

Micorrizas arbusculares

Luis I. Aguilera Gómez*, Víctor Olalde Portugal**,
M. Rubí Arriaga*** y Rogelio Contreras Alonso***

Recepción: 12 de julio de 2006

Aceptación: 12 de febrero de 2007

*Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto Literario 100. CP. 50000 Col. Centro, Toluca, Estado de México. Correo electrónico: luishalc@lycos.com

**Departamento de Biotecnología y Bioquímica, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados IPN. Unidad Irapuato.

***Estudiantes del Posgrado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales UAEMéx.

Resumen. Las micorrizas son asociaciones simbióticas mutualistas de diversos tipos que se establecen entre ciertos hongos del suelo y las raíces de una planta. De entre estas asociaciones destacan por su ubicuidad las endomicorrizas o micorrizas arbusculares, aparentemente las más comunes en la naturaleza, ya que ocurren en la mayoría de los suelos y en el 90% de las familias de plantas de la tierra.

La ubicación taxonómica de los hongos endomicorrízicos ha evolucionado recientemente a partir de consideraciones basadas en la revisión de esporas fósiles, las relaciones entre las diferentes categorías de los hongos actuales, su morfología y su comportamiento fisiológico.

La importancia de las endomicorrizas ha aumentado en la última década debido a numerosos reportes de efectos benéficos sobre las plantas, que van desde incrementos en la absorción de nutrimentos en el suelo, su influencia sobre las relaciones hídricas y la protección contra agentes patógenos, hasta el importante papel ecológico que estas asociaciones parecen jugar en la sucesión de especies en las comunidades vegetales naturales.

Palabras clave: endomicorrizas, microbiología del suelo, simbiosis mutualista.

Arbuscular Mycorrhizae

Abstract. Mycorrhizae are symbiotic mutualistic associations of different types, which are established between fungi and plant roots. Among these associations, some of the most common symbiosis in nature are the arbuscular mycorrhizae, occurring in almost all soils and in over 90% of plant families on earth. The systematic position of arbuscular mycorrhizal fungi has evolved recently based on considerations of fossil spores and their relation to extant taxa, such as morphological and physiological studies on actual fungi.

There has been considerable interest in arbuscular mycorrhizae in the last decade due to numerous reports on their beneficial effects on plants, ranging from an increase in soil nutrient uptake and improvement in water relations, to plant protection. Moreover, this interest has also been due to the important ecological role of these associations in the species success in natural plant communities.

Key words: endomycorrhizae, soil microbiology, mutualistic symbiosis.

Introducción

La mayoría de nosotros está familiarizado con los típicos hongos de sombrero que se desarrollan en los bosques, sin embargo lo que percibimos es solamente un cuerpo fructífero formado por miles de hifas, estructuras microscópicas estrechamente unidas. El verdadero cuerpo del hongo es

subterráneo y difícil de apreciar a simple vista. Las hifas subterráneas de estos macromicetos, como se conocen, forman parte de la microflora del suelo. En este sistema tan complejo existen varias familias de hongos. La mayoría no produce cuerpos fructíferos tan evidentes. Las funciones de estos hongos del suelo son múltiples, degradan la materia vegetal, benefician a las plantas asociándose

a sus raíces e incluso algunos, afortunadamente pocos, les producen enfermedades.

En 1885, Frank propuso el término micorriza para describir un fenómeno común que observó en las raíces de ciertos árboles de los bosques templados de Norteamérica. Estos órganos eran diferentes morfológicamente de otras raíces cuando se encontraban asociadas a hongos del suelo; de ahí proviene su nombre latino que significa raíz fungosa (Harley y Smith, 1983).

Inicialmente estas asociaciones entre hongos del suelo y las raíces de los árboles fueron las únicas que se reconocían como micorrizas, pero trabajos posteriores mostraron que existía una gran diversidad de asociaciones de este tipo, no sólo en plantas leñosas, sino en la mayoría de los vegetales. En las simbiosis mutualistas de este tipo, los hongos se benefician con los nutrimentos sintetizados por la planta y a su vez acarrearán minerales del suelo para cederlos a la raíz. Cuando se establece la interacción, los hongos por lo general modifican la morfología de la raíz, desarrollando nuevas estructuras que caracterizan a los diferentes tipos de micorrizas.

