

## ARTICULO INVITADO

## UNA RELACIÓN CON BENEFICIOS MUTUOS: LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS Y LOS HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

V. CHIOCCHIO, M. A. RODRÍGUEZ, N. VENEDIKIAN, A. MARTÍNEZ,  
A. MENÉNDEZ, J. M. SCERVINO y A. GODEAS<sup>1</sup>

**Summary:** A mutual beneficial relationship: Plant roots and mycorrhizal-arbuscular fungi. The aim of this paper is to summarize the up-to-date knowledge of the physiological and morphological importance of the mycorrhizal arbuscular association. The different steps followed by each partner to establish the functional symbiosis and the distribution of the association are discussed.

**Key Words:** : arbuscular mycorrhizal fungi, morphology, root colonization, carbon costs, water relations, plant fitness

**Resumen:** El propósito de este trabajo es resumir el conocimiento actualizado de la importancia fisiológica y morfológica de la asociación micorrízica arbuscular. Se discuten, además, los distintos pasos de cada uno de los integrantes de la simbiosis hasta que esta se torna funcional y la distribución de esta asociación.

**Palabras clave:** : hongos micorrízicos arbusculares, morfología, colonización de la raíz; costo de carbono, relaciones hídricas, "plant fitness".

### INTRODUCCIÓN

Las plantas han desarrollado numerosas estrategias para poder sobrevivir en distintos ambientes. Una de las estrategias más exitosas es la capacidad de las raíces para asociarse con microorganismos estableciendo simbiosis mutualísticas.

El establecimiento de la asociación micorrízica aumenta el volumen de exploración del suelo por la planta para obtener minerales y agua reduciendo el stress abiótico y protege a las plantas de los patógenos de raíz (stress biótico) lo que favorece la supervivencia y la distribución de determinadas especies de plantas (Bethlenfalvay & Linderman, 1992; Gianinazzi-Pearson, 1996).

Se pueden dividir en dos grandes grupos de acuerdo a su morfología y los grupos taxonómicos de plantas y hongos que intervienen: a) las ectomicorrizas de las angiospermas y gimnospermas leñosas en asociación con basidiomicetes, ascomicetes o zigomicetes que desarrollan una cubierta sobre la raíz, y b) las endomicorrizas, caracterizadas por el crecimiento de micelio intra e intercelular y que relaciona a los basidiomicetes con las Orchidaceae (micorrizas orquídioides), ascomicetes con Ericales (micorrizas ericoides) y zigomicetes con la mayoría de los taxones (micorrizas arbusculares) (Harley & Smith, 1993). Las

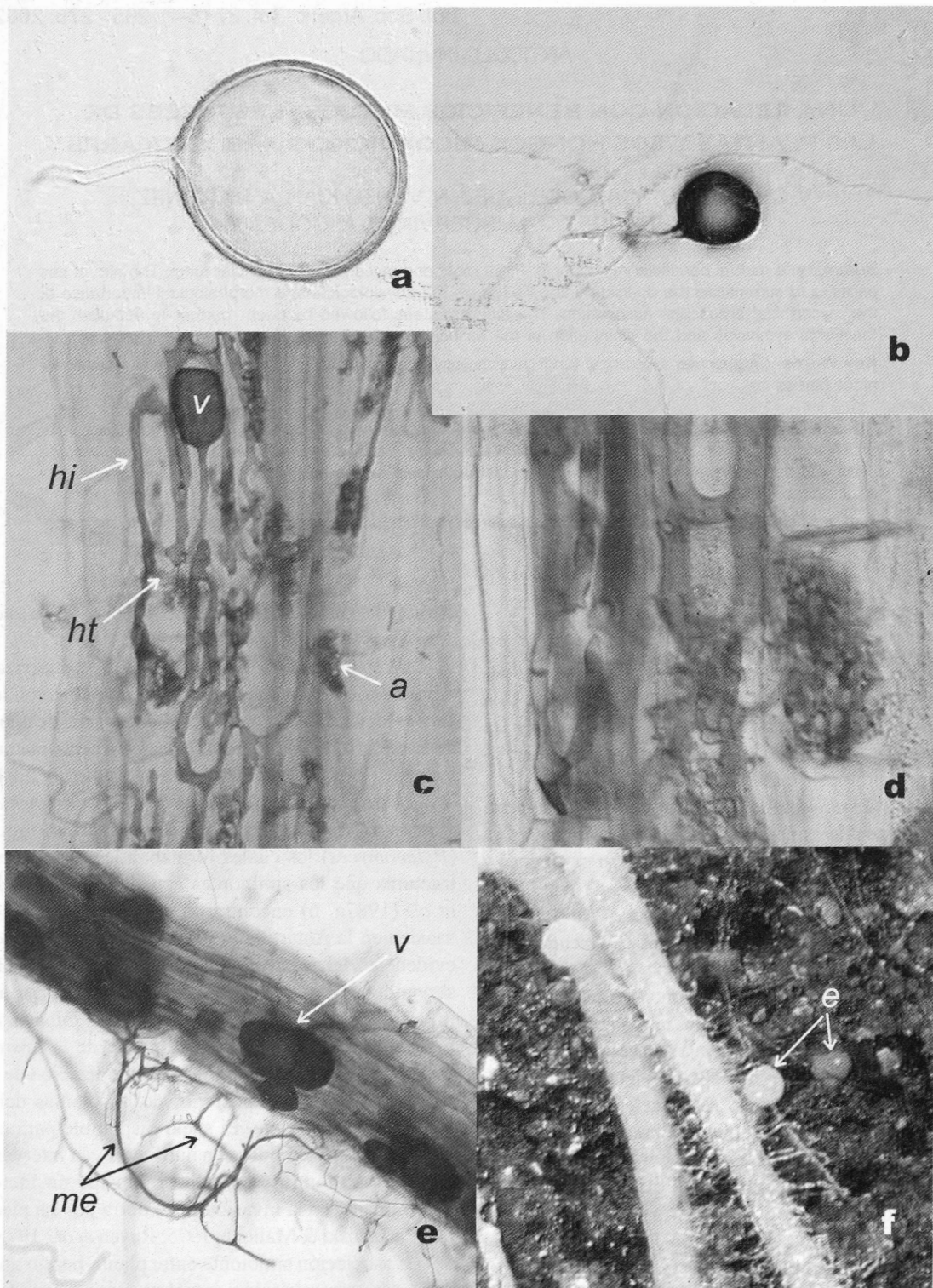
estructuras características de esta asociación se pueden observar en la Fig. 1.

