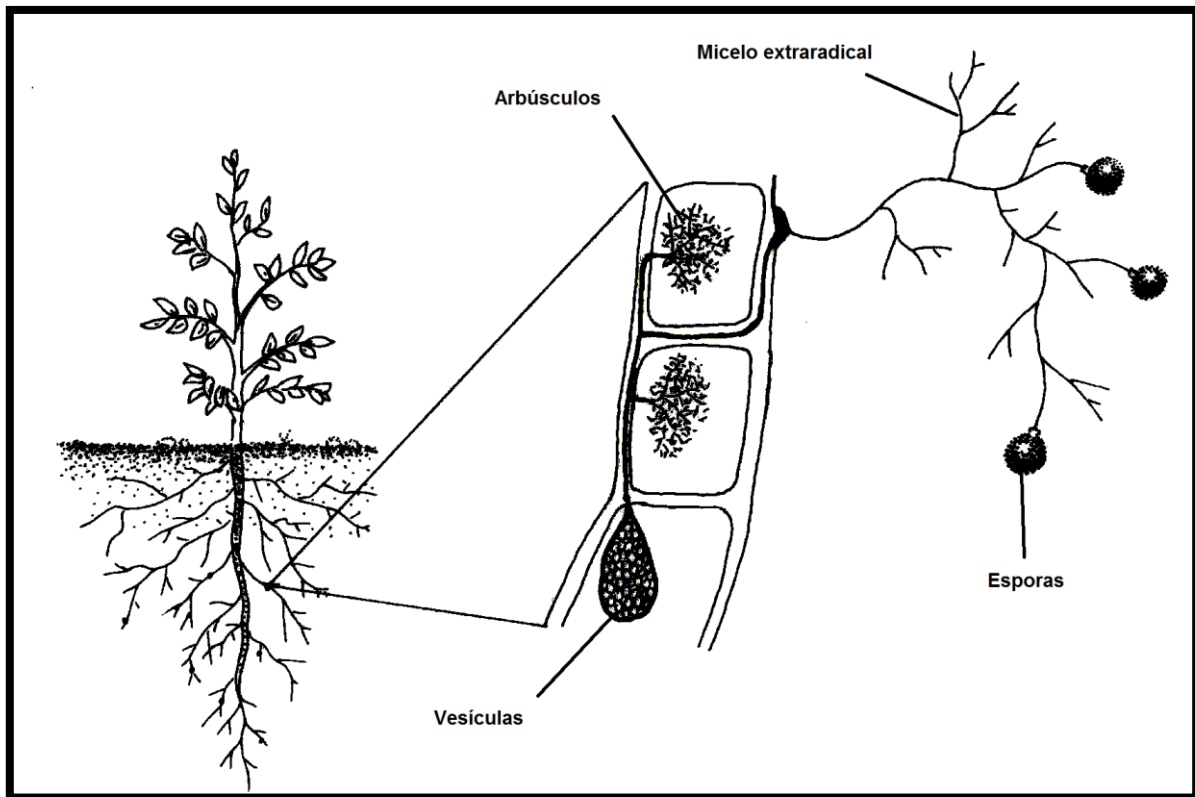


Figura 1. Representación de la colonización de las células de la raíz por micorrizas arbusculares.

Fuente: (Montaño-Arias *et al.*, 2008)

La historia evolutiva de las plantas de la Tierra está estrechamente entrelazada con la evolución de los HMA; las primeras evidencias de la existencia del phylum Glomeromycetes proviene de esporas e hifas observadas en los fósiles del periodo Ordovícico, datos de hace unos 460 millones de años (Redecker *et al.*, 2000). En ese momento, las plantas terrestres se encontraban en un estadio de evolución muy temprano (Gensel, 2008) y muy probablemente habían alcanzado la complejidad morfológica de las hepáticas de hoy y plantas no vasculares. Las estructuras de los arbusculos de las plantas fósiles del periodo Devónico (hace 400 Millones de años), indican la presencia probable de las asociaciones de HMA

(Remy *et al.*, 1994), aunque en ese momento las plantas todavía no habían desarrollado raíces como tales, de modo que la existencia de los HMA es más antigua que las raíces verdaderas (Roth-Nebelsick y Konrad, 2003).

Esta integración morfológica temprana de los tejidos vegetales y de los hongos es probable que se refleje en estos dos socios mediante la genómica básica y los programas metabólicos que han persistido a lo largo de los siglos. Sin embargo, con la evolución las plantas se han diversificado fuertemente, alcanzando aproximadamente 260.000 especies existentes, que en muchos casos se pueden asignar a nichos o hábitats ecológicos diferentes. Por el contrario los Glomeromycetes parecen haber permanecido relativamente sin cambios durante cientos de millones de años, una situación que se ha interpretado como la estasis morfológica (Croll y Sanders, 2009), debido a que en la actualidad no se conocen más de 245 morfoespecies (Schüßler *et al.*, 2001).

Hoy en día se conoce que la mayoría de las plantas de los cultivos agrícolas hacen asociación con los HMA, éstos y el uso de las practicas intensivas de manejo en los sistemas agrícolas son frecuentes pero no siempre incompatibles lo cual se refleja en la diversidad de los HMA en el suelo (Hijri *et al.*, 2006). La pregunta que surge es ¿cuál es el beneficio agroecológico de tal diversidad? Y con el fin de responder a dicha pregunta surge la hipótesis, de que una comunidad diversa de hongos HMA ofrece un conjunto de diversos servicios a los ecosistemas, pero es necesario la realización de trabajos que aporten mayor claridad sobre las relaciones de diversidad/función de éstos. Por un lado, las especies fúngicos de los HMA aislados pueden mostrar una diversidad fisiológica clara (Giovannetti y Gianinazzi-Pearson, 1994; Munkvold *et al.*, 2004), mientras

que, por otro lado, la selección de otros HMA o de otras variedades vegetales en condiciones de alto contenido de elementos nutritivos que ignoran la actividad simbiótica puede conducir a la generación de genotipos de plantas que son menos o no receptivos a las micorrizas (Toth *et al.*, 1990; Hetrick *et al.*, 1993; Zhu *et al.*, 2001).

Es debido a la selección de variedades vegetales mejoradas que se ha perdido la actividad simbiótica como se ha observado en la soya (Kiers *et al.*, 2007). Dicha selección tiene efectos destructores sobre la función simbiótica, y son propensos a pasar desapercibido en la agricultura de altos insumos, pero son muy relevantes en las condiciones donde la agricultura es de bajos insumos. En este contexto, los esfuerzos deben hacerse para aclarar el posible efecto negativo de la reproducción en función de los HMA mediante la comparación de variedades mejoradas convencionalmente con las adaptadas a las condiciones de bajos insumos (Hildermann *et al.*, 2010). Sin embargo, cabe destacar que no se conoce ningún caso en el que una planta huésped haya perdido totalmente su capacidad para formar simbiosis con los HMA a través de la selección regular o actividades de mejoramiento. Incluso se ha sugerido que, en ausencia de una respuesta de crecimiento positivo de la planta huésped, los hongos simbiotes todavía pueden ser responsables de una gran parte de la absorción de fósforo en las plantas (Smith *et al.*, 2009).

Basándose en el hallazgo de que la diversidad de plantas influyen la diversidad de los HMA (Johnson *et al.*, 2004), se han estado acumulando pruebas de que los monocultivos a largo plazo pueden tener un efecto perjudicial sobre la diversidad de los mismos a pesar de que puede ser difícil en cada caso separar los efectos

directos de factores de manejo agrícola intensivo, tales como entrada alta de elementos nutritivos, pesticidas y la alteración del suelo (An *et al.*, 1993; Oehl *et al.*, 2003; Hijri *et al.*, 2006). Por lo tanto, la simbiosis micorrízica es un componente esencial de la mayoría de las plantas y el desafío para la agricultura hoy en día radica en la posibilidad de aprovechar los numerosos servicios de los ecosistemas en la estabilización del suelo tales como la reducción de daño causados por diferentes tipos de estrés, incluidos los que son difíciles de controlar, y se ha considerado en la Agricultura Sustentable a los HMA como agentes de biofertilización, bioprotección y biorregulación, Y es ubicuidad de los HMA y su interacción entre el suelo y las raíces de las plantas los hace un grupo fundamentalmente funcional de la diversidad del microbiana del suelo debido a que sus actividades nutricionales y no nutricionales influyen profundamente en los procesos de los ecosistemas que contribuyen a los servicios de estos en la Agroecología (Cuadro 1) (Cangahuala-Inocente *et al.*, 2011; Gianinazzi *et al.*, 2010).

Cuadro 1. Servicios Prestados a los ecosistemas por los HMA

Función de los HMA	Servicio Prestado al Ecosistema
Modificación morfológica de la raíz y desarrollo de una compleja red de micelio en el suelo	Aumentar la adherencia planta/suelo y la estabilidad del suelo (acción de unión y mejora la estructura del suelo)
El aumento de nutrientes minerales y absorción de agua por las plantas	Promover el crecimiento de las plantas al mismo tiempo que reduce los requerimientos de fertilizantes
Efecto amortiguador contra el estrés abiótico	Aumento de la resistencia de plantas a la sequía, salinidad, contaminación metales pesados y del agotamiento de nutrientes minerales
Secreción de "glomalina" en el suelo	Aumenta la estabilidad del suelo y la retención de agua
Protección contra patógenos de la raíz	Aumento de resistencia de las plantas frente a estreses bióticos y reducir la entrada fotoquímicos (véanse los Cuadros 2 y 3)
Modificación del metabolismo de la planta y su fisiología	Biorregulación del desarrollo de la planta y aumento de la calidad de las plantas para la salud humana

Fuente : (Gianinazzi *et al.*, 2010)

2. Influencia de las Micorrizas Arbusculares en el Suelo

Dentro del suelo los sistemas biológicos necesitan el mismo cuidado que los sistemas de la superficie, debido a que los HMA son esenciales en las prácticas de gestión sustentable de la tierra, sus efectos benéficos en las plantas los han llevado a ser considerados como bioinoculantes para la silvicultura, la agricultura y la horticultura (Robinson-Boyer *et al.*, 2009). Dichos hongos alivian los diferentes tipos de estrés del suelo, tales como la contaminación por metales pesados, la compactación y la salinidad que pueden disminuir el crecimiento de la planta y por lo tanto su producción (Gamalero *et al.*, 2009a).