Tradicionalmente se reconocen cinco grupos de micorrizas basándose en criterios morfológicos, anatómicos y sistemáticos tanto de las plantas como de los hongos (Lynch, 1990). Tales grupos son: ectomicorrizas, micorrizas de ericales, micorrizas de Orchidaceae, ectoendomicorrizas y micorrizas arbusculares también llamadas endomicorrizas. El presente trabajo es una revisión sobre algunos aspectos de interés en el tema de las endomicorrizas.

1. Las micorrizas arbusculares

El tipo de asociación hongo-raíz más extendido en la naturaleza tal vez sea la llamada endomicorriza o micorriza arbuscular, formada por ciertos zigomicetos, los cuales no desarrollan red de Hartig y colonizan intracelularmente la corteza de la raíz por medio de estructuras especializadas denominadas arbusculos, que actúan como órganos de intercambio de nutrimentos entre la célula vegetal y el huésped. Algunos géneros de estos hongos forman también otro tipo de estructuras llamadas vesículas, compuestas principalmente por lípidos. Estas vesículas están presentes intercelularmente en la corteza de la raíz y se consideran reservorios de nutrimentos para el hongo. La presencia tanto de arbusculos como de vesículas dio lugar a que la simbiosis se conociera originalmente como vesículo-arbuscular (V-A), sin embargo, no todas las especies de hongos forman vesículas, por lo que en la actualidad la asociación se conoce como micorriza arbuscular (MA).

1.1. Evolución de las micorrizas arbusculares

Se estima que cerca de un 95% de las especies de plantas superiores pertenece a familias característicamente micotróficas, es decir que se asocian con hongos (Trappe, 1987), pero existen abundantes reportes de micorrizas arbusculares que ocurren también en pteridofitas (helechos) y en plantas no vasculares como las briofitas *sensu lato* (briofitas en sentido laxo) (Scagel *et al.*, 1982; Brown, 1982; Bonfante-Fasolo, 1984), lo cual indica que la micotrofia pudo haberse desarrollado tempranamente en la evolución vegetal confiriendo a las plantas ventajas adaptativas importantes. Tres hipótesis apoyan esta aseveración: a) Las micorrizas causadas por asco y basidiomicetos son un tipo de simbiosis más avanzada que la formada por los zigomicetos, ya que se encuentra más tardíamente en el registro fósil y se relaciona con taxa de hospederos más avanzados; b) La capacidad de las plantas para establecer o no la asociación con el hongo, es decir de ser micotróficas facultativas, se presenta principalmente en vegetales con un tipo de raíz "graminoide" que exhibe un buen desarrollo de pelos radicales y ausencia frecuente de colonización fúngica; c) Las plantas vasculares terrestres evolucionaron a través de asociaciones tróficas con hongos primitivos y actualmente están progresando evolutivamente mediante otros tipos de asociaciones fúngicas más avanzadas hacia una independencia final del hongo (Trappe, 1987).

No obstante que la simbiosis micorrizica arbuscular es la más antigua de estas asociaciones, su aparición en el tiempo no está bien definida. Salvo por unas pocas y esporádicas menciones en la literatura que la sitúan en el fanerozoico, no se sabe cuándo, dónde y cómo estos hongos se asociaron con plantas o sus precursores. Simon *et al.*, (1993) a partir de datos fósiles y moleculares mencionan que las raíces y los hongos micorrizico-arbusculares han mostrado una vida cooperativa desde el devónico. Sin embargo, Pirozinski y Dalpé (1989) efectuaron una revisión de especímenes fósiles de *Glomus*, uno de los géneros de hongos endomicorrizicos con mayor número de especies conocidas, desde el Cámbrico-Ordovícico (Paleozoico) hasta el Pleistoceno (Cuaternario) y concluyeron que a semejanza de las especies actuales de *Glomus*, los fósiles parecen haber estado característicamente asociados con plantas como endofitos simbioses biotróficos y que la colonización de la tierra por las plantas pudiera haberse facilitado por una asociación mutualista con estos hongos.

Aunque se especula que las simbiosis iniciales derivaron de una relación de parasitismo vía coevolución, en el caso del mutualismo entre una planta y un hongo del suelo, se

puede considerar como más factible que la planta “parasite” al hongo y no al contrario, ya que tanto en las plantas primitivas como en los exponentes actuales de los linajes vegetales más antiguos, la presencia de gametofitos micotróficos aclorófilos parece ser la regla más que la excepción.