La relación entre las plantas y las micorrizas arbusculares es un fenómeno antiguo y extendido. Hay evidencia fósil, datada en 400 millones de años, de la colonización de tejidos en las primeras plantas terrestres (Pirozynski & Dalpé, 1989; Remy *et al.*, 1994).

Los rizomas protostélicos de *Aglaophyton* (*Rhynia*) y *Asteroxylon* estaban colonizados por hongos (*Palaeomyces*) los cuales formaban las mismas estructuras que los simbioses actuales. Stubblefield *et al.* (1987a, b) encontraron en restos fósiles del triásico en la Antártida (250-210 millones de años) evidencias del desarrollo de estructuras fúngicas observándose arbusculos e hifas. A pesar de que es imposible conocer la fisiología de estas micorrizas fósiles, si pensamos que funcionaban de la misma forma que las actuales, su rol en la colonización de la tierra y la evolución posterior de las plantas debe haber sido importante. El suelo disponible para estos organismos era pobre en nutrientes y la intervención de los hongos en la absorción fue un factor determinante en la invasión de la tierra por las plantas (Pirozynski & Malloch, 1975; Raven *et al.*, 1978).

La asociación simbiote entre planta-hongo apareció como una relación casual ya que podían vivir separadamente. Algunos eran beneficiosos y otros perjudiciales, colonizaban el suelo y la superficie de las plantas (Saikkonen *et al.*, 1998). El beneficio que

<sup>1</sup>Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, F.C.E.N., U.B.A. 4º piso, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires, Argentina. godeas@bg.fcen.uba.ar



**Fig. 1:** Estructuras de las micorrizas arbusculares: **a:** espora de *Glomus* sp., **b:** espora germinada de *Glomus* sp. en medio sintético, **c:** microfotografía de raíz colonizada de *Trifolium repens* a arbúsculo, v vesícula, hi hifa intercelular, ht hifa intracelular (tinción Phillips & Hayman, 1970), **d:** detalle de arbúsculo en *Lolium multiflorum*, **e:** micelio externo me (por transparencia; v: vesículas), **f:** raíz colonizada de *Trifolium repens* por *Gigaspora rosea*, e: espora (según Fracchia *et al.*, 2001).

obtenía el hongo era el acceso a los exudados y a sustancias orgánicas cuando el hospedante moría. Al asociarse a la planta eliminó la competencia, la predación y el parasitismo con los otros organismos (Hass *et al.*, 1994).

Las plantas antiguas crecían sin competencia por la luz y expuestas a más altos valores de presión parcial de CO<sub>2</sub> que las actuales; esto se traducía en una fotosíntesis exitosa que le permitía producir una cantidad abundante de hidratos de carbono, los cuales eran acumulados en forma de almidón o bien exudados al suelo (Raven & Edwards, 2001). Las primeras plantas eran débiles estructuralmente (Kenrick & Cane, 1997) y necesitaban adquirir agua y nutrientes del suelo siendo atractivas para los hongos que allí habitaban. Los primeros endofitos produjeron poco o ningún beneficio a su hospedante; la selección actuó favoreciendo aquellas que estaban colonizadas, ya que uno de los primeros beneficios fue la protección de ataques de los parásitos. Aún hoy, las interacciones antagónicas entre organismos (endofitos y parásitos y/o saprobios) son comunes (McAllister *et al.*, 1994a, b, 1995, 1997; Cordier *et al.*, 1998; Fracchia *et al.*, 1998).

Brundrett (2002) considera que el primer paso en la evolución de endofito a hongo micorrícico es el desarrollo de estructuras y mecanismos que hicieron más eficiente la absorción de nutrientes del suelo, actuando el hospedante como dador de hidratos de carbono.

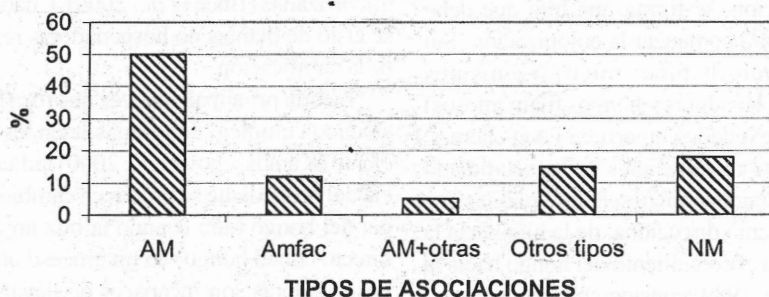
Aunque no hay evidencias directas, se piensa que el biotrofismo obligado del hongo se debe a la larga evolución de esta relación simbiótica en la que perdió la maquinaria genética que le permitía usar otras fuentes carbonadas haciéndolo totalmente dependiente de la planta (Gadkar *et al.*, 2001).

## LOS HONGOS TIENEN PREFERENCIAS POR ALGÚN TIPO DE PLANTA?

Se calcula que más del 80% de las 225.000 especies de plantas actuales (Law & Lewis, 1983) forman asociaciones simbióticas. La proporción de angiospermas que participan en los diferentes tipos de asociación micorrícica se observan en la Fig. 2 siendo las micorrizas arbusculares las más distribuidas. En contraste con la diversidad de plantas que colonizan, sólo unas 150 especies de hongos del phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001) pertenecientes a los géneros: *Glomus*, *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Paraglomus*, *Entrophospora* y *Archeospora* participan de esta relación (Morton & Benny, 1990; Morton & Bentivenga, 1994; Morton & Redecker, 2001). Esto permite concluir que los hongos micorrícicos arbusculares muestran poca o ninguna especificidad, y los factores que permiten el establecimiento de la simbiosis no dependen del genotipo de la planta hospedante (Koide & Schreiner, 1992; Smith & Read, 1997). Información acerca de la relación entre los distintos órdenes de angiospermas y micorrizas se encuentra en Brundrett (2002).

