

MICROORGANISMOS

RELACIONES SIMBIÓTICAS

El papel de las micorrizas en la agricultura

Ángela Téllez

Diego Abalos

Alberto Sanz-Cobeña

Laura Sánchez-Martin

Sonia García-Marco

Departamento de Química y Análisis Agrícola, ETSI

Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid

Las micorrizas son hongos simbióticos que colonizan las raíces de más de un 80% de las especies vegetales. Su presencia, entre otros factores, favorece un aumento de la absorción de nitrógeno y fósforo, reduce el estrés salino y el hídrico y aumenta la resistencia a determinados patógenos de sus plantas huésped. Son capaces también de incrementar el establecimiento, nodulación y capacidad de fijación de nitrógeno de las leguminosas. Es decir, pueden aumentar los rendimientos de los cultivos en los que se hallan. Su efecto sobre los gases de efecto invernadero es variable debido a los múltiples procesos en los que intervienen. Por lo tanto, el estudio de su ecología y funcionamiento en los ecosistemas agrarios es esencial para la mejora del crecimiento y productividad de los cultivos.

Los suelos han sido tradicionalmente considerados como un recurso ilimitado a explotar para la obtención de alimentos y fibras. Recientemente, numerosos trabajos científicos han cambiado esta percepción, demostrando que los suelos son un sistema complejo, vivo y frágil que debe ser protegido y manejado adecuadamente para garantizar su estabilidad y productividad a largo plazo. Este mayor conocimiento medioambiental desarrollado en estos últimos años ha guiado la progresiva sustitución de las prácticas agrícolas convencionales, intensivas en el

uso de recursos, por los sistemas de producción basados en la sostenibilidad.

¿QUÉ SON LAS MICORRIZAS?

El término micorrizas deriva del griego (*mykos* (hongo), *riza* (raíz)). Fue usado por 1º vez en 1885 (Frank, 1885), para describir la estrecha asociación entre raíces de plantas y hongos micorrícicos biotróficos. Las micorrizas se clasifican en seis tipos según sus características morfológicas: arbuscular, arbutoides, ectomicorrizas, ericoides, orquidoides y monotropoides.

Entre ellas, la micorriza arbuscular es la más común y predominante. Los arbusculos son estructuras específicas de los hongos con forma de árbol, y constituyen el lugar principal de intercambio de nutrientes entre la planta y los hongos. Se caracterizan por ser estructuras ramificadas microscópicas (haustorios) que se forman dentro de las células corticales de la raíz. Esta estructura es común en todas las asociaciones de este tipo de micorrizas. Las micorrizas arbusculares habitan en los suelos desde hace al menos 460 millones de años

nutrientes procedentes de sustratos orgánicos, el reciclado de carbono, modifican las respuestas de las plantas a varios estreses medioambientales (salinidad del suelo, toxicidad por metales pesados, sequía, acidificación), controlan el desarrollo de ciertos patógenos e interactúan con otros microorganismos, lo cual multiplica sus posibles efectos beneficiosos. El papel que juegan estos microorganismos en los sistemas de producción de tipo intensivo se ha visto reducido debido a que las comunidades microbianas se modifican por las prácticas