Los zigomicetos que forman micorrizas arbusculares se diversificaron mediante eventos de especiación durante la evolución de la simbiosis, pero la formación de nuevas especies se detuvo en algún punto más o menos en el periodo Cretácico según lo muestra la escasa variación de fenotipos de esporas, las cuales definen las especies, dando origen a una estasis evolutiva (Morton, 1990).

A pesar de su ubicuidad en las plantas actuales, la simbiosis micorrízica arbuscular muestra excepciones notables, sobre todo dentro de familias completas como en el caso de los órdenes *Caryophyllales* y *Capparales*. En el primero, las familias *Phytolaccaceae*, *Nyctaginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Portulacaceae* y *Caryophyllaceae*, y en el segundo las familias *Brassicaceae*, *Capparidaceae* y *Resedaceae* presentan una baja incidencia de micotrofia (Trappe, 1987). Algunas de las razones que se aducen para explicar este fenómeno se relacionan con la capacidad de las familias de *Capparales* para formar metabolitos secundarios de reconocida acción antifúngica como los isotiocianatos, nitrilos y tiocianatos a través del sistema glucosinolato-mirosinasa, mientras que muchas familias de *Caryophyllales* se caracterizan por poseer betalainas que presentan alta actividad antifúngica en lugar de antocianinas de baja toxicidad. No obstante se desconoce si estos compuestos o sustancias relacionadas con ellos están presentes en la raíz de las plantas, y si afectan o no la colonización por hongos micorrízicos.

Otras muchas plantas terrestres como las especies de la familia *Cyperaceae* tampoco presentan alto grado de micotrofia y no se conoce la razón (Trappe, 1987).

Algunos géneros de plantas vasculares no solamente forman endomicorrizas, sino que también desarrollan ectomicorrizas, como el caso de *Prunus*, *Populus*, *Casuarina*, *Salix* y *Acacia*, por nombrar unos pocos. En otros casos se ha encontrado colonización micorrízica arbuscular en individuos de especies que usualmente sólo forman ectomicorrizas (*i.e.* *Eucalyptus*) (Harley y Smith, 1983).

La ocurrencia de la simbiosis parece estar determinada también por factores ecológicos. Por ejemplo Trappe (1987), indicó que la mayor parte de las plantas en zonas de gran altitud y clima extremo no están colonizadas por hongos micorrízicos como tampoco lo están las plantas acuáticas de manglares o cuerpos de agua dulce y esto independientemente de la familia a que pertenezcan.

Ciertos zigomicetos forman micorrizas en suelos permanentemente inundados y se encuentran en mayor proporción que las ectomicorrizas, lo cual refleja la fisiología fuertemente aeróbica de los asco y basidiomicetos y la mayor resistencia de los zigomicetos a condiciones anaeróbicas.

2. Sistemática de los hongos endomicorrízicos

El término zigomiceto se refiere a hongos con producción de esporas de pared gruesa formadas como resultado de la fusión de dos gametangios que pueden surgir del mismo micelio o de diferentes micelios, los cuales suelen ser cenocíticos (Alexopoulos y Mims, 1979). Sin embargo, en el caso de los hongos endomicorrízicos no se ha encontrado reproducción sexual y la fusión de micelios tampoco se ha detectado, por lo que en ellos es un hecho común la formación de azigosporas. Hasta hace poco, los hongos formadores de endomicorrizas se agrupaban en el orden Endogonales, que consistía de una sola familia, *Endogonaceae* (Alexopoulos y Mims, 1979), con seis géneros claramente simbioses de plantas terrestres y un género, *Endogone* cuyos miembros son saprobios o forman asociaciones ectomicorrízicas. No obstante la artificialidad de esta clasificación, las relaciones taxonómicas dentro y entre los niveles de las jerarquías genealógicas eran demasiado nebulosas como para hacer cambios significativos. En 1989, Pirozynski y Dalpé, separaron el género *Glomus* en una familia nueva que denominaron *Glomaceae* basados en la evidencia paleontológica de esporas fosilizadas a través de casi 400 millones de años y muy similares a esporas actuales de este género. El móvil para esta separación es muy válido, pero no se contemplaron tres aspectos taxonómicos importantes: *a)* el grado de diversidad morfológica dentro de taxa actuales, *b)* las relaciones filogenéticas entre taxa fosilizados y actuales; *c)* las afinidades filogenéticas entre *Glomaceae* y otros taxa de hongos micorrízicos arbusculares (Morton y Benny, 1990).

