

# Fisiología de los hongos formadores de micorrizas arbusculares

A Ortiz-Acevedo, N W Osorio-Vega<sup>1</sup>, J Echeverri-Gómez, O A González-Murillo<sup>2</sup> y M Medina-Sierra

*Grupo de Investigación en Ciencias Agrarias (GRICA), Escuela de Producción Agropecuaria, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia UdeA, Calle 70 No. 52-21, Medellín, Colombia.*

<sup>1</sup> *Escuela de Biociencias, Biotecnología ambiental del suelo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín*

<sup>2</sup> *Abonamos S.A, km 3, vereda tablacita variantes Caldas, Medellín – Antioquia, Colombia*

[alejo0619@gmail.com](mailto:alejo0619@gmail.com)

## Resumen

Se realizó una revisión bibliográfica con el objetivo de comprender los mecanismos fisiológicos involucrados en la formación de la endosimbiosis entre las raíces y los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA). La endosimbiosis planta – HFMA es un proceso que requiere cambios en el desarrollo de las células de la raíz, así como de las hifas de los hongos. Este proceso en gran parte está bajo el control de la planta, de su estado fisiológico y condiciones medio ambientales que la rodean. Actualmente se ha investigado un amplio grupo de compuestos químicos producidos por la planta y los hongos que controlan la simbiosis y las funciones de las micorrizas, entre los que se destacan las fitohormonas y algunas enzimas de los hongos que son fundamentales para la toma de nutrientes en el suelo y la adaptación de la planta a condiciones de estrés medio ambiental. Lo anterior resalta la importancia de algunos microorganismos del suelo como los HFMA en el manejo ecológico de los suelos tropicales

*Palabras claves: compuestos químicos, endosimbiosis, estrigolactonas, glomalina, hifa*

## Physiology of arbuscular mycorrhizal fungi

### Abstract

The aim of this review was to understand the physiological mechanisms involved in the formation of endosymbiosis between plant roots and arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). Endosymbiosis process between plant and AMF requires changes in the development of both root cells and fungal hyphae. This process is dependent on the type of plant, its physiological state, and environmental conditions. Recently, a wide range of chemical compounds produced by plants and fungi that controls symbiosis

processes and mycorrhizal functions has been investigated. Phytohormones and some mycorrhizal fungal enzymes are considered essential for nutrient uptake and plant adaptation to environmental stress conditions. Based on the observations that there are key components influencing symbiosis processes, the importance of some soil microorganisms, as the AMF, in the ecological management of the tropical soils is highlighted.

**Keywords:** chemical compounds, endosymbiosis, glomalin, hyphae, strigolactones

## **Introducción**

Las micorrizas (del griego *mykes*– hongo, *rhiza* – raíz) son una asociación mutualista entre los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HFMA) que se encuentran en el suelo y las raíces de las plantas, el cual se fundamenta en que la planta hospedera recibe nutrientes minerales del suelo tomados por el hongo, mientras que estos toman compuestos carbonados derivados de la fotosíntesis (Sosa et al 2006). Entre los beneficios que los hongos brindan a la planta se encuentra una mejor nutrición con fósforo (P) el cual es el elemento que más atención a recibido, sin embargo, los HFMA también pueden ser importantes en la toma de nutrientes necesarios para la planta como el nitrógeno (N) (Leigh et al 2009), zinc (Zn) (Atul et al 2009; Lambert et al 1979), cobre (Cu) (Marschnery Dell, 1994; Toler et al 2005) y hierro (Fe) (Kim et al 2009). Para los HFMA establecer la simbiosis y aportar estos nutrientes, primero deben colonizar el interior de la raíz, lo cual implica cambios en la célula vegetal así como en las hifas de los HFMA. La colonización de las raíces es precedida por el mutuo reconocimiento entre la planta y el hongo, a través de moléculas que se difunden en el suelo (Bonfante y Requema, 2011; Nadal y Paszkowski, 2013). El hongo debe penetrar las células corticales de la raíz mediante sus hifas las cuales forman una estructura en forma de árbol llamada arbusculo que a su vez forma la membrana peri-arbuscular (MPA), sitio de intercambio de nutrientes (Gutjahr et al 2012; Harrison, 2012). La formación intracelular de las estructuras fúngicas y el grado de colonización de las raíces es regulado por la planta a través de una reestructuración de las células de la raíz, las cuales tienen que disponerse para albergar el hongo, esta reorganización implica la expresión de un grupo de moléculas que activan un grupo de mecanismos fisiológicos en las células de la planta que en su gran mayoría son desconocidos y no han sido estudiados a fondo (Gutjahr 2014). Sin embargo, en los últimos años, estudios han tratado de revelar algunos factores y mecanismos químicos que están involucrados, en donde no solo se involucran compuestos producidos por la planta como genes y hormonas, sino también algunos compuestos producidos por los HFMA (Gutjahr 2014; Parniske 2008). El objetivo de esta revisión bibliográfica es explorar cuáles mecanismos fisiológicos de la planta y el hongo están involucrados en el proceso de formación de la asociación simbiótica, con el fin de comprender qué factores influyen en la presencia de los HFMA en los suelos sometidos a producciones agrícolas o pecuarias y qué beneficios obtiene la planta luego del establecimiento de la simbiosis.