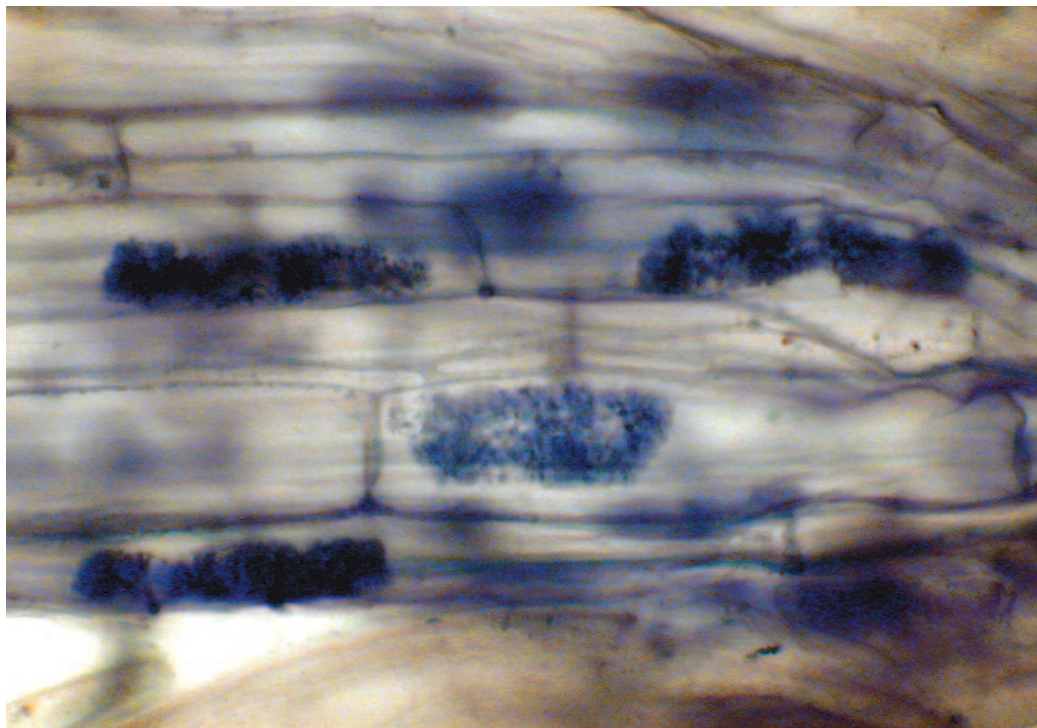
// LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES ESTIMULAN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS, YA QUE PROVEEN A SUS HUÉSPEDES UN MAYOR ACCESO A NUTRIENTES LIMITANTES Y AUMENTAN SU CONSUMO DE AGUA //

(Bonfante and Genre, 2008). Quizá debido a esta antigua asociación con las plantas, las micorrizas arbusculares han perdido la capacidad de vivir y completar su ciclo en ausencia de ellas.

En el tipo de agroecosistemas descritos anteriormente, las actividades de los microorganismos juegan un papel fundamental sobre el control de patógenos y el suministro de nutrientes a los cultivos, siendo por lo tanto un factor que determinará en gran medida los rendimientos obtenidos. De entre estos microorganismos, las micorrizas arbusculares son un componente clave. Estos hongos simbióticos actúan sobre numerosos procesos como la solubilización de nutrientes minerales, la movilización de

de laboreo y el elevado uso de fertilizantes, herbicidas y pesticidas. Por lo tanto, el estudio y análisis de las micorrizas arbusculares es crucial para el desarrollo de prácticas agrarias sostenibles que mantengan la fertilidad de los suelos y la productividad de los cultivos.

Una amplia mayoría de las especies vegetales forman relaciones simbióticas con los microbios con el fin de absorber nutrientes. Estos microorganismos, entre los que se encuentran las micorrizas y las bacterias fijadoras de nitrógeno (N), habitan dentro de la rizosfera y son conocidos por promover el crecimiento de las plantas. En el caso de las micorrizas arbusculares, la endosimbiosis se puede formar con las raíces de más de un 80% de



Arbúsculos del hongo *Rhizophagus irregularis* (antes *Glomus intraradices*) en raíces de zanahoria (*Daucus carota* DC1) transformadas con *Agrobacterium rhizogenes* para su uso en cultivo monoxénico. Foto cedida por Manuel González Guerrero.

especies de plantas terrestres, es ubicua y constituye la asociación simbiótica más extendida dentro del reino vegetal.