La sistemática de estos organismos se reestructuró entonces, considerando los caracteres de mayor importancia fisiológica en su ciclo de vida y tomando en cuenta también caracteres que se pudieran interpretar evolutivamente, lo que significa agrupar los taxa actuales que estén relacionados por su descendencia a partir de un ancestro común, para organizar una clasificación natural. Desde este punto de vista, Morton y Benny (1990) propusieron colocar a los hongos endomicorrízicos en un nuevo orden: *Glomales*; dos nuevos subórdenes: *Glomineae* y *Gigasporineae* y dos nuevas familias: *Acaulosporaceae* y *Gigasporaceae* además de la familia *Glomaceae* propuesta por Pirozynski y Dalpé (1989), de modo que la ubicación taxonómica de estos organismos es: división: Eumycota, subdivisión: Zygomycotina, clase:

Zigomycetes, orden: Glomales, dos subórdenes: Glomineae con dos familias: Glomaceae (género: *Glomus*) y Acaulosporaceae (géneros: *Acaulospora* y *Entrophospora*) y Gigasporineae con una sola familia: Gigasporaceae (géneros: *Gigaspora* y *Scutellospora*).

3. Mecanismo de colonización

Las esporas pueden considerarse solamente uno de los tipos de propágulos de los hongos endomicorrízicos debido a que las raíces de las plantas se colonizan también por trozos de micelio activo que se ramifica para desarrollar la infección. En las micorrizas arbusculares existen dos fases del sistema micelial: un micelio interno en la corteza de la raíz de la planta y un micelio externo en el suelo, que varía en extensión y volumen (Harley y Smith, 1983).

El inicio de la colonización de la planta y con ello la formación de la simbiosis comienza con la germinación de las esporas de resistencia en el suelo cuando las condiciones de temperatura y humedad son favorables (Bolan y Abbott, 1983) o bien mediante el crecimiento de hifas a partir de propágulos del suelo que se encuentran cerca del sistema radical susceptible. El crecimiento del micelio se incrementa algunas veces debido a que los exudados de la raíz pudieran proporcionar sustratos adecuados para el desarrollo de las hifas después de que las reservas de nutrimentos sobre todo en las esporas, se hubieran agotado. Sin embargo, a pesar del crecimiento micelial en presencia de raíces, las hifas no parecen tomar una dirección hacia ellas, sino hasta que se encuentran muy cerca, es decir unos pocos milímetros.

La hifa finalmente tiene contacto con la célula epidérmica o un pelo radical y produce un apresorio ligeramente engrosado, a partir del cual se desarrollan ramificaciones infectivas cortas. Posteriormente se produce la penetración de la epidermis o del pelo radical mediante la presión ejercida por la hifa en crecimiento sobre la pared celular, lo cual hace que esta última se combe alrededor de la hifa y se vuelva mucho más delgada en las células corticales. No se sabe si está involucrada la producción de enzimas por el hongo, pero parece probable que ocurra una alta actividad hidrolítica y se ha sugerido también que la entrada de la hifa a la raíz se facilita por la presencia de pectinasas (Harley y Smith, 1983; Bonfante *et al.*, 2004).

Una vez que la hifa penetra la raíz, generalmente entre las células epidérmicas, se dispersa también intercelularmente a lo largo de la corteza, alcanzando la segunda capa de células corticales. La colonización se vuelve intracelular (Safir, 1987) cuando la hifa degrada la pared de la célula e invagina la membrana para ramificarse luego dicotómicamente muchas

veces y formar una estructura parecida a un arbusto, denominada arbusculo, dentro de la célula. Este es el sitio donde se lleva a cabo el intercambio de nutrimentos entre ambos simbioses (Harley y Smith, 1983).

Otras ramificaciones de las hifas intraradicales en algunos géneros de hongos endomicorrízicos, forman vesículas intercelulares que parecen ser reservorios de nutrimentos dado que presentan gran cantidad de lípidos (Bowen, 1987).

La vida media de un arbusculo en actividad es muy corta y varía entre dos y quince días, al cabo de los cuales se colapsa y permanece rodeado por el plasmalema de la célula vegetal, siendo encapsulado por material depositado en la zona interfacial proveniente presumiblemente del hospedero (Harley y Smith, 1983).