## LAS PLANTAS EMITEN SEÑALES PARA INDICAR QUE ESTÁN DISPONIBLES PARA SER COLONIZADAS?

La hipótesis más aceptada es que la presencia del hongo arbuscular desencadena una cascada de even-



**Fig. 2:** Porcentaje de especies de angiospermas con diferentes tipos de asociaciones micorrícicas. AM: micorrizas arbusculares; Amfac: micorrizas arbusculares facultativas; AM+otras: plantas colonizadas por más de un tipo de micorriza; Otros tipos: ectomicorrizas, micorrizas orquidioides y ericoides; NM: plantas no micorrícicas.

tos que culmina en la colonización sin que existan reacciones adversas de defensa por parte de la planta (Gadkar *et al.*, 2001). Uno de los mayores desafíos de los estudiosos del tema es entender el mecanismo de señales entre el hongo y la planta y el proceso de colonización, que lleva a entender el biotrofismo obligado de estos hongos que no pueden ser cultivados en ausencia del hospedante (Williams, 1992).

## RECONOCIMIENTO

La interacción entre hongo y planta comienza antes de que estos organismos se pongan en contacto; en efecto, la raíz exuda metabolitos secundarios tales como: a) compuestos fenólicos (flavonoides e isoflavonoides) relacionados con las señales de reconocimiento planta-microorganismo, los que actúan además como inductores del gen Nod y en la quimioatracción de los rizobios a la raíz (Phillips & Tsai, 1992; Sánchez *et al.*, 1992) y b) fitoalexinas que por su actividad antimicrobiana juegan un papel importante en el mecanismo de defensa de las plantas contra los patógenos (Bailey, 1982; Hahlbrock & Scheel, 1989; Mansfield, 1982). Las señales entre raíz y el hongo arbuscular antes y después de la colonización no han sido todavía entendidas (Fig. 3).

## RESPUESTA DEL HONGO A LA PRESENCIA DEL HOSPEDANTE

Los exudados de la raíz, si bien tienen influencia en la germinación de las esporas, no son imprescindibles para que ésta se produzca. Dependiendo de la calidad del exudado, diversos experimentos indican que puede desencadenar o inhibir el proceso de germinación. Después de la germinación, se forma una hifa que debe encontrar una raíz para comenzar la colonización. Sin embargo, en el suelo habitan microorganismos saprobios (bacterias, levaduras y hongos filamentosos) que, a través de sus exudados, interfieren con el crecimiento hifal. Durante muchos años se ha acumulado evidencia de que las raíces emiten señales volátiles que estimulan el crecimiento direccional de la hifa hacia la raíz. El CO<sub>2</sub> estimula el crecimiento del hongo hacia la raíz (Becard & Piché, 1989) considerándose a esta molécula esencial en la formación de la simbiosis porque, además de favorecer el crecimiento hifal, está relacionada con el catabolismo de los lípidos en el micelio.

Los compuestos químicos producidos por las raíz-

ces de las plantas (oligosacáridos) determinan que la hifa crezca hacia la raíz; este fenómeno se ve acentuado, en presencia de CO<sub>2</sub>. Los hongos micorrícicos tienen enzimas con actividad celulasas y endopoligalacturonasa, que catalizan la liberación de los oligosacáridos y oligosacarinas de la pared celular (Fry *et al.*, 1993). Esta última molécula puede disparar la colonización y propagar el hongo dentro de la raíz, autorregulada por el hospedante. Puede consultarse una discusión de este evento en Salzer & Boller (2000).

## COLONIZACIÓN DE LA RAÍZ

Los hongos arbusculares responden a los exudados con crecimiento hifal y posterior ramificación en la vecindad de la raíz hospedante, como uno de los primeros eventos de reconocimiento en la fase presimbótica (Mosse & Hepper, 1975; Powell, 1976; Becard & Piche, 1989; Giovanetti *et al.*, 1993, 1994, 1996). Un importante número de estudios trató de caracterizar el compuesto exudado por la raíz responsable del crecimiento y ramificación (Nair *et al.*, 1991; Bel Rhlid *et al.*, 1993), pero nadie ha aislado moléculas activas en él. Por primera vez, Buee *et al.* (2000) "semipurificaron" un compuesto lipofílico en raíces cultivadas de *Daucus carota*, al que llamaron factor de ramificación. Si bien no ha sido caracterizado químicamente, tiene "algún tipo de actividad" sobre la proliferación celular de los hongos micorrícicos arbusculares (AM) *Gigaspora gigantea*, *G. rosea* y *G. margarita*, y sería el responsable de desencadenar las transformaciones en el hongo en los estadios precedentes a la colonización de la raíz. Se encontró también en plantas tales como *Daucus carota*, *Nicotiana tabacum*, *Zea mays*, *Sorghum bicolor*, *Pisum sativum*, y se supone que es sintetizado por casi todas las plantas susceptibles de ser micorrizadas (Buee *et al.*, 2000). Cuando esta fracción se aisló de plantas no hospedadoras resultó inhibitoria de la ramificación.

La hifa principal, una vez que toca la raíz, forma un abanico complejo con ramas laterales. Un estudio reciente (Karadaschov *et al.*, 2000) indica que en presencia del hospedante se producen cambios en la morfología del hongo (aún cuando la raíz no esté en contacto directo con el hongo) en un proceso que las plantas no hospedadoras son incapaces de llevar a cabo.

Otros trabajos sugieren que el crecimiento hifal y la ramificación de las hifas están controladas por una sustancia que es reguladora de los estados pre-infectivos (David-Schwartz *et al.*, 2001). Esta observación implica