Los HMA puede aumentar significativamente el crecimiento de plantas y la producción bajo estrés debido a la formación de redes de hifas extensas y la producción de productos bioquímicos (Miransari, 2010). Durante su desarrollo las hifas de los HMA crecen fuera de la raíz desarrollando una compleja red que se ramifica, en el suelo circundante, la cual puede alcanzar hasta 30 m de hifas por gramo de suelo (Cavagnaro *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2009). Esta red puede fabricar hasta 50% más de micelio de hongos en el suelo (Rillig *et al.*, 2002), lo cual representa una parte importante de la biomasa microbiana del mismo (Leake *et al.*, 2004). Esta red de micelio puede tener una acción vinculante para el suelo y mejorar la estructura de este. Además, los HMA tienen la capacidad de realizar la secreción de una glicoproteína que es una sustancia “pegajosa”, denominada glomalina que mejora la estructura del suelo (Miransari, 2011; Rillig *et al.*, 2002), con lo cual también contribuye a su estabilidad y la retención de agua (Bedini *et al.*, 2009).

La combinación de una amplia red de hifas y la secreción de la glomalina son consideradas como los elementos más importantes para ayudar a estabilizar los agregados del suelo (Figura 2) (Andrade *et al.*, 1998; Rillig y Mummey, 2006). Ésta se produce en las paredes celulares de los HMA y se deposita en el suelo después de la muerte de las hifas como consecuencia de ello parecen jugar un papel ecológico importante no sólo en la vegetación, sino también en fitoestabilización en suelos contaminados por metales pesados y a su vez, puede ayudar a las plantas micorrizadas a sobrevivir en este tipo de suelos (Xu *et al.*, 2012). Lo que conducen a un aumento de la estabilidad estructural del suelo y su calidad (Bedini *et al.*, 2009; Caravaca *et al.*, 2006).

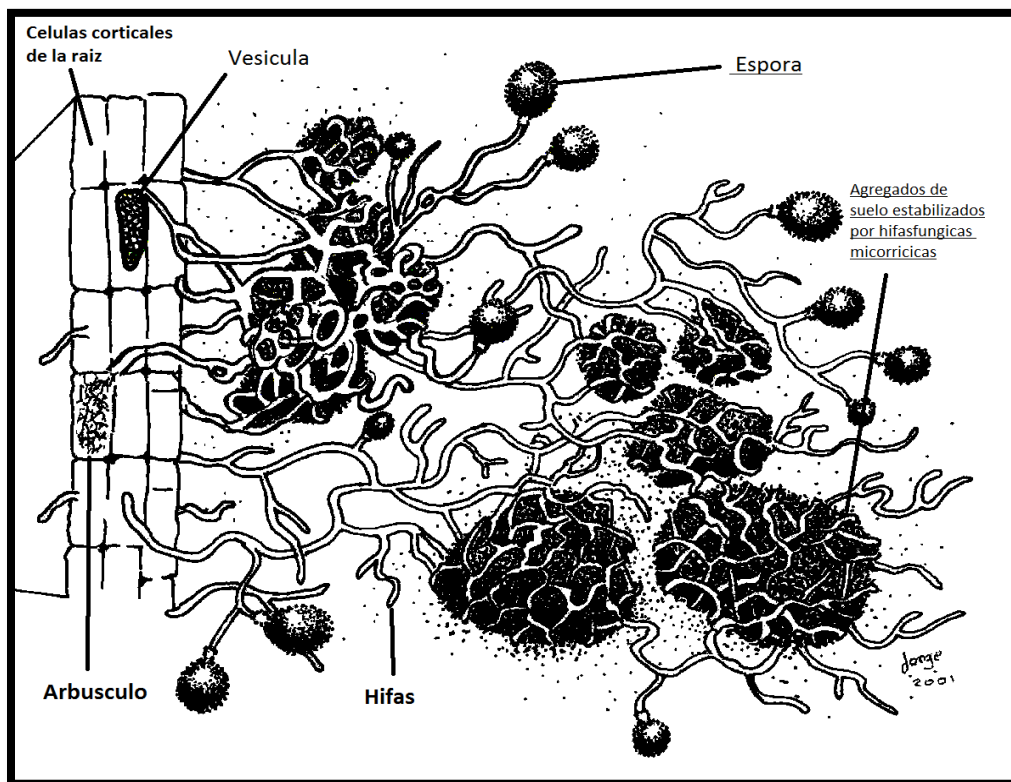


Figura 2. Representación del efecto del micelio externo de los HMA y la estabilización de los agregados del suelo.
Fuente: (Montaño-Arias *et al.*, 2008)

Las prácticas agronómicas como el monocultivo, la labranza o la fertilización con frecuencia se ha observado que tienen impacto negativo sobre la cantidad y la diversidad de HMA presentes en los suelos según las Naciones Unidas (Helgason *et al.*, 1998; Oehl *et al.*, 2005). La manera en que los HMA benefician la estructura del suelo es a través de: a) la unión de partículas del suelo en hifas extra radicales, b) el enredo de microagregados por hifas en macroagregados, y c) proporcionan una fuente de C para las plantas y los microorganismos después de la degradación de éstos en el suelo (Miransari, 2010). Por lo tanto una reducción en la biomasa fúngica dará lugar a un efecto negativo en la estabilidad del suelo y, en consecuencia aumentará el riesgo de erosión del mismo. Este servicio no debe ser subestimado, por ejemplo en el Reino Unido, la pérdida de productividad debido a la erosión de los suelos agrícolas se ha estimado en $9.990.000 \text{ €}\cdot\text{año}^{-1}$ (Görlach *et al.*, 2004). Puesto que el suelo es un recurso no renovable en una escala de tiempo humano, el impacto de la erosión a menudo es acumulativo y en la mayoría de los casos irreversible (Gianinazzi *et al.*, 2010).

3. Absorción de Fósforo por los HMA

El fósforo es un macroelemento importante en las primeras etapas de crecimiento de las plantas para el desarrollo de sus partes reproductivas, almacenamiento de energía y transferencia de la misma, así como un componente de muchos compuestos estructurales y de crecimiento de la raíz (Baird *et al.*, 2010). En muchos ecosistemas, los niveles de fósforo disponible para las plantas son limitantes para su crecimiento y esto tiene un impacto significativo en la agricultura, especialmente en las regiones donde se practica la agricultura de bajos insumos, es por ello que algunas plantas adquieren este macroelemento través de los HMA (Javot *et al.*, 2007). Y es debido a que el fósforo es uno de los tres macroelementos principales utilizados en la agricultura que se debe tener especial cuidado en el aprovechamiento del mismo ya que las fuentes de roca fosfórica son limitadas en la actualidad, las reservas mundiales de fosfatos se agotarán en unos 100 años (Herring y Fantel, 1993). Aunque el consumo de triples fosfatos se ha reducido en los países desarrollados entre 2000 y 2006 en 36%, éste sigue alcanzando un consumo anual de 0,3 millones de toneladas, mientras que en el mismo tiempo en los países en desarrollo su consumo aumentó un 36% en alcanzando 2,1 millones de toneladas consumidas (Gianinazzi *et al.*, 2010).

Y es el exceso de aplicación de fertilizantes de fosfato una causa importante de la eutrofización del agua, y por lo tanto la mejora en la eficiencia de absorción del fósforo por las plantas es una prioridad. El fósforo inorgánico (Pi) tiene capacidad de difusión muy limitada en los suelos y es de rápida absorción del mismo por las

raíces de las plantas por lo que se generan zonas de vaciamiento de Pi en la superficie de la raíz que resulta en una disminución de éste absorbido en las zonas cercanas a la planta (Marschner y Marschner, 1994; Roose y Fowler, 2004). Una solución viable a este problema es la utilización de los HMA ya que pueden mejorar la solubilidad y disponibilidad de diferentes elementos nutritivos, que puede mejorar la disponibilidad de Pi a la planta en condiciones diferentes, incluyendo las condiciones de estrés del suelo (Miransari, 2011).

La red de micelio fúngico conectado de las raíces a los HMA aumenta en varios órdenes de magnitud el volumen de suelo que pueden ser explorado por una planta de manera que una raíz micorrizada es más eficiente en la absorción de fósforo que una raíz no micorrizada (Smith y Read, 2008). Es por ello que la formación de estructuras simbióticas con los HMA se considera como la respuesta más generalizada para aumentar la adquisición de Pi por las plantas (Plassard y Dell, 2010). Dadas las condiciones de campo, se ha estimado que una reducción del 80% de los fertilizantes a base de fosfato podría presentarse si se realiza la inoculación con HMA, por lo tanto es evidente que las reducciones en la aplicación de fosfato tienen importantes impactos económicos y ambientales (Jakobsen, 1995).