Este continuo proceso de degradación de arbusculos a la vez que se forman otros nuevos es ventajoso para la planta, un arbusculo en degradación, lleno de nutrimentos puede liberar su contenido a la célula de la raíz y a partir de allí distribuirse a toda la planta (Salazar-García, 2002).

La colonización del hongo puede extenderse también mediante hifas y hongos por la superficie de la raíz y penetrar en ésta a intervalos irregulares (Sieverding, 1991).

4. Influencia de las micorrizas arbusculares en la absorción de fósforo por la planta

En gran medida, el interés que ha despertado la asociación micorrízica arbuscular se debe a su ubicuidad entre las familias de plantas vasculares, su aparente inespecificidad al colonizarlas y a numerosos reportes de su influencia en el crecimiento de las plantas mediante el incremento de la incorporación de nutrimentos y el mejoramiento de sus relaciones hídricas (Powell y Bagyaraj, 1984; Allen *et al.*, 2003).

Uno de los nutrimentos que más se ha estudiado en relación con su absorción mediada por micorrizas arbusculares, es el fósforo (Yong-Guan *et al.*, 2003), debido a que las plantas lo requieren en relativamente grandes cantidades, pero que también se encuentra en concentraciones muy bajas en la solución del suelo. La razón principal para este fenómeno, es que los iones de fosfato inorgánico se unen rápidamente a coloides del suelo o se fijan como sales de hierro o aluminio volviéndose relativamente inmóviles además de que una gran proporción del fósforo inorgánico total está normalmente en forma insoluble, no disponible fácilmente para las plantas.

En suelos húmicos, incluyendo suelos de bosques por ejemplo, gran parte del fosfato presente en la cercanía de las raíces de las plantas se encuentra en forma de fitatos

(fosfatos de inositol) los cuales son insolubles pero pueden ser inducidos a formar soluciones mediante las fosfatasa de las raíces o de las hifas fúngicas (Harley y Smith, 1983).

A causa de su baja concentración en la solución del suelo, el flujo de masas hacia el sistema radical de la planta es insuficiente para cubrir normalmente los requerimientos de fósforo. Además, la difusión de este nutrimento en el suelo es también extremadamente baja, por lo que en plantas sin micorriza puede observarse una zona de agotamiento de iones fosfato en derredor de la raíz (Stribley, 1987).

La extensión de las hifas extraradicales de la micorriza más allá de esta zona de agotamiento, ocasiona por un lado, un incremento del área de absorción y por otro, la exploración de un volumen mayor de suelo que el que normalmente podría alcanzar el crecimiento de la raíz por sí sola. Es claro además que el sistema radical de las plantas responde a condiciones localizadas del suelo y frecuentemente muestra incremento en la proliferación de raicillas en zonas ricas en nutrimentos. Aunque es poco probable que el hongo asociado “busque” dichas zonas, la evidencia sugiere que la proliferación de hifas ocurre en micrositos con una concentración de nutrimentos relativamente alta (Lynch, 1990; Bonfante *et al.*, 2004).

Se ha probado también que una planta no colonizada por estos hongos, creciendo en suelo deficiente en fósforo, desarrolla una gran cantidad de pelos radicales y que cuando se añaden fosfatos al suelo se provoca un incremento significativo en el peso seco de la planta y una disminución en el número de pelos por unidad de área en la raíz (Baylis, 1972).

Por otra parte, Graham *et al.* (1981), observaron que en un suelo con baja concentración de fósforo, las raíces de *Sorghum vulgare* (sorgo) excretaban grandes cantidades de azúcares y que tal excreción era menor en suelos enriquecidos con fosfato exógeno. La colonización por hongos micorrízicos arbusculares fue mucho más pronunciada en las condiciones del suelo más pobres en fósforo.

Tales evidencias sostienen que aparentemente los azúcares excretados promueven la germinación de esporas de hongos micorrízicos y mantienen el crecimiento de hifas infectivas (Lynch, 1990; Bonfante *et al.*, 2004).