Las micorrizas arbusculares fueron inicialmente clasificadas en el orden Glomales de Zygomycota, pero recientemente se han incluido en un nuevo phylum, Glomeromycota. Desarrollan extensas hifas extra radicales capaces de absorber fosfatos inorgánicos y otros nutrientes de baja movi-

lidad desde el suelo, que posteriormente pueden ser extraídos por las plantas huéspedes. La penetración y el establecimiento de los hongos en las raíces de los huéspedes se producen en una serie de complejas etapas que conllevan modificaciones intracelulares. Por el contrario, la simbiosis entre nódulos de raíces fijadoras de N está restringida a las leguminosas. Estos microbios estimulan el crecimiento de las plan-

tas, ya que proveen a sus huéspedes un mayor acceso a nutrientes limitantes (principalmente fósforo y nitrógeno) y aumentan su consumo de agua. Asimismo, el hongo obtiene de la planta hidratos de carbono y vitaminas que él por sí mismo es incapaz de sintetizar mientras que ella lo puede hacer gracias a la fotosíntesis y otras reacciones internas. Una particularidad de las leguminosas es que utilizan más nitróge-

no y fósforo cuando bacterias noduladoras y micorrizas habitan e interactúan en sus raíces. Por consiguiente, la aplicación conjunta de micorrizas arbusculares y *Rhizobium* puede ser considerada una fertilización de tipo biológica en cultivos de leguminosas.

LAS MICORRIZAS Y SUS DIVERSOS BENEFICIOS

Las micorrizas no son una excepción en la naturaleza. Estos hongos, a través de la red de hifas externas que desarrollan, actúan como una extensión del sistema radicular de las plantas y, sus efectos beneficiosos sobre la sostenibilidad de los agrosistemas son el resultado de los siguientes mecanismos:

► **Aumento de la absorción de fósforo**

El efecto beneficioso más estudiado por los científicos es el aumento del aporte de nutrientes a la planta y se ha observado que de todos los elementos que pueden ser absorbidos, el fósforo (P) es el que se trasloca a la planta en mayor porcentaje respecto a otros nutrientes como N, Fe, Cu, Zn, etc.

El fósforo es absorbido en forma de ión fosfato (baja movilidad), de manera que las plantas lo absorben con rapidez creando zonas deficitarias en el suelo en este nutriente. Incluso si el P es añadido al suelo en forma soluble, éste queda inmovilizado rápidamente como P orgánico o fosfatos de calcio no disponibles para la planta. El principal papel de las micorrizas es el de aumentar la eficacia de la planta para absorber nutrientes, solubilizándolos o aumentando la extensión del sistema radicular mediante las hifas externas que son capaces de explorar zonas inaccesibles para la raíz. Estas hifas crecen más allá de las zonas agotadas

TABLA 1 / Los resultados de este estudio muestran como inocular hongos micorrícicos (*G. etunicatum* (E) y *G. mosseae* (M)) a dos variedades de trigo (sensible o tolerante a la sequía), en un ensayo de campo, aumenta los rendimientos de grano y biomasa de las dos variedades de trigo, independientemente del manejo del agua. (Al-Karaki *et al.*, 2004)

Tratamientos	Variedad de trigo	Rendimiento biomasa (kg ha ⁻¹)		Rendimiento grano (kg ha ⁻¹)	
		Sin estrés hídrico	Con estrés hídrico	Sin estrés hídrico	Con estrés hídrico
Sin micorriza	TAM-105 Steardy	10619	7139	1977	928
		9985	6115	1657	614
Con micorriza (E)	TAM-105 Steardy	12909	9396	2796	1165
		11865	8418	2246	853
Con micorriza (M)	TAM-105 Steardy	11284	8569	2505	1127
		10548	8040	1943	826

MICROORGANISMOS

en P, alcanzando nuevos reservas de fosfatos. Como demostración de este fenómeno, se ha observado que mientras que en las raíces no micorrizadas las zonas del suelo agotadas en fosfatos se extienden alrededor del sistema radicular, en las raíces micorrizadas esta extensión va más allá (Garg and Chandel., 2010). Existen muchas asociaciones distintas entre el hongo y la planta, y cada combinación produce efectos distintos sobre la planta. Recientemente se ha demostrado que dependiendo de esta combinación, la absorción simbiótica de fosfato representa una parte importante, llegando incluso a dominar sobre el total del P inorgánico absorbido.