4. Los HMA y la tolerancia de las plantas frente al estrés abiótico

El estrés abiótico causa grandes pérdidas en la productividad agrícola. El agotamiento de minerales, la sequía, la salinidad, los metales pesados o el calor son problemas graves en muchas partes del mundo, en particular en las zonas áridas y semiáridas (Evelin *et al.*, 2009). Se prevé que dos tercios de la tierra cultivable pueden desaparecer en África, un tercio en Asia y una quinta parte en América del Sur para 2025, y que el área de tierra cultivable por habitante en el mundo se reducirá a 0,15 hectáreas en 2050. En los EE.UU. y España, una tercera parte de estos países están sufriendo la desertificación (Gianinazzi *et al.*, 2010).

Y es debido a este y otros tipos de estrés abiótico anteriormente mencionados, que se genera una respuesta común en los organismos la cual consiste en la acumulación de azúcares y otros solutos compatibles como osmoprotectores, que actúan mediante la estabilización de biomoléculas (Ocon *et al.*, 2007). Por lo tanto el potencial de los HMA para mejorar la tolerancia de las plantas en condiciones de estrés abiótico, ha sido ampliamente reconocido (Smith y Read, 2008), y su manipulación en los sistemas agrícolas sustentables será de gran importancia para la calidad del suelo y la productividad de los cultivos en las condiciones edafoclimáticas graves (Lal, 2009). Entre los ejemplos más recientes de la utilización de microorganismos benéficos del suelo para mejorar la tolerancia de los cultivos frente a condiciones de estrés abiótico, se han hecho estudios sobre el

efecto sinérgico de bacterias inoculadas y HMA de ambientes secos y de crecimiento de las plantas bajo estrés hídrico (Marulanda-Aguirre *et al.*, 2008; Marulanda *et al.*, 2009).

Los HMA demostraron promover la tolerancia de las plantas frente al estrés salino debido a que mejoran la absorción de elementos nutritivos, el equilibrio de iones de protección enzimática, las condiciones rizosféricas, protegen a las raíces de agentes patógenos y estimulan la producción de hormonas de crecimiento en las plantas (Sheng *et al.*, 2008; Evelin *et al.*, 2009), esto subraya el interés de manipular a los HMA como aislados fúngicos procedentes de los suelos secos para la revegetación de los sitios de tierras degradadas para mejorar la calidad del suelo, y para luchar contra la desertificación en los ecosistemas mediterráneos. Por ejemplo, una cepa tolerante a la sequía indígena de *Glomus intraradices* asocia con una bacteria nativa redujo en un 42% el agua necesaria para la producción de *Retama sphaerocarpa* (Marulanda *et al.*, 2006).

Otro ejemplo se da en las plantaciones de olivos en España donde los HMA alivian el estrés salino o en las zonas áridas de África del Norte, donde los rendimientos de la palma se ven afectados considerablemente por la sequía y la salinidad del suelo (Bouamri *et al.*, 2006; Porrás-Soriano *et al.*, 2009).

Por otro lado la simbiosis entre la planta y los HMA que se da en las plantas metalofitas las hace capaces de vivir en condiciones de estrés por metales pesados gracias a la abundante colonización de estos en sus raíces (Miransari, 2010). Es por ello que un área importante de investigación, es la inoculación de los HMA lo cual se ha convertido en una herramienta potencial para mejorar la tolerancia de las plantas a las condiciones de estrés ambiental para la vegetación

de los suelos contaminados por metales pesados industriales o naturales. Hay muchos ejemplos en la literatura para ilustrar el papel de la simbiosis de los HMA, aunque los mecanismos subyacentes no están completamente entendidos (Khade y Adholeya, 2009). La aparición de HMA en especies de plantas acumuladoras que se encuentra naturalmente en los suelos ricos en metales, ofrece posibilidades de uso de estas plantas junto con los HMA como estrategia de fitorremediación (Turnau y Mesjasz-Przybylowicz, 2003; Gamalero *et al.*, 2009b).

Por otra parte, muchos fertilizantes fosfatados son una importante fuente de contaminación del suelo debido al cadmio en los ecosistemas agrícolas, por lo cual se debe hacer una reducción en la dependencia de los cultivos a los fertilizantes fosfatados (Lugon-Moulin *et al.*, 2006; Nziguheba y Smolders, 2008). Los HMA a través de su red de micelio, no solo mejoran la absorción de fósforo inorgánico por las raíces, sino que también tiene un efecto amortiguador sobre la absorción de cadmio, lo que reduce el efecto tóxico del cadmio en el crecimiento de la planta (Rivera-Becerril *et al.*, 2002; López-Millán *et al.*, 2009).

5. Protección conferida de los HMA a las plantas por estrés biótico

El estrés induce una fase celular que por lo general conduce a la síntesis de proteínas y metabolitos específicos dentro de un organismo con el fin de adaptarse y sobrevivir hasta que las mejores condiciones vuelvan (Ocon *et al.*, 2007).

Una de las causas de estrés biótico es la que causan las plagas y para controlar la propagación de éstas que causan grandes pérdidas de rendimiento en los cultivos, la agricultura convencional ha estado utilizando grandes cantidades de pesticidas, así como programas de mejoramiento de plantas resistentes a las enfermedades. Sin embargo, los pesticidas son a menudo sólo parcialmente eficaces contra enfermedades transmitidas por el suelo. Además, son perjudiciales para la salud humana y para el ambiente y como consecuencia se están sacando un número mayor de los plaguicidas del mercado (Gianinazzi *et al.*, 2010).

Por otro lado, la resistencia a enfermedades obtenida por los programas de fitomejoramiento es a menudo debido a los genes de plantas individuales, que se superan rápidamente la diversidad evolutiva de agentes patógenos. Este tipo de enfoque tiende por lo tanto a ser desarrollado, para garantizar la tolerancia duradera de las plantas a los patógenos. Numerosos estudios han demostrado el efecto beneficioso de los HMA en el aumento de tolerancia de la planta a los estreses bióticos causados por patógenos transmitidos desde el suelo que interactúan con muchas especies vegetales. Esto se ha demostrado de forma

consistente para un número de hongos patógenos u Oomycetes, tales como *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Verticillium*, *Thievalopsis*, *Aphanomyces*, *Phytophthora* y *Pythium*, así como nematodos de los géneros *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Pratylenchus* y *Radopholus* (Harrier y Watson, 2004; Whipps, 2004; Hao *et al.*, 2009).

La mayor parte de la investigación se ha llevado a cabo en condiciones muy controladas en las primeras etapas de crecimiento de las plantas, pero algunos estudios realizados en el campo o en el invernadero en condiciones reales de producción confirman el efecto benéfico de los HMA en el alivio del estrés biótico (Bødker *et al.*, 2002; Newsham *et al.*, 1995; Torres-Barragán *et al.*, 1996; Utkhede, 2006), un estudio realizado por Yergeau *et al.* (2010) en espárragos demostró que los HMA reducen la pudrición de la raíz por *Fusarium*.

Sería demasiado difícil presentar aquí todos los artículos publicados sobre el tema. Por lo cual, se han elegido los resultados obtenidos en el tomate, que es una de las hortalizas más cultivadas en el mundo, y que es susceptible a muchos insectos, bacterias y nematodos que causan una reducción significativa en la producción de fruta (34%) en las prácticas actuales de producción (Engindeniz, 2006). Aunque esta planta no es muy sensible a los HMA en términos de crecimiento de las plantas (Smith *et al.*, 2009), se beneficia claramente de micorrización cuando es atacada por patógenos de las raíces tales como *Fusarium oxysporum f.sp. radicis-lycopersici*, *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora parasitica* o *Meloidogyne incognita* (Cuadro 2). En este caso, la colonización de las raíces por los HAM puede reducir en gran medida la infección de las raíces y la gravedad de las enfermedades causadas por agentes patógenos, lo que resulta en aumentos

en el peso fresco de la planta (hasta 198%) y del rendimiento del (14,3%) en comparación con el patógeno en plantas no micorrizadas (Gianinazzi *et al.*, 2010). Estos estudios justifican claramente la comparación de las micorrizas con un "seguro de salud" para las plantas (Gianinazzi y Gianinazzi-Pearson, 1988). La variación, sin embargo, existe en la eficiencia de bioprotección entre las especies de HAM aislados fúngicos (Pozo *et al.*, 2002; Thygesen *et al.*, 2004; Utkhede, 2006; Martínez-Medina *et al.*, 2009). No obstante, incluso cuando no hay un efecto positivo inmediato en el crecimiento de plantas y el rendimiento (Cuadro 2), una reducción en el desarrollo de la enfermedad puede ser beneficioso para la disminución de las poblaciones de patógenos en el suelo y esto puede tener un impacto positivo en los cultivos siguientes (Gianinazzi *et al.*, 2010).