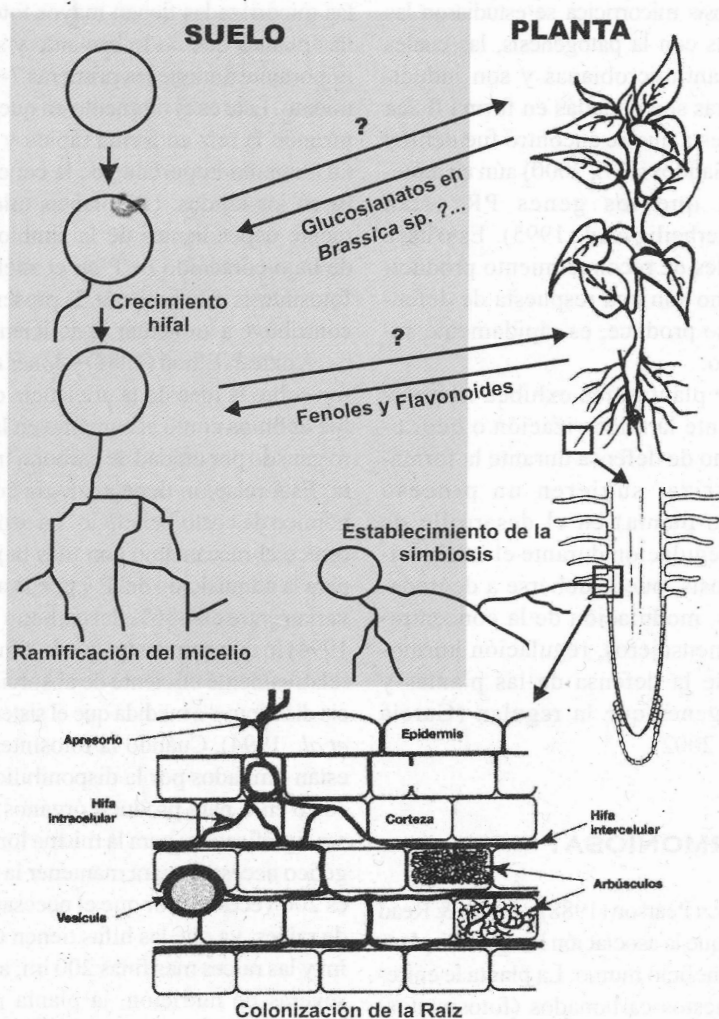


Fig. 3: El ciclo de vida de un hongo micorrícico arbuscular y el establecimiento de la simbiosis. Relaciones con el hospedante.

que no sólo la raíz puede estimular la ramificación, sino que moléculas inhibitoras pueden estar presentes regulando el evento simbiótico tal como ocurre en el sistema *Rhizobium*-leguminosa (Vance, 1996).

El paso siguiente es la diferenciación del apresorio, que se forma en las células de la epidermis, para lo cual son necesarias señales bioquímicas y/o topográficas sobre la superficie de la raíz (Douds, 1997). La penetración de la célula se lleva a cabo por la producción localizada de enzimas hidrolíticas de pared, ayudada por la presión ejercida por el ápice hifal (Bonfante & Perotto, 1995).

### CÓMO SE COLONIZA LA RAÍZ?

La colonización de la raíz involucra la formación de

hifas intercelulares y enrollamientos hifales y/o arbusculos dentro de la célula cortical. Los arbusculos se forman por la ramificación de una hifa de infección, aumentando la superficie de contacto entre los miembros de la simbiosis, y están involucrados en la transferencia de compuestos carbonados desde la planta al hongo y nutrientes inorgánicos desde el hongo a la planta (Saito, 2000).

Estas estructuras tienen vida corta, 7-12 días después degeneran, lo que requiere una constante formación de arbusculos a medida que el hongo coloniza la raíz (Gadkar *et al.*, 2001). A diferencia de la relación planta-patógeno, las asociaciones planta-micorrizas inician una respuesta que no alcanza los niveles necesarios para prevenir la infección. Gianinazzi-Pearson (1996) encontró que los genes relacionados con la defensa a la invasión estaba expresados en las células que contenían arbusculos.

Durante la simbiosis micorrícica se estudiaron las proteínas relacionadas con la patogénesis, las cuales tienen propiedades antimicrobianas y son inducidas cuando las plantas son dañadas en forma física o química. La respuesta que se encontró fue débil y transitoria (Dumas Gaudot *et al.*, 2000) aún en aquellos mutantes en que los genes PR están sobreexpresados (Vierheilig *et al.*, 1995). Esto hace pensar que las señales de reconocimiento producidas por las plantas no son una respuesta de defensa típica y, si ésta se produce, es rápidamente suprimida por el hongo.

La existencia de plantas que exhiben respuestas de defensa durante la micorrización o que suprimen el mecanismo de defensa durante la formación de la micorriza, sugieren un proceso coevolutivo (hongo-planta) en el desarrollo de esta simbiosis. La regulación durante el establecimiento de la simbiosis, puede deberse a degradación de mensajeros, modulación de la concentración de segundos mensajeros, regulación hormonal y nutricional de la defensa de las plantas y activación de los genes que la regulan (García Garrido & Ocampo, 2002).

## RELACIÓN ARMONIOSA?

Smith & Gianinazzi Pearson (1988) y Smith & Read (1997) coinciden en que la asociación hongoAM-planta es un evento de beneficio mutuo. La planta le entrega al hongo compuestos carbonados (fotosintatos) mientras que el hongo ayuda a las plantas en la absorción de fosfatos y otros nutrientes minerales del suelo. Este intercambio bidireccional de nutrientes tiene lugar en el arbúsculo. El hongo aumenta la resistencia a los patógenos de raíz y la tolerancia al stress hídrico. En las plantas micorrizadas se altera, además, el balance hormonal (Smith & Gianinazzi Pearson, 1988; Hwang *et al.*, 1992; Shaul-Keinan *et al.*, 2002).

En términos sencillos la simbiosis es un costo que la planta debe afrontar ya que entrega los fotosintatos necesarios para completar el ciclo del hongo; sin embargo, la simbiosis micorrícica amortigua el gasto haciendo que las plantas aumenten su capacidad de fijar CO<sub>2</sub> (Eissentat *et al.*, 1993) por disponer de Pi suficiente en las hojas (Sivak & Walker, 1986), aumentar la hidratación (Snellgrove *et al.*, 1982) y el área foliar (Freedon & Terry, 1988).

Eissenstat *et al.* (1993) demostraron que las plan-

tas micorrizadas tienen mayor fotosíntesis que aquellas plantas que no lo han sido y su aumento es muy importante durante las primeras 7-8 semanas de crecimiento. Este es el momento en que el hongo está colonizando la raíz en forma rápida y cuando se produce un aumento importante de la concentración de fósforo en los tejidos. Las plantas micorrícicas son altamente dependientes de la simbiosis en condiciones de bajo contenido de P en el suelo; en cambio, si la fotosíntesis está limitada, la presencia de la simbiosis contribuye a aumentar la deficiencia de fotosintatos.

Koide & Elliott (1989) y Jones *et al.* (1991) trabajaron sobre la idea de la eficiencia de la simbiosis, que fue definida como el aumento en la cantidad de fósforo ganado por unidad de carbono invertido por la planta. Esta relación tiene analogía con el concepto económico de costo/beneficio. La asociación micorrícica ofrece el mecanismo con más bajo costo de carbono para la adquisición del P y puede alcanzar valores que varían entre el 4-36% del carbono fijado (Durall *et al.*, 1994) lo que demuestra que la simbiosis es un sistema relativamente eficiente de absorción de P y la eficiencia disminuye a medida que el sistema envejece (Tinker *et al.*, 1994). Cuando la fotosíntesis y el crecimiento están limitados por la disponibilidad de nutrientes, el costo en C para producir órganos de absorción puede ser significativo: para la misma longitud, el gasto energético necesario para mantener la producción de hifas es 200 veces menor que el necesario en la producción de raíces, ya que las hifas tienen un diámetro de 2-20  $\mu\text{m}$  y las raíces más finas 200  $\mu\text{m}$ ; así, bajo condiciones severas de nutrición, la planta puede ser capaz de solventar la formación hifas y no la de raíces.