## **Endosimbiosis de los HFMA**

### **Importancia de la endosimbiosis y desarrollo de la misma**

La simbiosis entre los hongos formadores de micorriza arbuscular (HFMA), es una de las asociaciones más distribuidas en agroecosistemas de la tierra, ya que más del 80% de las especies vegetales pueden asociarse con los HFMA (Harley y Smith 1983). Sin embargo, actualmente este tipo de unión se define como una endosimbiosis en donde un organismo habita en el interior de otro, en este caso, una parte de la hifa permanece en el interior de la célula de la raíz (Parniske 2008). Este tipo de endosimbiosis es importante ya que las plantas suministran al hongo carbohidratos para su metabolismo y el hongo facilita los nutrientes que la planta requiere, en ambientes donde es limitada la disponibilidad de elementos como el P, N, Zn, Cu y Fe (Leigh et al 2009), Zinc (Zn) (Alkaraki et al 1998; Lambert et al 1979), Cu (Lambert et al 1979; Marschnery Dell 1994; Toler et al 2005) y Fe (Kim et al 2009), además este tipo de asociación favorece la tolerancia de la planta a estrés biótico o abiótico, mejora las características físicas del suelo y la diversificación de las especies vegetales en los ecosistemas (Genre et al 2005; Smith y Read 2008; Smith y Gianinazzi 1988; Van der Heiden 2002). Dicha asociación depende de un conjunto de señales bioquímicas y genéticas.

### **Fitohormonas en la formación de la endosimbiosis**

Las fitohormonas son producidas por las plantas y están involucradas en todos los procesos de desarrollo de la planta, juegan un papel fundamental en las respuestas a las señales externas bióticas y abióticas; actualmente existen evidencias sobre su papel en la formación de la endosimbiosis (Gutjahr 2014). Las estrigolactonas que se generan en la fase de pre-simbiosis, son carotenoides derivados de fitohormonas involucradas en la germinación de semillas, las estrigolactonas que además de desencadenar la respuesta para el desarrollo de los HFMA, también estimulan la producción de algunos oligómeros de quitina, como tetrámeros y pentámeros de quitina, que inducen las oscilaciones de Ca a nivel celular de las células epidermales, oscilaciones que son necesarias para la colonización (Genre et al 2013).