En general, la mayor tolerancia de las plantas micorrizadas contra patógenos de la raíz ofrece la bioprotección como un servicio ecosistémico para la agricultura sostenible ya que puede ser activo contra un amplio espectro de patógenos y podría complementar una innovadora resistencia de múltiples cultivos contra dichos patógenos. Sin embargo las diferentes prácticas agrícolas o de los diferentes sistemas agrícolas podrían tener un efecto negativo sobre las actividades de los HMA, el comportamiento de los mismos se ve afectada por el pH del suelo, nivel de elementos nutritivos y las interacciones con otros microorganismos, la distribución de las especies de HMA se ve afectada principalmente por factores abióticos y los patrones de cultivo (Mohammad *et al.*, 2003), por lo que es importante cuidar de las prácticas agrícolas, usando las de bajo impacto para proteger el servicio que proporcionan los HMA a los cultivos

Cuadro 2. Reducción de enfermedades y el efecto sobre el crecimiento de la planta provocada por HMA en plantas de tomate infectadas por hongos patógenos, oomicetes y nematodos

Agente patógeno,	HMA	Las condiciones de crecimiento	Reducción de la enfermedad	Efecto sobre el crecimiento de las plantas o el rendimiento	Referencia
<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>radicis-lycopersici</i>	<i>Glomus intraradices</i> (inóculo comercial)	7 semanas en invernadero, trasplante en campo infestado	Incidencia de la enfermedad, desde -10 hasta -34%	No tiene efecto sobre el rendimiento de fruta	(Datnoff <i>et al.</i> , 1995)
	<i>G. intraradices</i> OM/95	Cámara de crecimiento, de 8 semanas	Severidad de la enfermedad, -12%	Raíz en peso fresco +48%	(Akköprü y Demir, 2005)
	<i>Glomus monosporum</i>	invernadero 28 semanas, prácticas comerciales normales	Porcentaje de plantas infectadas -30%	El rendimiento de fruta +14.3%	(Utkhede, 2006)
	<i>Glomus mosseae</i>				
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	invernadero 12 semanas	Número de plantas juvenes -85%	Ningún efecto significativo sobre el crecimiento de la planta	(Talavera <i>et al.</i> , 2001)
			Número de hembras -75%		
	<i>Glomus coronatum</i>	invernadero 15 semanas	Índice de Gall -42%	Ningún efecto significativo sobre el crecimiento de la planta	(Diedhiou <i>et al.</i> , 2003)
<i>Phytophthora parasítica</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	Cámara de crecimiento de 9 semanas	Número de necrosis de raíces -50%	Peso de los brotes +121%	(Cordier <i>et al.</i> , 1996)
<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	Cámara de crecimiento, 28 días	Porcentaje de infección de las raíces -87%	Dispara peso + 198%	(Berta <i>et al.</i> , 2005)

Fuente: (Gianinazzi *et al.*, 2010)

6. Los HMA y la calidad de las plantas nutritivamente

Los HMA juegan un papel central en muchos procesos microbiológicos y ecológicos, que influyen en la fertilidad del suelo, la descomposición y el ciclo de los minerales y de la materia orgánica, así como la salud de las plantas y la nutrición (Finlay, 2008). En cuestión nutricional mejoran la absorción de fósforo y nitrógeno sobre todo en ecosistemas muy limitantes como lo son las zonas áridas, esto influye directamente en la productividad de la planta y su calidad nutricional (Van der Heijden *et al.*, 2006; Baird *et al.*, 2010) Esto contribuye a que las plantas tengan un mejor contenido de minerales y metabolitos secundarios, lo que provoca que los cultivos sean utilizados como alimentos o remedios medicinales y puedan ser usados para la prevención de enfermedades tales como el cáncer, las enfermedades cardiovasculares y neurodegenerativas o infección microbiana con mejores resultados (Seeram, 2008; Cummings y Kovacic, 2009).

Por ejemplo, la deficiencia de Zinc altera los sistemas inmune y digestivo, el desarrollo de células sanguíneas, el metabolismo de la hormona tiroidea así como la actividad del páncreas, el hígado y el cerebro, y puede aumentar el riesgo de la diabetes, enfermedad de la arteria coronaria y el cáncer (Cummings y Kovacic, 2009). Aproximativamente 30% de los suelos del mundo tienen deficiencia de Zinc, particularmente en las zonas tropicales (Cavagnaro, 2008) y esto lleva a una disminución del rendimiento y el contenido de Zinc en los productos agrícolas, lo que resulta en una ingesta inadecuada de Zinc dietético para muchas poblaciones humanas y un impacto negativo en la salud humana. Varios estudios han

informado que los HMA pueden aumentar la absorción de Zinc por las plantas, incluso en condiciones de campo (Cavagnaro, 2008). Por ejemplo, se encontró que el contenido de Zinc en los brotes y frutas cultivadas en el campo de las plantas de tomate de tipo salvaje micorrizadas suelen ser hasta un 50% más alto que en un mutante con una reducción de la micorrización (RMC) (Cavagnaro *et al.*, 2006).

También se hace evidente que la simbiosis de los HMA puede estimular la síntesis de metabolitos secundarios de plantas, que son importantes para aumentar la tolerancia de las plantas al estrés abiótico y biótico lo cual es beneficioso para la salud humana a través de su actividad antioxidantes (Seeram, 2008). Estos compuestos bioactivos incluyen organosulfurados, polifenoles (fenólico, ácidos, antocianinas, flavonoides), fitoesteroles, estilbenos, vitaminas, lignanos y terpenoides incluyendo carotinoides (Hooper y Cassidy, 2006; Stan *et al.*, 2008; Kirby y Keasling, 2009). Aunque es bien sabido que los HMA pueden estimular la síntesis de compuestos fenólicos (ácidos fenólicos, flavonoides) y activan la vía de carotinoides en las raíces (Schliemann *et al.*, 2008; Harrison y Dixon, 1993; 1994; Morandi, 1996; Strack y Fester, 2006), sólo unos pocos análisis se han centrado en los productos de cultivo final (hojas, raíces o frutos) de las plantas micorrizadas utilizados en los alimentos o en los remedios medicinales (Cuadro 3).

No obstante, estos estudios indican que la activación del metabolismo secundario vegetal en respuesta a los HMA puede dar lugar a aumentos en la concentración de aceite esencial de tejidos de la planta o en el contenido de moléculas individuales. Los datos reportados muestran también que, incluso en condiciones de campo los HMA pueden mejorar la hoja, fruta o bulbo con acumulación mayor

de moléculas con interés medicinal (Cuadro 3). Por ejemplo, el aumento del 95% en la concentración de la artemisinina en las hojas *Artemisia annua* debido a las micorrizas (Chaudhary *et al.*, 2008), lo cual es de interés tanto médico como económico ya que la artemisinina es muy cara y es considerada como el mejor tratamiento para la malaria no complicada cuando se utiliza en combinación con una terapia (Kirby y Keasling, 2009).

Sin embargo, es importante señalar que los efectos benéficos de los HMA sobre el mineral de plantas y el contenido de metabolitos secundarios depende no sólo de las especies o aislados de los HMA, sino también del genotipo de la planta y el régimen de fertilización y que nuevamente subraya la necesidad de desarrollar estrategias de manejo del cultivo usando combinaciones de hongos y las prácticas de cultivo apropiado planta/HMA para la producción de plantas micorrizadas con calidad nutricional. (Chaudhary *et al.*, 2008; Gianinazzi *et al.*, 2008; Khaosaad *et al.*, 2006; Perner *et al.*, 2008; Sailo y Bagyaraj, 2005; Toussaint *et al.*, 2007).

Cuadro 3. Efecto de los HMA sobre el metabolismo secundario en hojas, raíces y frutas/tubérculos de diferentes cultivos usados como alimentos o con fines medicinales

Planta	Hongos AM	Las condiciones de crecimiento	Aumento en el metabolismo secundario	Referencia
<i>Allium cepa</i>	Inóculo comercial que contenga <i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus claroideum</i> y <i>microaggregatum</i> <i>Glomus</i>	Experimento en invernadero 14 semanas	La quercetina-4'-O'monoglucoside concentración en los bulbos de 52%	(Perner <i>et al.</i> , 2008)
	<i>G. intraradices</i> BEG141	Experimento de campo, hasta la cosecha	Actividad antioxidante de los bulbos de 36%	
<i>G. mosseae</i> BEG12	Cisteína sulfóxido de metilo en la concentración de los bulbos, 106%		(Gianinazzi <i>et al.</i> , 2008)	
<i>Anethum graveolens</i>	<i>Glomus macrocarpum</i> , <i>Glomus fasciculatum</i>	Experimento de campo 15 semanas	La concentración de Isoalline en bulbos, hasta un 48%	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
			Concentración de aceite esencial en las frutas de 90%	
			La concentración de limoneno en las frutas de 77%	
			Dihydrocarvone concentración en frutas, 110%	
<i>Artemisia annua</i>	<i>G. macrocarpum</i> , <i>G. fasciculatum</i>	Experimento de campo 12 semanas	La concentración de carvona en frutas 117%	(Chaudhary <i>et al.</i> , 2008)
			Concentración de aceite esencial de hojas de 66%	
<i>Coleus forskohlii</i>	<i>Acaulospora laevis</i>	Experimento en invernadero los 150 días	Forskolin concentración en las raíces hasta 147%	(Sailo y Bagyaraj, 2005)
	<i>Gigaspora margarita</i> , <i>bagyarajii</i> <i>G.</i> , <i>etunicatum</i>			
	<i>G.</i> , <i>G. fasciculatum</i>			
	<i>G. intraradices</i> , <i>Glomus leptotichum</i>			
	<i>G. macrocarpum</i>			
	<i>G. monosporum</i> , <i>G. mosseae</i>			
<i>Scutellospora calospora</i>				
<i>Coriandrum sativum</i>	<i>G. macrocarpum</i> , <i>G. fasciculatum</i>	Experimento en invernadero, hasta la cosecha de fruta	La concentración de aceites esenciales de frutas hasta un 43%	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002b)
			α -pineno concentración en los frutos, hasta el 697%	
			β -pineno de concentración en las frutas hasta un 48%	
			p -cimeno concentración en frutas hasta un 280%	
			δ -linalol la concentración en los frutos hasta el 9%	
			La concentración de geraniol en las frutas, hasta un 408%	
<i>Echinacea purpurea</i>	<i>G. intraradices</i> DAOM181602	Experimento en invernadero, 13 semanas	β -cariofileno concentración en las frutas hasta un 54%	(Araim <i>et al.</i> , 2009)
			La concentración total de compuestos fenólicos en los brotes, el 67%	
<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>G. macrocarpum</i> , <i>G. fasciculatum</i>	Experimento de campo, 15 semanas	Concentración de aceite esencial en las frutas del 78%	(Kapoor <i>et al.</i> , 2004)
			Metil cavicol concentración en frutas, 6%	
			<i>cis</i> -anetol de concentración en las frutas de 211%	
			<i>trans</i> -anetol concentración en frutas de 7%	
<i>Ipomoea batatas</i>	<i>G. intraradices</i> BEG141	Experimento de campo, hasta la cosecha	β -caroteno en el tubérculo hasta un 25%	(Farmer <i>et al.</i> , 2007)
	<i>G. mosseae</i> BEG167		β -caroteno en el tubérculo hasta un 40%	
<i>Ocimum basilicum</i>	<i>Gigaspora rosea</i> BEG9	Sala de crecimiento, 63 días	Concentración de aceite esencial de las hojas de 50%	(Copetta <i>et al.</i> , 2006)
	<i>Glomus caledonium</i> BEG162	Experimento en invernadero, de 7 semanas	Concentración de ácido rosmarínico en las hojas, de 50%	(Toussaint <i>et al.</i> , 2007)
			α -terpineol concentración en las hojas de 63%	
<i>G. intraradices</i> (comercial inóculo)	Experimento en invernadero, 16 semanas	Concentración de ácido cafeico en los brotes en un 50%	(Lee y Scagel, 2009)	
<i>Origanum vulgare</i>	<i>G. mosseae</i> BEG12	Experimento en invernadero, 12 semanas	Antocianina concentración en las hojas de 35%	(Khaosaad <i>et al.</i> , 2006)
<i>Trachyspermum ammi</i>	<i>G. macrocarpum</i> , <i>G. fasciculatum</i>	Experimento de campo, 15 semanas	Concentración de aceite esencial de las hojas, hasta un 50%	(Kapoor <i>et al.</i> , 2002a)
			Concentración de aceite esencial en las frutas de 70%	
			Para-cimeno concentración en frutas 26%	
<i>Vitis vinifera</i>	<i>A. laevis</i> , <i>scrobiculata</i> <i>Acaulospora</i> , <i>Entrophospora colombiana</i> , <i>gigantea</i> <i>Gigaspora</i> , <i>Glomus manihotis</i> , <i>Scutellospora heterógama</i>	Experimento en invernadero, de los 60 días	La concentración de timol en las frutas de 51%	(Krishna <i>et al.</i> , 2005)
			Concentración de carotinoides en las hojas hasta un 31%	
			La concentración de fenoles totales en las hojas de hasta 900%	