## LA MORFOLOGÍA DE LA RAÍZ Y LAS MICORRIZAS

Las raíces son morfológicamente únicas entre los órganos de las plantas porque tienen un meristema bidireccional que produce una cubierta apical y tejidos subapicales (Foster & Gifford, 1974). Es de pensar que las raíces evolucionaron a partir de tallos subterráneos (rizomas) de plantas (Brundrett, 2002). Las primeras plantas con raíces aparecieron en el Devónico simultáneamente en varias familias. Es durante este período cuando aumentó la diversidad y la complejidad en estas plantas. De ellas no se conoce el status micorrícico (Gensel *et al.*, 2001).

## **CÚALES SON LAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LA RAÍZ QUE INFLUYEN EN LA FORMACIÓN DE LA MICORRIZA ARBUSCULAR?**

Las AM se forman cerca del ápice de las raíces jóvenes (Smith *et al.*, 1992). La distribución y velocidad de crecimiento del hongo están reguladas por los canales de aire de la corteza: las propiedades de las células corticales determinan la distribución de los arbusculos y la epidermis y la exodermis suberizada determinan la posición de los apresorios y el camino de penetración a la raíz. Se forman dos tipos morfológicos *Paris* y *Arum*; el *Arum* es posible cuando la hifa crece entre los espacios intercelulares, en el *Paris* se forman enrollamientos; dado que las briófitas, helechos y gimnospermas tienen este último tipo de colonización es que se considera que ésta es la forma más ancestral (Smith & Smith, 1997). Las células de la endodermis limitan la colonización y la arquitectura de la raíz determina la eficiencia de la formación de la micorriza.

## **PORQUÉ HAY RAÍCES QUE PUEDEN O NO FORMAR MICORRIZAS?**

Estas plantas son las llamadas facultativas y son asociaciones balanceadas planta-hongo, pero el beneficio para la planta está condicionada a la fertilidad del suelo. La nutrición mineral (especialmente P y N) es el factor limitante para el crecimiento de la planta en los ecosistemas naturales (Brundrett, 1991); muchas plantas tienen largas raíces muy ramificadas y finas con numerosos pelos absorbentes que cumplen las mismas funciones de exploración que las hifas (Schweiger *et al.*, 1995, Koide *et al.*, 2000). Este sistema radical difuso es típico de los lugares con bajo nivel de colonización, mientras que las plantas altamente micorrizadas tienen un sistema radical denso, que crecen poco y que viven largo tiempo (Fitter & Moeyersoen, 1996; Eissenstat, 1992).

## **PORQUÉ HAY RAÍCES QUE NO FORMAN SIMBIOSIS?**

La principal característica de estas raíces es que

excluyen a las todas las Glomeromycota. Estas plantas no hospedantes inhiben la germinación de las esporas, el crecimiento hifal y la formación de los apresorios por los hongos formadores de micorrizas arbusculares, al dispararse los genes que posibilitan la micorrización, o por bloqueo del mecanismo de defensa de la planta presentan estructuras abortivas. Los mutantes no micorrícicos (NM) de plantas micorrizadas permiten la colonización y hasta la formación de arbusculos en la zona cortical. La química de la raíz es la clave para entender porqué algunas raíces excluyen los hongos, ya que algunas acumulan potentes antifúngicos que regulan la colonización. Las plantas de las familias de las NM crecen en lugares salinos o perturbados (entre otras, Cyperaceae, Juncaceae, Amaranthaceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae); estas plantas serían más exitosas debido a que la energía estaría enfocada hacia la actividad de la raíz y no al mantenimiento del hongo. Información acerca de la relación entre los órdenes de angiospermas y los tipos de micorrizas puede consultarse en Brundett (2002).

## **QUÉ EFECTOS PRODUCE EN LAS PLANTAS?**

*Tolerancia a la sequía:* es aumentada por el aumento en el turgor de la planta, potencial agua de la hoja, conductancia estomática y conductividad hidráulica de la raíz, ya que los hongos son capaces de adquirir agua del suelo a potenciales más bajos que la raíz (Bethlenfalvay *et al.*, 1988) o a distancia de la zona de deficiencia que se produce alrededor de ella. Nelsen & Safir (1982) y Ruiz Lozano *et al.* (1995) encontraron cambios en la concentración de prolina que producen cambios en el potencial osmótico, aumentando la tolerancia a la sequía.

*Adaptación:* Algunas de las propiedades sobre las que actúa la micorrización influyen sobre el crecimiento y reproducción de las plantas; esto se traduce en un aumento del número de ejemplares en una comunidad. Esta mayor eficiencia en la adquisición del recurso permite que más energía esté localizada en el crecimiento y reproducción, que potencialmente aumenta la adaptabilidad ("fitness"). El resultado puede expresarse en términos de supervivencia, velocidad de crecimiento o reproducción. Las plantas micorrizadas aumentan el número de semillas (Bolland & Paynter, 1992) y la germinación en rapidez y número.

ro de plántulas exitosas (Hartnett *et al.*, 1994; Thomson & Bolger, 1993), que son factores importantes en el éxito competitivo de la especie.

*Xenobióticos y pesticidas:* Los hongos micorrícicos pueden actuar en la traslocación de los pesticidas. En general, los diferentes autores acuerdan que el aumento de superficie de absorción de la raíz producidos por el fenómeno simbiótico facilita la absorción de herbicidas (Mujica *et al.*, 1999, Venedikian *et al.*, 1999). Ciertos hongos han demostrado capacidad para degradar herbicidas, como la atrazina y también ácido 2,4 diclorofenoxiacético. Esto lleva a preguntarse cuál es el mecanismo por el que estos hongos protegen a las plantas de estos xenobióticos (Donnelly *et al.*, 1993).

## CONCLUSIONES

La coevolución de las plantas y las micorrizas ha dado como resultado una estrategia que le permite a la planta mantener bajo el proceso de defensa a la colonización fúngica permitiendo la instalación de la simbiosis.