► Aumento de la absorción de nitrógeno

Además de aumentar la absorción de fósforo, las micorrizas pueden absorber y transferir a su planta huésped cantidades significativas de nitrógeno (N) mineral (nitrato y amonio). También hay indicios de transporte de N orgánico, especialmente en forma de aminoácidos. De manera general, estos hongos prefieren como fuente de N el amonio. La disponibilidad de este nutriente limita el desarrollo de la planta y, en función de las condiciones del suelo, la transferencia de N por los hongos micorrícicos puede representar una ruta importante en su absorción por la planta. La transferencia de N desde las hifas hasta las raíces huéspedes está asociada al ciclo de la urea y al transporte de polifosfatos. El amonio y el nitrato son absorbidos por las hifas extrarradicales. El nitrato es transformado previamente en amonio a través de la nitrato reductasa y este amonio es transformado primero en glutamato y luego mediante el ciclo de la urea en arginina. La arginina es trasladada al micelio intrarradical y de nuevo a tra-



*Dos ejemplos de genotipos de cebolla con distinta respuesta a la inoculación de micorrizas (*G. intraradices*). Los tratamientos son sin (-M) y con (+M) inoculación de micorriza. En (a) el genotipo es incapaz de crecer en un ambiente limitante en P sin micorrizas, mientras que (b) muestra un genotipo menos dependiente de la micorrización. Foto cedida por Thomas W. Kuiper, publicada en Galván et al., 2011.*

vés del ciclo de la urea se libera amonio que es transferido a la planta.

► Micronutrientes

Las micorrizas también son capaces de absorber y transferir micronutrientes como el Fe, el Cu, el Zn a las plantas. Cuando la planta se desarrolla en suelos deficientes en dichos micronutrientes, estos hongos actúan aumentando su suministro. Por el contrario, cuando crecen sobre suelos con elevadas cantidades de estos micronutrientes, los hongos actúan inmovilizando el metal en su estructura, reduciendo así su incorporación en los tejidos vegetales. Este efecto se ha observado para el Mn, Cu, As, Al, etc.

► Reducción del estrés salino

La salinización del suelo es una amenaza cada vez mayor para las plantas en todo el mundo, pero este problema se agrava aún más en las zonas áridas y semi-áridas (e.g. España). Los hongos de las micorrizas arbusculares (MA) se producen de forma natural en ambientes salinos y se ha demostrado que la planta aumenta su rendimiento en este tipo de suelos. En suelos salinos y sódicos, donde el drenaje es deficiente, la sal se acumula en la superficie del suelo afectando adversamente el crecimiento de plantas. Estudios recientes han demostrado que los hongos podrían aumentar la capacidad de las plantas para afrontar este estrés mediante la mejora de la absorción de los nutrientes antes mencionados (P, N, Mn, Al, etc.). Por ejemplo, incrementar el contenido de P en la planta se contempla como la estrategia más importante para afrontar la tolerancia al estrés salino en plantas colonizadas por MA. Sin embargo, hay estudios que han mostrado que esta tolerancia no siempre está relacionada con incremento del

// UNA PARTICULARIDAD DE LAS LEGUMINOSAS ES QUE UTILIZAN MÁS NITRÓGENO Y FÓSFORO CUANDO BACTERIAS NODULADORAS Y MICORRIZAS HABITAN E INTERACTÚAN EN SUS RAÍCES //

contenido de P. Los hongos de las MA pueden desempeñar un papel importante en el aumento del intercambio de dióxido de carbono, la transpiración y la conductancia estomática, reduciendo el desequilibrio iónico, protegiendo la actividad enzimática, facilitando la absorción de agua, y ajustando favorablemente el equilibrio osmótico y la composición de hidratos de carbono para hacer frente a un estrés de tipo salino.