Fuente: (Gianinazzi *et al.*, 2010)

7. Recursos necesarios para la gestión de los servicios de los HMA en los ecosistemas

Las plantas y sus interacciones con los hongos formadores de micorrizas, son componentes cruciales de la biodiversidad de los ecosistemas que regulan los ciclos biogeoquímicos, la diversidad biológica y de los comportamientos y las actividades de los anteriores y de los organismos bajo tierra (Johnson *et al.*, 2012) En el contexto de la toma de huellas dactilares de los HMA como actividad fungicida in situ, las colecciones internacionales como INVAM o GINCO que mantienen aislados fúngicos bien definidos, podrían ayudar considerablemente al actuar como un reservorio de germoplasma para la gestión de la contribución de los hongos micorrícicos a los servicios de los ecosistemas. La actividad de estas colecciones podrían ampliarse y evolucionar hacia la prestación de servicios innovadores en solicitud con objeto de (Gianinazzi *et al.*, 2010):

- (a) La preservación de las líneas fúngicas comerciales.
- (b) La evaluación de la calidad del inóculo para los industriales y productores (sello de Calidad) (Gianinazzi *et al.*, 1990).
- (c) La explotación de tecnologías moleculares para elaborar sondas moleculares para identificar (Código de barras) y/o monitorear los HMA.
- (d) Prestar asistencia técnica información y formación para el sector industrial y los usuarios. Los hongos varían en su capacidad de proporcionar servicios ecológicos

y las herramientas adecuadas tienen que ser definidos con el fin de evaluar plenamente su contribución (Gianinazzi *et al.*, 2010).

Para lo anterior es necesario la identificación por medio de la utilización de las herramientas moleculares, que aunque han mejorado considerablemente, aun no es posible la identificación y controlar los HMA en los ecosistemas, con una prueba rápida y fiable para evaluar su funcionalidad. La prueba de la fosfatasa alcalina ha supuesto una primera tentativa para alcanzar este objetivo (Tisserant *et al.*, 1993).

Además de lo anterior se han identificado algunas áreas amplias de investigación cada una de las cuales requiere un conjunto de enfoques y esfuerzos sostenidos para comprender plenamente el papel de los individuos en los ecosistemas (Johnson *et al.*, 2012):

- 1) Identificar la diversidad genotípica natural de tanto vegetales como socios de los HMA en los ecosistemas, y entender cómo esto se relaciona con la diversidad de especies.
- 2) Llevar a cabo la experimentación controlada que puede desentrañar cómo la diversidad genética identificada afecta a los procesos de los ecosistemas (por ejemplo, la productividad, los ciclos biogeoquímicos).
- 3) Cuantificar las contribuciones relativas de la diversidad genética y la plasticidad fenotípica de la variación de medidas en HMA.

4) Determinar la forma en la diversidad genotípica de plantas micorrizadas y hongos regula estequiometría de recursos (es decir, el flujo de nutrientes minerales y C entre los genotipos de las plantas micorrizadas y hongos);

5) Entender la naturaleza dependiente del contexto de los efectos de la diversidad genética (es decir, el genotipo · interacciones medio ambiente), porque las poblaciones pueden interactuar de manera muy diferente dependiendo de las condiciones ambientales. Este es probablemente la mejor dirección utilizando tanto la experimentación controlada y en los enfoques por ecosistemas *in situ* (Johnson *et al.*, 2012).

8. Los HMA y la Agroecología

Con el desarrollo de la agricultura industrial, el campo laboral de los insumos químicos ha sustituido los «servicios ecosistémicos», pero la gran cantidad de energía y productos químicos necesarios para apoyar este sistema de producción ha llegado a un límite (IAASTD, 2008). Si el riesgo de cambios grandes y costosos o irreversibles se va a reducir o evitar, el futuro la agricultura (moderna) debe basarse en la aplicación de prácticas de manejo ecológico que deliberadamente mantienen la capacidad de recuperación de los servicios ambientales. Esto significa integrar el desarrollo de estrategias de manejo del cultivo que optimizan el impacto de organismos benéficos como los HMA, en la producción vegetal. Las prácticas agrícolas industriales de hoy en día colocan varias restricciones sobre el uso de los servicios proporcionados por la micorriza, sin embargo con el fin de manipular los HMA para lograr el uso eficiente de la estabilidad agrícola a largo plazo y mejorar la productividad, se debe aumentar el conocimiento sobre el impacto de diferentes estrategias de producción tanto en la diversidad de las comunidades de los HMA y su relación con la cantidad de producción y calidad (Gianinazzi *et al.*, 2010).

El trabajo futuro debe centrarse en (Gianinazzi *et al.*, 2010):

- Reducción de:

a. Laboreo, que perturba la red micelial y reduce la diversidad de los HMA,

b. Barbechos que repercuten en la diversidad de los HMA por la ausencia de la planta huésped.

c. El uso de fertilizantes químicos que disminuye la colonización de las raíces por los HMA.

d. El uso de cultivos no micorrizadas en rotación que disminuye la abundancia de los HMA a través de efectos alelopáticos.

e. Biocidas y tratamientos fumigantes tóxicos al suelo que reducen las comunidades de HMA.

- Desarrollo de estrategias de producción, que imitan los procesos naturales a través de (Gianinazzi *et al.*, 2010):

a) El uso de fertilizantes orgánicos que promocionan la colonización de HMA a las plantas y mejoran su eficacia.

b) Fomento de los períodos de cultivo que aumentan el potencial y la diversidad de los HMA.

c) La diversificación de las rotaciones de cultivos con un uso limitado de cultivos no micorrizadas para aumentar las poblaciones y la diversidad de los HMA.

Un punto clave en la aplicación de tales métodos de gestión es un cambio en las estrategias de mejoramiento de la selección de plantas adaptadas al uso alto de fertilizantes por la selección de plantas con mayor capacidad de explotar los atributos de los HMA. La explotación de una gran escala de los HMA en sistemas

de producción agrícola ha sido hasta ahora obstaculizada por (Gianinazzi *et al.*, 2010):

- El uso de variedades de cultivos seleccionados que son recalcitrantes a los hongos micorrícicos.
- La disminución de la implementación de sistemas de rotación de cultivos.
- Los insumos químicos excesivos.

Otros obstáculos a la explotación racional de los microbios beneficiosos del suelo como los HMA, usados como servicios de los ecosistemas van desde los aspectos económicos, técnicos y culturales, la política legislativa, el desarrollo de la industria de producción de inóculos de micorrizas se enfrenta a estos problemas, lo que limita su contribución al desarrollo de los HMA como servicios ecológicos a los suelos agrícolas. Sin embargo, se ha avanzado considerablemente en la última década en el uso de HMA, en particular para la producción de cultivos de alto valor, tales como plantas ornamentales o frutales. Además, los conocimientos recientes sobre la optimización de la función de los HMA en la producción de biomoléculas relacionados con la salud de las frutas o verduras que tienen propiedades farmacéuticas está abriendo una nueva ventana para la industria de las micorrizas.