En un atractivo experimento conducido con *Trifolium subterraneum* R., Thomson *et al.* (1991) encontraron que la colonización de la raíz por *Scutellospora calospora* se redujo cuando se aplicó fósforo a una parte de la raíz mientras que la otra se mantuvo en un sistema de suelo con concentración severamente deficiente del nutrimento. Aunque esta parte del sistema radical estuvo en contacto con esporas e hifas del hongo, se observó que la formación de micorrizas fue mínima; un hecho demostrado también con *Glomus*

fasciculatum (Menge *et al.*, 1978). De ello se desprende que la reducción en la infección está mediada por la planta, debido a que un nivel adecuado de fósforo en el vegetal pudiera relacionarse directamente con un decremento de los carbohidratos solubles excretados por la raíz y considerados como importantes en la regulación de la formación de la simbiosis (Thomson *et al.*, 1991). Pero puede también relacionarse con una alta utilización del carbono formador de largas cadenas de lípidos en raíces ya colonizadas y a una alta tasa respiratoria con el consecuente costo excesivo para la asociación (Shaobing *et al.*, 1993).

Además de explorar sitios en la rizósfera mas allá de la zona de agotamiento de fósforo, las hifas parecen ser más eficientes en la toma de este nutrimento y en su translocación que las raíces de las plantas (Harley y Smith, 1983), pero Thomson *et al.*, (1990) encontraron que los valores cinéticos de transporte de fósforo en *Gigaspora margarita* fueron similares a los observados en las hifas de otros hongos y en las raíces de plantas. A pesar de que existen pocos reportes de la translocación de este nutrimento en hongos micorrízicos arbusculares, dicho trabajo mostró evidencia de dos sistemas de transporte de fósforo en *Gigaspora margarita* denominados sistemas I y II que habían sido encontrados en otros hongos no formadores de micorrizas arbusculares.

Las hifas de los hongos simbióticos de las raíces contienen altas cantidades de polifosfatos, su proporción en relación con el fósforo total en el sistema radical llega al 40%, mientras que en raíces no colonizadas no se encuentran polifosfatos (Capaccio y Callow, 1982). Los autores citados sugirieron que la toma de fósforo por las hifas externas está acoplada con la síntesis endergónica de polifosfatos tal vez formando largas cadenas mediante una ruta simple catalizada por la polifosfatoquinasa que transfiere el fosfato desde una de sus posiciones terminales en el ATP a una forma de alto peso molecular con todas las características de poli-P. Esto significa que la entrada de fósforo a la hifa está mediada por mecanismos de fosforilación antes de que el nutrimento esté listo para translocarse como polifosfato por ciclosis o difusión en el interior del micelio.

La evidencia mostrada por Thomson *et al.*, (1990) acerca de la existencia de los dos sistemas de transporte de fósforo corrobora que el sistema I es aparentemente un mecanismo activo, dependiente de la fosforilación oxidativa del ATP y la posterior acción de una ATPasa, mientras que el sistema II parece ser una difusión facilitada del fósforo a través del plasmalema del hongo.

El sistema I tiene típicamente una capacidad limitada y una alta afinidad por fósforo, mientras que el sistema II tiene mayor capacidad de transporte pero baja afinidad por

el fósforo. Cualquier incremento en la capacidad del sistema I o en la afinidad del sistema II conduciría a un aumento en la toma de fósforo por el hongo, por lo tanto, el funcionamiento de estos dos sistemas depende finalmente de la concentración de fósforo en el interior de la hifa, lo cual a su vez estaría controlado por los requerimientos de este nutrimento en el hospedero (Thomson *et al.* 1990).

De acuerdo con lo anterior, es posible que diferentes especies o cepas de hongos micorrízicos arbusculares difieran en la eficiencia con la cual toman el fósforo, explicándose así una variabilidad que no puede atribuirse a diferencias en la extensión y densidad de la colonización fúngica.

En un experimento, utilizando fósforo marcado, Pearson y Jakobsen (1993 a) observaron diferencias en la absorción de este elemento en tres diferentes especies de hongos micorrízicos arbusculares que se encontraban asociados a *Cucumis sativus* L. Así, *Glomus caledonium* probó poseer mayor rapidez al absorber ^{32}P y translocarlo, que *Glomus sp.* y que *Scutellospora calospora*.

Por otra parte la efectividad en la absorción de fósforo por plantas colonizadas varía también dependiendo de la

fuerza del nutrimento. Por ejemplo, el fósforo administrado como roca fosfórica a plantas de trébol y Rye grass sin micorriza, no estuvo disponible para el crecimiento normal de las plantas, mientras que aquellas colonizadas con *Glomus tenuis* mostraron una mayor absorción de este mineral e incrementaron su crecimiento (Powell y Daniel, 1978).