Cada tipo de micorriza está asociada con un tipo distinto de raíz. Las plantas con raíces ramificadas, gruesas, de crecimiento lento, están típicamente obligadas a vivir en simbiosis.

Algunas plantas con raíces finas han desarrollado la capacidad de excluir a los hongos micorrícicos y forman grupos de plantas no micorrícicas.

Las plantas facultativas han sacrificado volumen de corteza para ganar área de contacto con el suelo y mayor volumen de exploración, son más eficientes en suelos muy fértiles donde no forman asociación, la situación se revierte en suelos no fértiles donde la colonización es posible. Estos son los grupos más interesantes para investigar el efecto del ambiente en los beneficios de la simbiosis.

Los hongos gastarían también más energía en este tipo difuso de raíz, ya que para colonizar necesitaría formar un número importante de puntos de entrada y después encontrarse con una corteza muy pequeña para colonizar. El crecimiento de la raíz de las plantas micorrícicas no puede exceder la capacidad del hongo para crecer en el suelo. Así, la evolución de la raíz de las plantas micorrizadas podría ser regulada por la necesidad de formar una asociación eficiente.

Las raíces le permiten a la planta tener el control sobre el hongo, confinándolo a los tejidos corticales y controlando el momento de la colonización a tra-

vés de diferentes mensajeros químicos.

También controlan la extensión de la colonización regulando el crecimiento de la raíz. Así, la asociación micorrícica ocurrirá sólo en períodos en que la raíz crece. Muchas plantas perennes sólo reemplazan una parte de su raíz por año: esto impide el despilfarro de energía que es necesaria para cumplir con la demanda de nutrientes.

No se conoce como las plantas de un tipo de micorriza "elige" un tipo de hongo o porqué existe la preferencia de un hongo por un tipo de raíz hospedante.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. J. Wright por la corrección del manuscrito y sus siempre bienvenidas observaciones, a los Drs. J. A. Ocampo y su grupo de investigación, C. MacAllister, M. T. Mujica y S. Fracchia por compartir con nosotros sus conocimientos sobre simbiosis. La experiencia que hizo posible este trabajo fue financiada por el CONICET a través de su programa de subsidios y becas. Se agradece a la Universidad de Buenos Aires su apoyo económico y el año sabático de A. Godeas.

## NOTA AGREGADA EN PRUEBA DE PÁGINA:

Han aparecido recientemente dos referencias que ponen en duda la hipótesis de que todas las especies de Glomeromycota son ecológicamente equivalentes:

HIBBETT, D. S. 2002 When good relationships go bad. *Nature* 419: 345-346.

BIRARTONDO, M., D. REDECKER, I. HIJRT, A. WIERNKEN, T. BURNS, L. DOMINGUEZ, A. SERCIC, J. LEAKE & D. READ. 2002. Epiparasitic plants specialized on arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 417: 389-392.

## BIBLIOGRAFÍA

BAILEY, J. A. 1982. Physiological and biochemical events associated with the expression of resistance to disease. In: R. K. S. WOOD (eds.), *Active defence mechanisms in plants*, pp. 39-65. Plenum Publishing Corporation, Bristol.

- BECARD, G. & Y. PICHÉ. 1989. Fungal growth stimulation by CO<sub>2</sub> and root exudates in vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Appl. Environ. Microbiol.* 55: 2320-2325.
- BEL RHLID R., S. CHABOT, Y. PICHÉ, & R. CHÉNEBERT. 1993. Isolation and identification of flavonoids from Ri T-DNA transformed roots (*Daucus carota*) and their significance in vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Phytochem.* 33: 1369-1371.
- BETHLENFALVAY, G. J., M. S. BROWN, R. N. AMES & R. S. THOMAS. 1988. Effects of drought on host and endophyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake. *Physiol. Plant.* 82: 423-432.
- BETHLENFALVAY, G. J. & R.G. LINDERMAN. 1992. *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. American Society of Agronomy, Special Publication No. 54. Madison, WI.
- BOLLAND, M. D. A. & B. H. PAYNTER. 1992. Increasing phosphorus concentration in seed of annual pasture legume species herbage and seed yields. *Pl. soil* 125: 197-205.
- BONFANTE, P. & S. PEROTTO. 1995. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi infecting host plants. *New Phytol.* 130: 3-21.
- BRUNDRETT, M. C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 154: 275-304.
- BUEE, M., M. ROSSIGNOL, A. JAUNEAU, R. RANJEVA & G. BECARD. 2000. The presymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by branching factor partially purified from plant root exudates. *Mol. pl.-microbe inter.* 13: 693-698.
- CORDIER, C., M. J. POZO, J. M. BAREA, S. GIANINAZZI & V. GIANINAZZI PEARSON. 1998. Cell defence responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mol. pl.-microbe inter.* 11: 1017-1028.
- DAVID-SCHWARTZ, R., H. BANDANI, S. WININGER, A. A. LEVY, G. GALILI & Y. KAPULNIK. 2001. Identification of a novel genetically controlled step in mycorrhizal colonization: plant resistance to infection of fungal spores but not extraradical hyphae. *Pl. J.* 27: 561-569.
- DONNELLY, P. K., J. A. ENTRY & DL CRAWFORD. 1993. Degradation of atrazine and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by mycorrhizal fungi at three nitrogen concentrations in vitro. *Appl. Environ. Microbiol.* 59: 2642-2647.
- DOUDS, D. D. 1997. A procedure for the establishment of *Glomus mosseae* in dual culture with Ri T-DNA-transformed carrots roots. *Mycorrhiza* 7: 57-61.
- DUMAS GAUDOT, E., A. GOLLOTTE, C. CORDIER, S. GIANINAZZI & V. GIANINAZZI-PEARSON. 2000. Modulation of host defence systems. In: Y KAPULNIK & D. D. DOUDS (eds.), *Arbuscular mycorrhiza: Physiology and function*, pp. 173-200. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- DURALL, D. M., M. D. JONES & P. B. TINKER. 1994. Allocation of <sup>14</sup>C-carbon in ectomycorrhizal willow. *New Phytol.* 128: 109-114.
- EISSENSTAT, D. M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of a small diameter. *J. Pl. Nutr.* 15: 763-782.
- EISSENSTAT, D. M., J. H. GRAHAM, J. P. SYVERTSEN & D. L. DROUILLARD. 1993. Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Ann. Bot.* 71: 1-10.
- FITTER, A. H. & B. MOEYERSON. 1996. Evolutionary trends in root-microbe symbioses. *Phil. Trans. Royal Soc. London, Series B* 351: 1367-1375.
- FOSTER, A. S. & E. M. GIFFORD. 1974. *Comparative morphology of vascular plants*. 2<sup>nd</sup> ed. Freeman, San Francisco, CA.
- FRACCHIA, S., A. MENENDEZ, A. GODEAS & J. A. OCAMPO. 2001. A method to obtain monospore cultures of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 33: 1283-1285.
- FRACCHIA, S., M. T. MUJICA, I. GARCIA ROMERA, J. MARTIN, J. A. OCAMPO & A. M. GODEAS. 1998. Interactions between *Glomus mosseae* and A.M. sporocarps-associate saprophytic fungi. *Pl. soil* 200: 131-137
- FREEDEN, A. L & N. TERRY. 1988. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and soil phosphorus level on growth and carbon metabolism of soybean. *Canad. J. Bot.* 6: 2311-2316.
- FRY, S. C., S. ALDINGTON, P. R. HETHERINGTON & J. AITKEN. 1993. Oligosaccharides as signals and substrates in the plant cell wall. *Pl. Physiol.* 103: 1-5.
- GADKAR, V., R. DAVID-SCHWARTZ, T. KUNIK & Y. KAPULNIK. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors in host recognition. *Pl. Physiol.* 127: 1493-1499.
- GARBAYE, J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128: 197-210.
- GARCIA GARRIDO, J. M. & J. A. OCAMPO. 2002. Regulation of plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exper. Bot.* 53: 1377-1386.
- GARCIA ROMERA, I., J. MARTIN, S. FRACCHIA, M. T. MUJICA, A. GODEAS & J. A. OCAMPO. 1998. Interactions between saprophytic *Fusarium* strains and AM of soybean plants. *Symbiosis* 24: 235-246.
- GENSEL, P. G., M. KOTYK & J. F. BASINGER. 2001. Morphology of above- and below- ground structures in early devonian (Pragian-Emsian). In: GENSEL, P. G. & D. EDWARDS, (eds.), *Plant invade land: evolutionary and environmental perspectives*, pp. 83-102. Columbia University Press, New York.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. 1996. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: growing to the roots of the symbiosis. *Pl. Cell* 8: 1871-1883.
- GIOVANETTI, M., C. SBRANA, L. AVIO & A. S. CITERNESI. 1996. Analysis of factors involved in fungal recognition responses to host derived signals by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 133: 65-71.
- GIOVANETTI, M., C. SBRANA, L. AVIO, A. S. CITERNESI & C. LOGI. 1993. Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytol.* 125: 587-593.