II. CONCLUSIONES

Los HMA son capaces de establecer una interacción simbiótica con los órganos de la raíz del 90% de las familias de las plantas. Los servicios prestados de Los HMA a los ecosistemas son no solo mejoran el crecimiento de éstas a través de una mayor absorción de fósforo (P) disponible en el suelo y otros elementos nutritivos minerales esenciales para su crecimiento, sino que también presentan efectos no nutricionales como participación en el proceso de agregación de las partículas de los suelos, la prevención de la erosión y el alivio de estrés causado por factores bióticos y abióticos.

Las principales funciones de los HMA a los ecosistemas son: la modificación morfológica de la raíz y desarrollo de una compleja red de micelio en el suelo, el aumento de nutrientes minerales y la absorción de agua por las plantas, el efecto amortiguador contra el estrés abiótico además de la secreción de “glomalina” en el suelo, la protección contra patógenos de la raíz y la modificación del metabolismo de la planta y su fisiología.

La manera en que los HMA benefician la estructura del suelo es a través de: a) la unión de partículas del suelo en hifas extra radicales, b) el enredo de microagregados por hifas en macroagregados, y c) proporcionan una fuente de C para las plantas y los microorganismos después de la degradación de éstos en el

suelo. Por lo tanto una reducción en la biomasa fúngica dará lugar a un efecto negativo en la estabilidad del suelo y, en consecuencia aumentará el riesgo de erosión del mismo.

Dadas las condiciones de campo, se ha estimado que una reducción del 80% de los fertilizantes a base de fosfato podría presentarse si se realiza la inoculación con HMA, por lo tanto es evidente que las reducciones en la aplicación de fosfato tienen importantes impactos económicos y ambientales.

Los HMA demostraron promover la tolerancia de las plantas frente al estrés salino debido a que mejoran la absorción de elementos nutritivos, el equilibrio de iones de protección enzimática, las condiciones rizosférico, protegen a las raíces de agentes patógenos y estimulan la producción de hormonas de crecimiento en las plantas

Estudios han demostrado el efecto beneficioso de los HMA en el aumento de tolerancia de la planta a los estreses bióticos causados por patógenos transmitidos desde el suelo que interactúan con muchas especies vegetales.

Las prácticas agrícolas industriales de hoy en día colocan varias restricciones sobre el uso de los servicios proporcionados por la micorriza, sin embargo con el fin de manipular los HMA para lograr el uso eficiente de la estabilidad agrícola a largo plazo y mejorar la productividad, se debe aumentar el conocimiento sobre el impacto de diferentes estrategias de producción tanto en la diversidad de las comunidades de los HMA y su relación con la cantidad de producción y calidad

III. LITERATURA CITADA

- AKKÖPRÜ, A. y DEMIR, S. (2005) Biological Control of Fusarium Wilt in Tomato Caused by Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici by AMF Glomus intraradices and some Rhizobacteria. *Journal of Phytopathology*, 153, 544-550.
- ALTIERI, M. A. (1995) *Agroecology: The Science of Sustainable Agriculture*, Westview Press.
- ALTIERI, M. A. (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 19-31.
- AN, Z. Q., HENDRIX, J. W., HERSHMAN, D. E., FERRISS, R. S. y HENSON, G. T. (1993) The influence of crop rotation and soil fumigation on a mycorrhizal fungal community associated with soybean. *Mycorrhiza*, 3, 171-182.
- ANDRADE, G., MIHARA, K. L., LINDERMAN, R. G. y BETHLENFALVAY, G. J. (1998) Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant and Soil*, 202, 89-96.
- ARAIM, G., SALEEM, A., ARNASON, J. T. y CHAREST, C. (2009) Root Colonization by an Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungus Increases Growth and Secondary Metabolism of Purple Coneflower, *Echinacea purpurea* (L.) Moench. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57, 2255-2258.
- BAIRD, J. M., WALLEY, F. L. y SHIRTLIFFE, S. J. (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi colonization and phosphorus nutrition in organic field pea and lentil. *Mycorrhiza*, 20, 541-9.
- BARRIOS, E. (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64, 269-285.
- BEDINI, S., PELLEGRINO, E., AVIO, L., PELLEGRINI, S., BAZZOFFI, P., ARGESE, E. y GIOVANNETTI, M. (2009) Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, 1491-1496.
- BERTA, G., SAMPO, S., GAMALERO, E., MASSA, N. y LEMANCEAU, P. (2005) Suppression of Rhizoctonia root-rot of tomato by *Glomus mossae* BEG12 and *Pseudomonas fluorescens* A6RI is associated with their effect on the pathogen growth and on the root morphogenesis. *European Journal of Plant Pathology*, 111, 279-288.
- BØDKER, L., KJØLLER, R., KRISTENSEN, K. y ROSENDAHL, S. (2002) Interactions between indigenous arbuscular mycorrhizal fungi and *Aphanomyces euteiches* in field-grown pea. *Mycorrhiza*, 12, 7-12.
- BOUAMRI, R., DALPE, Y., SERRHINI, M. N. y BENNANI, A. (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi species associated with rhizosphere of *Phoenix dactylifera* L. in Morocco. *African Journal of Biotechnology*, 5.
- BOYD, J. y BANZHAF, S. (2007) What are ecosystems services? *Ecological Economics*, 63, 616–626.
- CANGAHUALA-INOCENTE, G. C., DA SILVA, M. F., JOHNSON, J. M., MANGA, A., VAN TUINEN, D., HENRY, C., LOVATO, P. E. y DUMAS-GAUDOT, E. (2011) Arbuscular mycorrhizal symbiosis elicits proteome responses opposite of P-starvation in SO4 grapevine rootstock upon root colonisation with two *Glomus* species. *Mycorrhiza*, 21, 473-93.

- CARAVACA, F., ALGUACIL, M. M., AZCÓN, R. y ROLDÁN, A. (2006) Formation of stable aggregates in rhizosphere soil of *Juniperus oxycedrus*: Effect of AM fungi and organic amendments. *Applied Soil Ecology*, 33, 30-38.
- CAVAGNARO, T. (2008) The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review. *Plant and Soil*, 304, 315-325.
- CAVAGNARO, T. R., JACKSON, L. E., SIX, J., FERRIS, H., GOYAL, S., ASAMI, D. y SCOW, K. M. (2006) Arbuscular Mycorrhizas, Microbial Communities, Nutrient Availability, and Soil Aggregates in Organic Tomato Production. *Plant and Soil*, 282, 209-225.
- CAVAGNARO, T. R., SMITH, F. A., SMITH, S. E. y JAKOBSEN, I. (2005) Functional diversity in arbuscular mycorrhizas: exploitation of soil patches with different phosphate enrichment differs among fungal species. *Plant, Cell & Environment*, 28, 642-650.
- COPETTA, A., LINGUA, G. y BERTA, G. (2006) Effects of three AM fungi on growth, distribution of glandular hairs, and essential oil production in *Ocimum basilicum* L. var. Genovese. *Mycorrhiza*, 16, 485-494.
- CORDIER, C., GIANINAZZI, S. y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1996) Colonisation patterns of root tissues by *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* related to reduced disease in mycorrhizal tomato. *Plant and Soil*, 185, 223-232.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEIL, R. V., PARUELO, J., RASKIN, R. G., SUTTON, P. y VAN DEN BELT, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Natura*, 387, 253-260.
- CROLL, D. y SANDERS, I. (2009) Recombination in *Glomus intraradices*, a supposed ancient asexual arbuscular mycorrhizal fungus. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 1-11.
- CUMMINGS, J. E. y KOVACIC, J. P. (2009) The ubiquitous role of zinc in health and disease. *Journal of Veterinary Emergency and Critical Care*, 19, 215-240.
- CHAUDHARY, V., KAPOOR, R. y BHATNAGAR, A. K. (2008) Effectiveness of two arbuscular mycorrhizal fungi on concentrations of essential oil and artemisinin in three accessions of *Artemisia annua* L. *Applied Soil Ecology*, 40, 174-181.
- DAILY, G. C. (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, Island Press.
- DATNOFF, L. E., NEMEC, S. y PERNEZNY, K. (1995) Biological Control of Fusarium Crown and Root Rot of Tomato in Florida Using *Trichoderma harzianum* and *Glomus intraradices*. *Biological Control*, 5, 427-431.
- DIEDHIU, P. M., HALLMANN, J., OERKE, E. C. y DEHNE, H. W. (2003) Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato. *Mycorrhiza*, 13, 199-204.
- ENGINDENIZ, S. (2006) Economic analysis of pesticide use on processing tomato growing: A case study for Turkey. *Crop Protection*, 25, 534-541.
- EVELIN, H., KAPOOR, R. y GIRI, B. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Annals of Botany*.
- FARMER, M. J., LI, X., FENG, G., ZHAO, B., CHATAGNIER, O., GIANINAZZI, S., GIANINAZZI-PEARSON, V. y VAN TUINEN, D. (2007) Molecular monitoring of field-inoculated AMF to evaluate persistence in sweet potato crops in China. *Applied Soil Ecology*, 35, 599-609.
- FINLAY, R. D. (2008) Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J Exp Bot*, 59, 1115-26.
- FISHER, B. y KERRY TURNER, R. (2008) Ecosystem services: Classification for valuation. *Biological Conservation*, 141, 1167-1169.