Pearson y Jakobsen (1993 b) encontraron también que las raíces de las plantas se ven estimuladas en su capacidad de absorción de fósforo dependiendo de la especie o cepa del hongo que las colonice. En este sentido, plantas de *Cucumis sativum* en asociación con *Scutellospora calospora* mostraron un incremento en sus tasas de toma de fósforo en comparación con los controles.

Finalmente, es preciso señalar que el papel de las micorrizas en la absorción de nutrientes diferentes a P, cobra cada día mayor relevancia, ya que existen evidencias de que la hifa externa de los hongos MA tiene la capacidad para absorber y traslocar nutrimentos como N, K, Ca, Mg, Si, Cu, Zn, B y Fe, dado que se encuentran concentraciones más altas de estos elementos en las plantas con micorriza (Marschner y Dell, 1994; Nakano *et al.*, 2001).

erje

Bibliografía

- Alexopoulos, C. J. y C. W. Mims (1979). *Introductory Mycology*. Ed. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Allen, M. F.; W. Swenson; J. I. Querejeta; L. M. Egerton-Warburton y K. K. Treseder (2003). "Ecology of Mycorrhizae: A Conceptual Framework for Complex Interactions Among Plants and Fungi", *Ann. Rev. Phytopatol.* 41.
- Baylis, G. T. S. (1972). "Minimum levels of Available Phosphorus for Nonmycorrhizal Plants", *Plant and Soil* 36.
- Bolan, N. S. y L. K. Abbott (1983). "Seasonal Variation in Infectivity of Vesicular Arbuscular Micorrhizal Fungi in Relation to Plant Response to Applied Phosphorus", *Aust. J. of Soil Res.* 21.
- Bonfante-Fasolo, P.; A. Genre y V. Bianciotto (2004). "The Colonization Strategies of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: An Overview of their Cellular Interactions with Plants and Bacteria", en: Frias-Hernandez J. T.; V. Olalde-Portugal; R. Ferrera-Cerrato (Eds.). *Avance en el conocimiento de la biología de las micorrizas*. Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Bonfante-Fasolo, P. (1984). "Anatomy and Morphology of V-A Mycorrhizae", en Powell C. L. I. y D. J. Bagyaraj (Eds.). *V-A Mycorrhiza*. CRC. Press Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Bowen, G. D. (1987). "The Biology and Physiology of Infection and its Development", en Safir, G. R. (Ed.). *Ecophysiology of V-A Mycorrhizal Plants*. CRC. Press Inc., Boca raton, Florida, USA.
- Brown, D. H. (1982). "Mineral Nutrition", en Smith A. J. E. (Ed.). *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Capaccio, L. C. M. y J. A. Callow (1982). *The Enzymes of Polyphosphate Metabolism in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae*. New Phytol. 91.
- Graham, J. H.; R. T. Leonard y J. A. Menge (1981). "Membrane Mediated Decrease in Root Exudation Responsible for Phosphorus Inhibition of VAM Formation", *Plant Physiol.* 68.
- Harley, J. L. y S. E. Smith (1983). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press Inc., London, UK.
- Lynch, J. M. (1990). *The Rhizosphere*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Marschner, H. y B. Dell (1994). "Nutrient Uptake in Mycorrhizal Symbiosis", en Robson, D. A.; K. L. Abbott; N. Malajezuk (Eds.), *Management of mycorrhizae in Agriculture, Horticulture and Forestry*. Kluwer Academic Publishers pp. 89-102.
- Menge, J. A.; D. Steirle; D. J. Bagyaraj; E. L. V. Johnson; R. T. Leonard (1978). "Phosphorus Concentrations in Plants Responsible for Inhibition of Mycorrhizal Infection", *New Phytol.* 80.
- Morton, J. B. (1990). "Species and Clones of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Glomales, Zygomycetes): Their Role in Macro and Microevolutionary Processes", *Mycotaxon.* 37.
- Morton, J. B. y G. L. Benny (1990). "Revised Classification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi

- (Zygomycetes): A New Order, Glomales, Two New Suborders, Glomineae y Gigasporineae and Two New Families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, With an Emendation of Glomaceae”, *Mycotaxon* 37.
- Nakano, A. y T. Kazushi; M. Kimura (2001). “Effect of Host Shoot Clipping on Carbon and Nitrogen Sources for Arbuscular Mycorrhizal Fungi”, *Mycorrhiza* 10(3).
- Pearson, J. N. y I. Jakobsen
 _____ (1993a). “Symbiotic Exchange of Carbon and Phosphorus Between Cucumber and Three Arbuscular Mycorrhizal Fungi”, *New Phytol.* 124
 _____ (1993b). “The Relative Contribution of Hyphae and Roots to Phosphorus Uptake by Arbuscular Mycorrhizal Plants, Measured by Dual Labelling with ^{32}P and ^{33}P ”, *New Phytol.* 124.
- Pirozynski, K. A. y Y. Dalpé (1989). “Geological History of The Glomaceae With Particular Reference to Mycorrhizal Symbiosis”, *Symbiosis* 7.
- Powell, C. LL. y D. J. Bagyaraj (1984). *V-A Mycorrhiza*. CRC. Press Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- _____ y J. Daniel (1978). “Mycorrhizal Fungi Stimulate Uptake of Soluble and Insoluble Phosphate Fertilizer From a Phosphate Deficient Soil”, *New Phytol.* 80.
- Safir, G. R. (1987). *Ecophysiology of V-A Mycorrhizal Plants*. CRC. Press Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Salazar-García S. (2002). “Las micorrizas pueden mejorar la nutrición del árbol”, en *Nutrición del aguacate principios y aplicaciones*. INIFAP-INOPEOS. México.
- Scagel, R. F.; R. J. Bandoni; R. J. Maze; G. E. Rouse; W. B. Shoefield y J. R. Stein (1982). *Nonvascular Plants*. Wadsworth Publ. Co., Belmont, Cal., USA.
- Shaobing, P.; D. M. Eissenstat; J. H. Graham; K. Williams y N. C. Hodge (1993). “Growth Depression in Mycorrhizal Citrus at High-Phosphorus Supply”, *Plant Physiol.* 101.
- Sieverding, E. (1991). *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agro Systems*. GTZ. Eschborn, Germany.
- Simon, L.; R. Bousquet y C. Levesque; M. Lalonde (1993). “Origin and Diversification of Endomycorrhizal Fungi and Coincidence with vascular land plants”, *Nature*. 363.
- Stribley, D. P. (1987). “Mineral Nutrition”, en Safir, G. R. (Ed.), *Ecophysiology of V-A Mycorrhiza*. CRC. Press Inc., Boca Raton, Fla. USA.
- Thomson, B. D.; A. D. Robson y L. K. Abbott (1991). “Soil Mediated Effects of Phosphorus Supply on The Formation of Mycorrhizas by *Scutellopora calospora* (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders on Subterranean Clover”, *New Phytol.* 80.
- Thomson, B. D. y D. T. Clarkson; P. Brain (1990). “Kinetics of Phosphorus Uptake by the Germ-tubes of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Gigaspora margarita*”, *New Phytol.* 116.
- Trappe, J. M. (1987). “Phylogenetic and Ecologic Aspects of Mycotrophy in the Angiosperms from an Evolutionary Standpoint”, en Safir, G. R. (Ed.), *Ecophysiology of V-A Mycorrhizal Plants*. CRC. Press Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Yong G. Z.; A. F. Smith y S. E. Smith (2003). “Phosphorus efficiencies and responses of barley (*Hordeum vulgare* L.) to Arbuscular Mycorrhizal Fungi Grown in Highly Calcareous Soil”, *Mycorrhiza*. 13(2).

POBLACIÓN

Papeles de

Centro de Investigación y Estudios Avanzados de la Población UAEM

Envejecimiento demográfico, pobreza y protección social en América Latina Ana Amélia Camerano y María Tereza Pasinato	Carlos Garrocho, Juan Campos e Ismael Plascencia
Convivencia familiar y transferencia intergeneracional de adultos mayores en Brasil y Perú Elisenda Rentería, Cassio Maldonado y Bernardo Lanza	Migraciones indígenas a las ciudades de México y Tijuana Laura Velasco
Normatividad y características socioeconómicas de la urbanización metropolitana en México Gustavo Garza	Identidad de los migrantes de la Ciudad de México Ricardo Sabates y Fabio Pettrino
Estructura espacial, empleo terciario y desigualdad salarial en México	Vulnerabilidad social de los jóvenes en Argentina y México Ana Miranda, Analía Otero, Agustina Corica y José Luis Cisneros

Nueva Época Año 13 No. 52
abril-junio de 2007