- GIOVANETTI, M., C. SBRANA & C. LOGI. 1994. Early processes involved in host recognition by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 127: 703-709.
- HAHLBROCK, K. & D. SCHEEL. 1989. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. *Annu. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol.* 40: 347-369.
- HARLEY, J. L. & S. E. SMITH. 1993. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.
- HARTNETT, D. C., R. J. SAMENUS, L. E. FISCHER & B. A. D. HETRICK. 1994. Plant demographic responses to mycorrhizal symbiosis in tallgrass prairie. *Oecologia* 99: 21-26.
- HWANG, S. F., K. F. CHANG & P. CHAKARAVATY. 1992. Effects of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi development of *Verticillium* and *Fusarium* wilts of alfalfa. *Pl. Dis.* 76:239-243.
- JONES, M. D., D. M. DURALL & P. B. TINKER. 1991. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time. *New Phytol.* 119: 99-106.
- KARADASCHOV, V., I. KUZOVKINA, H. J. HAWKINS & E. GEORGE. 2000. Growth and sporulation of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus caledonium* in dual culture with transformed carrot roots. *Mycorrhiza* 10: 23-28.
- KENRICK, P. & P. R. CANE. 1997. Origin and early evolution of plants on lands. *Nature* 389: 33-39.
- KOIDE, R. T., M. D. GOFF & I. A. DICKIE. 2000. Component growth efficiencies of mycorrhizal and nonmycorrhizal plants. *New Phytol.* 104: 591-599.
- KOIDE, R. T. & R. P. SCHREINER. 1992. Regulation of vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol.* 43: 557-581.
- KOIDE, R. T. & G. ELLIOTT. 1989. Cost benefit and efficiency of the vesicular-arbuscular symbiosis. *Funct. Ecol.* 3: 252-255.
- LAW, R. & D. H. LEWIS. 1983. Biotic environments and the maintenance of sex-some evidence from mutualistic symbiosis. *Biol. J. Linn. Soc.* 20: 249-276.
- MANSFIELD, J. W. 1982. The role of the phytoalexins in disease resistance. In: J. A. BAILEY & J. W. MANSFIELD (eds.), *Phytoalexins*, pp. 253-288. Blackie, Glasgow.
- MC ALLISTER C. B., A. M. GODEAS & J. A. OCAMPO. 1994 a. Interaction between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae*: Effect on plant growth, arbuscular mycorrhizas and saprophytic populations. *Soil Biol. Biochem.* 26: 1363-1367.
- MC ALLISTER C. B., A. M. GODEAS & J. A. OCAMPO. 1994 b. Interaction between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae*: Effects between microorganisms "in vitro". *Soil Biol. Biochem.* 26: 1369-1374.
- MC ALLISTER, C. B., A. M. GODEAS & J. A. OCAMPO. 1995. Interaction between *Aspergillus niger* and *Glomus mosseae*. *New Phytol.* 129: 309-316.
- MC ALLISTER, C. B., A. GODEAS & J. A. OCAMPO. 1997. Interactions between *Alternaria alternata*, *Fusarium equiseti* and *Glomus mosseae* II. Effects on plant growth, arbuscular mycorrhizae and the saprophyte population. *Biol. Fert. soils* 24: 301-305.
- MORTON, G. B. & S. P. BENTIVENGA. 1994. Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their rôle in defining taxonomic and non-taxonomic groups. *Pl. Soil* 159: 47-59.
- MORTON, G. B. & D. REDECKER. 2001. Two new families of Glomales, Archeosporaceae and Paraglomaceae with two genera *Archeospora* and *Paraglomus* based on concordant molecular and morphological character. *Mycologia* 93: 181-195.
- MORTON, G. B. & G. L. BENNY. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37: 471-491.
- MOSSE, B. & C. HEPPEL. 1975. Vesicular arbuscular mycorrhizal infection in root organ cultures. *Physiol. Pl. Pathol.* 5: 215-223.
- MUJICA, M. T., S. FRACCHIA, J. A. OCAMPO & A. M. GODEAS. 1999. Influence of chlorsulfuron and glyphosate herbicides on arbuscular mycorrhizas of *Glycine max* intercropped with the weeds *Brassica campestris* and *Sorghum halepensis*. *Symbiosis* 27: 73-81.
- NAIR, M. G., G. R. SAFIR & J. O. SIQUEIRA. 1991. Isolation and identification of vesicular-arbuscular mycorrhiza-stimulatory compounds from clover (*Trifolium repens*) roots. *Appl. Environm. Microbiol.* 57: 434-439.
- NELSEN, C.E. & G.R. SAFIR. 1982. Increased drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition. *Planta* 154: 407-413.
- PHILLIPS, J. M. & D. S. HAYMAN. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158-160.
- PHILLIPS, D. A. & S. M. TSAI. 1992. Flavonoids as plant signals to rhizosphere microbes. *Mycorrhiza* 1: 55-58.
- PIROZYNSKI, K. & D. W. MALLOCH. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystem* 6: 153-164.
- PIROZYNSKI, K. A. & Y. DALPÉ. 1989. Geological history of the Glomaceae, with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* 7: 1-36.
- RAVEN, J. A. & D. EDWARDS. 2001. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *J. Exper. Bot.* 52: 381-401.
- RAVEN, J. A., S. SMITH & F. A. SMITH. 1978. Ammonium assimilation and the role of mycorrhizas in climax communities in Scotland. *Bot. Soc. Edinburgh* 43: 27-35.
- REMY, W., T. N. TAYLOR, H. HASS & H. KERP. 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhiza. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 11841-11843.
- RUIZ LOZANO, J. M., AZCON, R & M. GOMEZ. 1995. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: Physiological and nutritional plant responses. *Appl. Environm. Microbiol.* 61: 456-460.