► Reducción del estrés hídrico

Aunque la mayor parte de los trabajos realizados con hongos de MA se ha centrado en los efectos que produce en la nutrición mineral de plantas, hay un interés cada vez mayor en el estudio de la resistencia a la sequía de las plantas micorrizadas. Los hongos son importantes en la agricultura sostenible, ya que aumentan la resistencia a la sequía de las plantas huésped; esto se debe a una amplia variedad de mecanismos, incluyendo algunos que no están directamente relacionados con la nutrición de P o la absorción de agua. Los efectos específicos que se producen en la relación planta-hongos para tolerar la sequía son de gran interés. La infección por los hongos de las MA ha sido descrita como una manera de aumentar la absorción de nutrientes en las

plantas con estrés hídrico, lo que permite que las plantas utilicen el agua de manera más eficiente ya que aumentan la conductividad hidráulica de la raíz. La absorción de agua depende de la conductancia hidráulica radicular, que es en última instancia regida por las acuaporinas (proteínas de membrana que forman un poro en todas las membranas celulares de los organismos vivos, facilitando el flujo pasivo de agua a través de membranas por gradiente osmótico).

En condiciones deficientes de agua, las plantas con presencia de MA son capaces de absorber más agua del suelo que aquellas sin MA, aunque en muchos casos esta capacidad depende de las especies de hongos.

► Protección contra patógenos

Las interacciones multitróficas son determinantes a la hora de conformar la estructura de las comunidades vivas. Las plantas se encuentran con una gran diversidad de organismos en su medio ambiente. Algunas de estas interacciones son beneficiosas, por ejemplo, hongos simbióticos e insectos polinizadores, mientras que otras son perjudiciales, por ejemplo, insectos herbívoros y microorganismos.

mos patógenos. Estas interacciones entre los organismos situados dentro y sobre el suelo están recibiendo cada vez más atención, ya que pueden influir en la defensa de las plantas frente a estrés tanto biótico como abiótico. En este sentido, varias investigaciones han demostrado el impacto positivo de la interacción mutua entre las raíces de las plantas y los hongos sobre el crecimiento de la banana, mediante el aumento de la resistencia al estrés biótico y abiótico causado por nemátodos y *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense, el principal responsable de la enfermedad de Panamá. Efectos similares de resistencia o tolerancia a patógenos inducida por MA han sido estudiados en tomate, cacahuete y plátano, entre otros.

EFECTO DE LAS MICORRIZAS SOBRE LAS EMISIONES DE N₂O Y CO₂

El gas de efecto invernadero (GEI) N₂O es, según el *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC), responsable del 8% del calentamiento global, siendo emitido en un 65% de los casos desde fuentes agrícolas. Debido a su influencia sobre el ciclo del N, las micorrizas arbusculares determinarán los procesos que suponen producción y consumo de N₂O en los suelos agrícolas (nitrificación y desnitrificación). El principal efecto sobre dichos procesos está asociado a la disponibilidad de sustratos (amonio, NH₄⁺ y nitrato, NO₃⁻) para los microorganismos responsables de los mismos (Veresoglou *et al.*, 2012). La actividad de las MA reduce la disponibilidad de sustrato mediante la inmovilización de N inorgánico en el micelio y su posterior transferencia al organismo huésped. En este sentido, se reduce la concentración de NH₄⁺, limitándose así la actividad de los organismos nitrificadores. En tanto que la nitrificación, u oxidación del NH₄⁺ a NO₃⁻, es un pro-

ceso a través del cual se produce N₂O, la disminución de NH₄⁺ en el suelo reducirá esta vía de producción y la potencial emisión de este gas de efecto invernadero. Consiguientemente, la menor concentración de NO₃⁻, procedente de la nitrificación, será un factor limitante en la reducción de dicho sustrato a N₂, mediante el proceso heterótrofo de la desnitrificación. Siendo este mecanismo el principal responsable de la producción (y consumo, si las condiciones son óptimas) de N₂O en suelos agrícolas. Por otra parte, la actividad fijadora de N₂ de las micorrizas