- FOLEY, J. A., DEFRIES, R., ASNER, G. P., BARFORD, C., BONAN, G., CARPENTER, S. R., CHAPIN, F. S., COE, M. T., DAILY, G. C., GIBBS, H. K., HELKOWSKI, J. H., HOLLOWAY, T., HOWARD, E. A., KUCHARIK, C. J., MONFREDA, C., PATZ, J. A., PRENTICE, I. C., RAMANKUTTY, N. y SNYDER, P. K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, 309, 570-574.
- GAMALERO, E., LINGUA, G., BERTA, G. y GLICK, B. R. (2009a) Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Can J Microbiol*, 55, 501-14.
- GAMALERO, E., LINGUA, G., BERTA, G. y GLICK, B. R. (2009b) Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Canadian Journal of Microbiology*, 55, 501-514.
- GENSEL, P. G. (2008) The Earliest Land Plants. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Palo Alto, Annual Reviews.
- GIANINAZZI, S. y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1988) *Mycorrhizae: a plant's health insurance*, Chim Oggi.
- GIANINAZZI, S., GOLLOTTE, A., BINET, M. N., AN TUINEN, D., REDECKER, D. y WIPF, D. (2010) Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 20, 519-30.
- GIANINAZZI, S., HUCHETTE, O. y IANINAZZI-PEARSON, V. (2008) *New outlooks in mycorrhiza applications*. In: Baar J, Estaun V, Ortas I, Orfanoudakis M, Alifragis D (eds) *Proceedings of the COST870 meeting "Mycorrhiza application in sustainable agriculture and natural systems"*, 17–19 September 2008, Thessaloniki Greece.
- GIANINAZZI, S., TROUVELOT, A. y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1990) Conceptual approaches for the rational use of VA endomycorrhizae in agriculture: Possibilities and limitations. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 29, 153-161.
- GIOVANNETTI, M. y GIANINAZZI-PEARSON, V. (1994) Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 98, 705-715.
- GÖRLACH, B., LANDGREBE-TRINKUNAITE, R., INTERWIES, E., BOUZIT, M., DARMENDRAIL, D. y RINAUDO, J. D. (2004) *Assessing the ecomic impacts of soil degradation*. In: *Volume IV: Executive Summary Study commissioned by the European Commission, DG Environment, Study Contract ENVB1/ETU/2003/0024*, Berlin.
- HAO, Z., FAYOLLE, L., VAN TUINEN, D., GIANINAZZI-PEARSON, V. y GIANINAZZI, S. (2009) *Mycorrhiza reduce development of nematode vector og Grapevine fanleaf virus in soils and root systems*. In: Boudon- Padfieu E (ed) *Extended abstract 16th meeting of ICVG,, Dijon, France*.
- HARRIER, L. A. y WATSON, C. A. (2004) The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Management Science*, 60, 149-157.
- HARRISON, M. J. y DIXON, R. A. (1993) Isoflavonoid accumulation and expression of defense gene tgranscripts during the establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations in roots of *Medicago truncatula*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 6, 643-654.
- HARRISON, M. J. y DIXON, R. A. (1994) Spatial patterns of expression of flavonoid/isoflavonoid pathway genes during interactions between roots of *Medicago truncatula* and the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *The Plant Journal*, 6, 9-20.
- HART, M. M. y TREVORS, J. T. (2005) Microbe management: application of mycorrhizal fungi in sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 533-539.
- HELGASON, T., DANIELL, T. J., HUSBAND, R., FITTER, A. H. y YOUNG, J. P. W. (1998) Ploughing up the wood-wide web. *Nature*, 394.

- HERRING, J. y FANTEL, R. (1993) Phosphate rock demand into the next century: Impact on world food supply. *Nonrenewable Resources*, 2, 226-246.
- HETRICK, B. A. D., WILSON, G. W. T. y COX, T. S. (1993) Mycorrhizal dependence of modern wheat cultivars and ancestors: a synthesis. *Canadian Journal of Botany*, 71, 512-518.
- HIJRI, I., SÝKOROVÁ, Z., OEHL, F., INEICHEN, K., MÄDER, P., WIEMKEN, A. y REDECKER, D. (2006) Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Molecular Ecology*, 15, 2277-2289.
- HILDERMANN, I., MESSMER, M., DUBOIS, D., BOLLER, T., WIEMKEN, A. y MÄDER, P. (2010) Nutrient use efficiency and arbuscular mycorrhizal root colonisation of winter wheat cultivars in different farming systems of the DOK long-term trial. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90, 2027-2038.
- HOOPER, L. y CASSIDY, A. (2006) A review of the health care potential of bioactive compounds. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86, 1805-1813.
- IAASTD (2008) Agriculture and development. International Assessment of Agricultural Science and Technology for Development, Brussels.
- JAKOBSEN, I. (1995) Transport of Phosphorus and Carbon in VA Mycorrhizas. EN: VARMA, A. y HOCK, B. (Eds.) *Mycorrhiza*. Springer Berlin Heidelberg.
- JAVOT, H., PUMPLIN, N. y HARRISON, M. J. (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environ*, 30, 310-22.
- JEFFRIES, P., GIANINAZZI, S., PEROTTO, S., TURNAU, K. y BAREA, J.-M. (2003) The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 1-16.
- JOHNSON, D., MARTIN, F., CAIRNEY, J. W. y ANDERSON, I. C. (2012) The importance of individuals: intraspecific diversity of mycorrhizal plants and fungi in ecosystems. *New Phytol*, 194, 614-28.
- JOHNSON, D., VANDENKOORNHUYSE, P. J., LEAKE, J. R., GILBERT, L., BOOTH, R. E., GRIME, J. P., YOUNG, J. P. W. y READ, D. J. (2004) Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*, 161, 503-515.
- KAPOOR, R., GIRI, B. y MUKERJI, K. (2002a) *Glomus macrocarpum*: a potential bioinoculant to improve essential oil quality and concentration in Dill (*Anethum graveolens* L.) and Carum (*Trachyspermum ammi* (Linn.) Sprague). *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 18, 459-463.
- KAPOOR, R., GIRI, B. y MUKERJI, K. G. (2002b) Mycorrhization of coriander (*Coriandrum sativum* L) to enhance the concentration and quality of essential oil. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 82, 339-342.
- KAPOOR, R., GIRI, B. y MUKERJI, K. G. (2004) Improved growth and essential oil yield and quality in *Foeniculum vulgare* mill on mycorrhizal inoculation supplemented with P-fertilizer. *Bioresource Technology*, 93, 307-311.
- KHADE, S. y ADHOLEYA, A. (2009) Arbuscular Mycorrhizal Association in Plants Growing on Metal-Contaminated and Noncontaminated Soils Adjoining Kanpur Tanneries, Uttar Pradesh, India. *Water, Air, and Soil Pollution*, 202, 45-56.
- KHAOSAAD, T., VIERHEILIG, H., NELL, M., ZITTERL-EGLESEER, K. y NOVAK, J. (2006) Arbuscular mycorrhiza alter the concentration of essential oils in oregano (*Origanum* sp., Lamiaceae). *Mycorrhiza*, 16, 443-446.
- KIERS, E. T., HUTTON, M. G. y DENISON, R. F. (2007) Human selection and the relaxation of legume defences against ineffective rhizobia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 3119-3126.

- KIRBY, J. y KEASLING, J. D. (2009) Biosynthesis of Plant Isoprenoids: Perspectives for Microbial Engineering. *Annual Review of Plant Biology*. Palo Alto, Annual Reviews.
- KRISHNA, H., SINGH, S. K., SHARMA, R. R., KHAWALE, R. N., GROVER, M. y PATEL, V. B. (2005) Biochemical changes in micropropagated grape (*Vitis vinifera* L.) plantlets due to arbuscular-mycorrhizal fungi (AMF) inoculation during ex vitro acclimatization. *Scientia Horticulturae*, 106, 554-567.
- LAL, R. (2009) Soil degradation as a reason for inadequate human nutrition. *Food Security*, 1, 45-57.
- LEAKE, J., JOHNSON, D., DONNELLY, D., MUCKLE, G., BODDY, L. y READ, D. (2004) Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1016-1045.
- LEE, J. y SCAGEL, C. F. (2009) Chicoric acid found in basil (*Ocimum basilicum* L.) leaves. *Food Chemistry*, 115, 650-656.
- LÓPEZ-MILLÁN, A.-F., SAGARDOY, R., SOLANAS, M., ABADÍA, A. y ABADÍA, J. (2009) Cadmium toxicity in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants grown in hydroponics. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 376-385.
- LUGON-MOULIN, N., RYAN, L., DONINI, P. y ROSSI, L. (2006) Cadmium content of phosphate fertilizers used for tobacco production. *Agron. Sustain. Dev.*, 26, 151-155.
- LUMINI, E., ORGIAZZI, A., BORRIELLO, R., BONFANTE, P. y BIANCIOTTO, V. (2010) Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach. *Environ Microbiol*, 12, 2165-79.
- MARSCHNER, H. y MARSCHNER, H. (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and soil*.
- MARTÍNEZ-MEDINA, A., PASCUAL, J. A., LLORET, E. y ROLDÁN, A. (2009) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma harzianum* and their effects on Fusarium wilt in melon plants grown in seedling nurseries. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89, 1843-1850.
- MARULANDA-AGUIRRE, A., AZCÓN, R., RUIZ-LOZANO, J. y AROCA, R. (2008) Differential Effects of a *Bacillus megaterium* Strain on *Lactuca sativa* Plant Growth Depending on the Origin of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus Coinoculated: Physiologic and Biochemical Traits. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27, 10-18.
- MARULANDA, A., BAREA, J.-M. y AZCÓN, R. (2009) Stimulation of Plant Growth and Drought Tolerance by Native Microorganisms (AM Fungi and Bacteria) from Dry Environments: Mechanisms Related to Bacterial Effectiveness. *Journal of Plant Growth Regulation*, 28, 115-124.
- MARULANDA, A., BAREA, J. M. y AZCÓN, R. (2006) An Indigenous Drought-Tolerant Strain of *Glomus intraradices* Associated with a Native Bacterium Improves Water Transport and Root Development in *Retama sphaerocarpa*. *Microbial Ecology*, 52, 670-678.
- MIRANSARI, M. (2010) Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biol (Stuttg)*, 12, 563-9.
- MIRANSARI, M. (2011) Soil microbes and plant fertilization. *Appl Microbiol Biotechnol*, 92, 875-85.
- MOHAMMAD, M. J., HAMAD, S. R. y MALKAWI, H. I. (2003) Population of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid environment of Jordan as influenced by biotic and abiotic factors. *Journal of Arid Environments*, 53, 409-417.
- MONTAÑO-ARIAS, N. M., CAMARGO-RICALDE, S. L., GARCÍA-SÁNCHEZ, R. y MONROY-ATA, A. (2008) *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos = Arbuscular mycorrhizae in arid and semi-arid ecosystems*, México, Mundi Prensa.
- MORANDI, D. (1996) Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, and their potential role in biological control. *Plant and Soil*, 185, 241-251.