- SAIKKONEN, K., S. H. FAETH, M. HELANDER & T. J. SULLIVAN. 1998. Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 319-343.
- SAITO, M. 2000. Symbiotic exchange of nutrients in arbuscular mycorrhizas: transport and transfer of phosphorous. *In*: Y. KAPULNIK & D. D. DOUDS (eds.), *Arbuscular mycorrhizal: Physiology and function*, pp. 85-106. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- SALZER, P. & T. BOLLER. 2000. Elicitor induced reactions in mycorrhizae and their suppression. *In*: G. K. PODILA, D. D. DOUDS (eds.), *Current Advances in Mycorrhiza research*, pp. 1-10. APS Press, St. Paul, MN.
- SÁNCHEZ, F., J. E. PADILLA, H. PEREZ & M. LARA. 1991. Control of nodulin genes in root-nodule development and metabolism. *Annu. Rev. Pl. Physiol.* 42: 507-528.
- SCHÜBLER, A., D. SCHWARZOTT & C. WALKER. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- SCHWEIGER, P. F., A. D. ROBSON & N. J. BARROW. 1995. Root hair lengths determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytol.* 131: 247-254.
- SHAOUL-KEINAN, O., V. GADKAR, I. GINZBERG, J. M. GÜNZWEIG, I. CHET, Y. ELAD, S. WININGER, E. BELAUSOV, N. ATZMON, Y. BEN-TAL & Y. KAPULNIK. 2002. Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*. *New Phytol.* 154: 501-507.
- SIVAK, M. N. & D. A. WALKER. 1986. Photosynthesis in vivo can be limited by phosphate supply. *New Phytol.* 102: 499-512.
- SMITH, S. E., S. DICKSON & N. A. WALKER. 1992. Distribution of VA mycorrhizal entry points near the root apex: Is there an infectable zone at the root tip of leek of clover? *New Phytol.* 89: 403-407.
- SMITH, F. A. & S. E. SMITH. 1997. Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 137: 373-388.
- SMITH, S. E. & D. J. READ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. Academic Press, San Diego.
- SMITH, S. E. & V. GIANINAZZI PEARSON. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annu. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol.* 39: 221-244.
- SNELGROVE, R. C., W. E. SPLITTSTOESSER, D. P. STRIBLEY & P. B. TINKER. 1982. The distribution of carbon and demand of fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 92: 75-87.
- STRIBLEY, D. P., P. B. TINKER & J. H. RAYNER. 1980. Relation of internal phosphorous concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 86: 261-266.
- STUBBLEFIELD, S. P., T. N. TAYLOR & J. M. TRAPPE. 1987a. Fossil mycorrhizae: a case for symbiosis. *Science* 237: 59-60.
- STUBBLEFIELD, S. P., T. N. TAYLOR & J. M. TRAPPE. 1987b. Antarctic VAM fossils. *Amer. J. Bot.* 74: 1904-1911.
- THOMSON, C. J. & T. P. BOLGER. 1993. Effects of seed phosphorus concentration on the emergence and growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*). *Pl. soil* 156: 285-288.
- TINKER, P. B., D. M. DURALL & M. D. JONES. 1994. Carbon use efficiency in micorrizas: theory and sample calculations. *New Phytol.* 128: 115-122.
- VANCE, C. P. 1996. Root bacteria interactions: symbiotic nitrogen fixation. *In*: Y. WAISE, A. ESHEL & U. KAFKAFI (eds.), *Plant roots: The Hidden Half*, pp. 569-588. Marcel Dekker, New York.
- VENEDIKIAN, N., V. CHIOCCHIO, A. MARTINEZ, A. MENENDEZ, J. A. OCAMPO & A. GODEAS. 1999. Influence of the fungicides carbendazim and chlorothalonil on spore germination, arbuscular mycorrhizal colonization and growth of soybean plants. *Agrochimica* 42: 105-109.
- VIERHEILIG, H., M. ALT, J. LANGE, M. GUT-RELLA, A. WIEMKEM & T. BOLLER. 1995. Colonization of transgenic tobacco constitutively expressing pathogenesis related proteins by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Appl. Environm. Microbiol.* 61: 3031-3034.
- WILLIAMS, P. G. 1992. Axenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi. *Meth. Microbiol.* 24: 203-220.
- Direcciones en internet: <http://invam.caf.mvu.edu>, <http://mycorrhiza.ag.utk.edu>.

Recibido el 25 de Octubre de 2002, aceptado el 15 de Noviembre de 2002.