// U //

supone, en la práctica, una menor necesidad de la planta de tomar N mineral del suelo. Esto supone mayores concentraciones de NO₃⁻ en los suelos en donde han sido plantadas leguminosas frente a otros cultivos. Este aumento en la concentración de sustrato para la desnitrificación implica un mayor riesgo de emisión de N₂O producido por este mecanismo. Asimismo, existen evidencias respecto a la liberación de compuestos orgánicos solubles en la zona próxima a las micorrizas arbusculares, hecho que incrementaría la tasa de desnitrificación al favorecer las condiciones óptimas para la misma. Si la desnitrificación es completa, el N₂O se reducirá finalmente a N₂, con lo que la emisión del GEI será minimizada. Algunos estudios realizados en los años 80 mostraban una mayor emisión de N₂O en leguminosas respecto a otros cultivos. Estos autores concluyeron que estas mayores pérdidas eran debidas a la presencia de enzi-

mas NO₃⁻ reductasas en los nodulos de las micorrizas arbusculares. Con el paso del tiempo y nuevos ensayos, se ha concluido que no existe una mayor emisión de N₂O debida específicamente a la fisiología de las micorrizas arbusculares, sino a sus efectos sobre la disponibilidad de sustrato y los cambios en las condiciones abióticas del medio debidas a su actividad. En este sentido, se han publicado numerosas revisiones en las que se indican mejoras en la agregación del suelo debidas a la presencia de micorrizas (Veresoglou *et al.*, 2012).

Una mejor agregación del suelo mejora la aireación del suelo, con el consiguiente efecto sobre la nitrificación y desnitrificación, ambos procesos sensibles a la concentración de O₂ de los microporos del suelo. Otros estudios concluyen que la presencia de micorrizas arbusculares disminuye el pH del suelo, lo cual puede disminuir la tasa de nitrificación. Finalmente, estudios recientes indican que las MA tienen la capacidad de modificar la actividad microbiana de la zona próxima a las raíces (rizosfera). Existe controversia en torno al papel de las micorrizas arbusculares sobre las emisiones de CO₂ en suelos agrícolas. El proceso de fijación de N₂ es muy energético. Estimaciones recientes muestran que por cada gramo de N fijado por las MA, se emiten entre 10 y 20 gramos más de CO₂ que las plantas que dependen de la asimilación de NO₃⁻ para su crecimiento (Jensen *et al.*, 2011). Indirectamente, la presencia y actividad

de las micorrizas en la fijación de N₂ supone una mayor concentración de N en los tejidos vegetales de las leguminosas. Si dichos cultivos son utilizados como fertilizantes orgánicos en sucesivos cultivos, su descomposición (mineralización) podría ocasionar la liberación de N al suelo en forma de NH₄⁺ y NO₃⁻, incrementando la cantidad de sustrato susceptible de ser nitrificado.

BIBLIOGRAFÍA

- Al-Karaki, G., McMichael, B., Zak, J. (2004) Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*, Vol. 14, Issue 4, pp 263-269
- Bonfante P., Genre A. (2008) Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary developmental perspective, *Trends Plant Sci.*, Vol.13, pp 492-498
- Frank B. (1885) Über die auf Wurzelsymbiosen beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3, pp 128-145
- Galván, G. A., Kuyper, T. W., Burger, K., Keizer, L. C. P., Hoekstra, R. F., Kik, C., Scholten, O. E. (2011) Genetic analysis of the interaction between *Allium* species and arbuscular mycorrhizal fungi. *Theor. Appl. Genet.*, Vol. 122, pp 947-960
- Garg N., Chandel S. (2010) Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review *Agron. Sustain. Dev.*, Vol. 30, pp 581-599
- Jensen, E.S., M.B. Peoples, R.M. Boddey, P.M. Gresshoff, H. Hauggaard-Nielsen, B.J.R. Alves, M.J. Morrison. (2011) Legumes for mitigation of climate change and provision of feedstock for biofuel and biorefineries. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, Vol. 32, Issue 2, pp 329-364
- Veresoglou, S.D., Chen, B., Rillig, M.C. (2012) Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling Review Article. *Soil Biol. Biochem.*, Vol. 46, pp 53-62