- MUNKVOLD, L., KJØLLER, R., VESTBERG, M., ROSENDAHL, S. y JAKOBSEN, I. (2004) High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 164, 357-364.
- NEWSHAM, K. K., FITTER, A. H. y WATKINSON, A. R. (1995) Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of ecology*, 83, 991-1000.
- NZIGUHEBA, G. y SMOLDERS, E. (2008) Inputs of trace elements in agricultural soils via phosphate fertilizers in European countries. *Science of The Total Environment*, 390, 53-57.
- OCON, A., HAMPP, R. y REQUENA, N. (2007) Trehalose turnover during abiotic stress in arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol*, 174, 879-91.
- OEHL, F., SIEVERDING, E., INEICHEN, K., MÄDER, P., BOLLER, T. y WIEMKEN, A. (2003) Impact of Land Use Intensity on the Species Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 2816-2824.
- OEHL, F., SIEVERDING, E., INEICHEN, K., RIS, E.-A., BOLLER, T. y WIEMKEN, A. (2005) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*, 165, 273-283.
- PAGIOLA, S. (2008) Payments for environmental services in Costa Rica. *Ecological Economics*, 65, 712-724.
- PERNER, H., ROHN, S., DRIEMEL, G., BATT, N., SCHWARZ, D., KROH, L. W. y GEORGE, E. (2008) Effect of Nitrogen Species Supply and Mycorrhizal Colonization on Organosulfur and Phenolic Compounds in Onions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56, 3538-3545.
- PIMM, L. S. (1997) The value of everything. *Nature*, 387, 231-232.
- PLASSARD, C. y DELL, B. (2010) Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiol*, 30, 1129-39.
- PORRAS-SORIANO, A., SORIANO-MARTÍN, M. L., PORRAS-PIEDRA, A. y AZCÓN, R. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *Journal of Plant Physiology*, 166, 1350-1359.
- POZO, M. J., CORDIER, C., DUMAS-GAUDOT, E., GIANINAZZI, S., BAREA, J. M. y AZCÓN-AGUILAR, C. (2002) Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to Phytophthora infection in tomato plants. *Journal of Experimental Botany*, 53, 525-534.
- REDECKER, D., KODNER, R. y GRAHAM, L. E. (2000) Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science*, 289, 1920-1921.
- REMY, W., TAYLOR, T. N., HASS, H. y KERP, H. (1994) Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, 11841-11843.
- RILLIG, M., WRIGHT, S. y EVINER, V. (2002) The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*, 238, 325-333.
- RILLIG, M. C. y MUMMEY, D. L. (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171, 41-53.
- RIVERA-BECERRIL, F., CALANTZIS, C., TURNAU, K., CAUSSANEL, J. P., BELIMOV, A. A., GIANINAZZI, S., STRASSER, R. J. y GIANINAZZI-PEARSON, V. (2002) Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 53, 1177-1185.
- ROBERTSON, G. P. y SWINTON, S. M. (2005) Reconciling agricultural productivity and environmental integrity: a grand challenge for agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 38-46.

- ROBINSON-BOYER, L., GRZYB, I. y JEFFRIES, P. (2009) Shifting the balance from qualitative to quantitative analysis of arbuscular mycorrhizal communities in field soils. *Fungal Ecology*, 2, 1-9.
- ROOSE, T. y FOWLER, A. C. (2004) A mathematical model for water and nutrient uptake by plant root systems. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 173-184.
- ROTH-NEBELSICK, A. y KONRAD, W. (2003) Assimilation and transpiration capabilities of rhyniophytic plants from the Lower Devonian and their implications for paleoatmospheric CO₂ concentration. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 202, 153-178.
- SAILO, G. L. y BAGYARAJ, D. J. (2005) Influence of different AM-fungi on the growth, nutrition and forskolin content of *Coleus forskohlii*. *Mycological Research*, 109, 795-798.
- SCHLIEMANN, W., AMMER, C. y STRACK, D. (2008) Metabolite profiling of mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Phytochemistry*, 69, 112-146.
- SCHÜBLER, A., SCHWARZOTT, D. y WALKER, C. (2001) A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105, 1413-1421.
- SEERAM, N. P. (2008) Berry Fruits: Compositional Elements, Biochemical Activities, and the Impact of Their Intake on Human Health, Performance, and Disease. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56, 627-629.
- SHENG, M., TANG, M., CHEN, H., YANG, B., ZHANG, F. y HUANG, Y. (2008) Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza*, 18, 287-96.
- SMITH, F. A., GRACE, E. J. y SMITH, S. E. (2009) More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol*, 182, 347-58.
- SMITH, S. E. y READ, D. J. (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, London, Academic.
- STAN, S. D., KAR, S., STONER, G. D. y SINGH, S. V. (2008) Bioactive food components and cancer risk reduction. *Journal of Cellular Biochemistry*, 104, 339-356.
- STRACK, D. y FESTER, T. (2006) Isoprenoid metabolism and plastid reorganization in arbuscular mycorrhizal roots. *New Phytol*, 172, 22-34.
- TALAVERA, M., ITOU, K. y MIZUKUBO, T. (2001) Reduction of nematode damage by root colonization with arbuscular mycorrhiza (*Glomus* spp.) in tomato-Meloidogyne incognita (Tylenchida: Meloidogynidae) and carrot-Pratylenchus penetrans (Tylenchida: Pratylenchidae) pathosystems. *Applied Entomology and Zoology*, 36, 387-392.
- THYGESSEN, K., LARSEN, J. y BØDKER, L. (2004) Arbuscular Mycorrhizal Fungi Reduce Development of Pea Root-rot caused by *Aphanomyces euteiches* using Oospores as Pathogen Inoculum. *European Journal of Plant Pathology*, 110, 411-419.
- TISSERANT, B., GIANINAZZI-PEARSON, V., GIANINAZZI, S. y GOLLOTTE, A. (1993) In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. *Mycological Research*, 97, 245-250.
- TORRES-BARRAGÁN, A., ZAVALETA-MEJÍA, E., GONZÁLEZ-CHÁVEZ, C. y FERRERA-CERRATO, R. (1996) The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white rot (*Sclerotium cepivorum* Berk.) under field conditions. *Mycorrhiza*, 6, 253-257.
- TOTH, R., TOTH, D., STARKE, D. y SMITH, D. R. (1990) Vesicular–arbuscular mycorrhizal colonization in *Zea mays* affected by breeding for resistance to fungal pathogens. *Canadian Journal of Botany*, 68, 1039-1044.
- TOUSSAINT, J. P., SMITH, F. A. y SMITH, S. E. (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi can induce the production of phytochemicals in sweet basil irrespective of phosphorus nutrition. *Mycorrhiza*, 17, 291-297.

- TURNAU, K. y MESJASZ-PRZYBYLOWICZ, J. (2003) Arbuscular mycorrhiza of *Berkheya coddii* and other Ni-hyperaccumulating members of Asteraceae from ultramafic soils in South Africa. *Mycorrhiza*, 13, 185-190.
- TURRINI, A. y GIOVANNETTI, M. (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi in national parks, nature reserves and protected areas worldwide: a strategic perspective for their in situ conservation. *Mycorrhiza*, 22, 81-97.
- UTKHEDE, R. (2006) Increased Growth and Yield of Hydroponically Grown Greenhouse Tomato Plants Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. *BioControl*, 51, 393-400.
- VAN DER HEIJDEN, M. G., STREITWOLF-ENGEL, R., RIEDL, R., SIEGRIST, S., NEUDECKER, A., INEICHEN, K., BOLLER, T., WIEMKEN, A. y SANDERS, I. R. (2006) The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytol*, 172, 739-52.
- WALLACE, K. J. (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation*, 139, 235-246.
- WHIPPS, J. M. (2004) Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1198-1227.
- WILSON, G. W., RICE, C. W., RILLIG, M. C., SPRINGER, A. y HARTNETT, D. C. (2009) Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecol Lett*, 12, 452-61.
- XU, Z. Y., TANG, M., CHEN, H., BAN, Y. H. y ZHANG, H. H. (2012) Microbial community structure in the rhizosphere of *Sophora viciifolia* grown at a lead and zinc mine of northwest China. *Sci Total Environ*, 435-436C, 453-464.
- YERGEAU, E., LABOUR, K., HAMEL, C., VUJANOVIC, V., NAKANO-HYLANDER, A., JEANNOTTE, R. y ST-ARNAUD, M. (2010) Patterns of *Fusarium* community structure and abundance in relation to spatial, abiotic and biotic factors in soil. *FEMS Microbiol Ecol*, 71, 34-42.
- ZHU, Y. G., SMITH, S. E., BARRITT, A. R. y SMITH, F. A. (2001) Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. *Plant and Soil*, 237, 249-255.