### **Fase pre-simbiótica**

Es la primera fase de desarrollo de la simbiosis en donde múltiples señales permiten que las esporas de los HFMA germinen y comience el desarrollo de las hifas (Parniske 2008). Las plantas sometidas a estrés por falta de P disponible emiten señales bioquímicas a través de las raíces (Akiyama et al 2005). Las estrigolactonas son compuestos químicos identificados en las plantas sometidas a bajos niveles de P, estos compuestos pertenecen al grupo de lactonass esquiterpénicas caracterizadas por su corta duración en la rizosfera debido a su enlace éter lábil que se hidroliza fácilmente, sin embargo, cumple una función importante de estimular la germinación de las semillas de arvenses e inducen la germinación de las esporas y la ramificación de las hifas de los HFMA (Bonfante 1984; Bouwmeester et al 2003; Parniske 2008). Otros compuestos como el CO<sub>2</sub> liberado por las raíces es fundamental para la germinación de esporas y el crecimiento de las hifas (Becardy Price 1989), igual que algunos metabolitos secundarios de la planta como los flavonoides que están involucrados en la ramificación de las hifas (Mendoza et al 1997; Vierheilig et al 2006). La percepción de estas señales causa en el hongo alteraciones en la fisiología y en la actividad mitocondrial, en especial cuando la espora entra en contacto con las estrigolactonas, las cuales son responsables de la respiración fúngica y el catabolismo de los lípidos (Besserer et al 2006). En las raíces se produce un conjunto de señales que inducen la simbiosis y algunas respuestas específicas que se conocen con el nombre de factor Myc, las estrigolactonas estimulan la producción de este factor en el hongo y ayudana activar la expresión de genes ENDO11 producidos en el hospedero (Akiyama y Hayashi 2006). Este grupo de genes permite dar inicio a la siguiente fase de desarrollo de la endosimbiosis (Bonfantey Requema 2011).

## **Fase simbiótica**

Una serie de cambios en las células de la raíz estimulados por el gen ENDO11 y los factores Myc permiten que se forme el aparato de pre-penetración (APP) (Genre et al 2005), el cual es una estructura subcelular que predetermina la senda de crecimiento del hongo a través de la célula de la planta (Genre et al 2005). La formación del APP es precedida por una migración del núcleo de la célula vegetal hacia el punto de entrada del hongo y de la formación del apresorio que es una hinchazón de la hifa que se adjunta a la epidermis de la planta huésped para iniciar la colonización (Bonfante y Genre 2008). La formación de APP tarda de cuatro a cinco horas luego que se forma el apresorio y el desplazamiento del núcleo de las células corticales de la raíz justo debajo del apresorio genera una reorganización de los microtúbulos corticales (Genre et al 2005). El APP se forma dentro de la columna citoplasmática donde corre paralelamente una matriz de alta densidad de microtúbulos y microfilamentos (Genre et al 2005); antes y durante la formación de esta estructura, se da la expresión del gen ENDO11 que inicia su función en las células epidérmicas, el cual codifica una proteína que hace parte de la matriz extracelular vegetal. En el momento que el APP comienza a crecer el núcleo que se encuentra delante del apresorio comienza nuevamente a desplazarse delante del APP formándose un “túnel transcelular” que va a ser el encargado de conectar el núcleo con el sitio donde se formó el apresorio a través de una hifa fúngica (Parniske 2008). En la formación de la simbiosis de los HFMA se conoce la vía común SyM (Parniske 2008), la cual es una cascada de señales que producen la activación de genes que van a producir cambios a nivel celular, siendo un proceso similar al ocurrido en la simbiosis leguminosa – rizobio (Parniske 2008). Además existe otro factor como el Nod que también es requerido en la simbiosis leguminosa – rizobio y en la asociación planta HFMA (Oldroyd y Downie 2006). Es así como Genre et al 2005, indican que una estimulación mecánica de la célula vegetal puede inducir la migración del núcleo al sitio de perturbación, esta respuesta es independiente si existe una vía común SyM con activación de genes DMI2 y DMI3 los cuales son encargados de inducir la formación del APP (Siciliano et al 2007). La vía común SyM están involucrados en las etapas tempranas de transducción de señales simbióticas que implica la generación y decodificación de oscilaciones de calcio alrededor del núcleo y causa la inducción de principios de la expresión de genes relacionados con la simbiosis como DMI3 (Parniske 2008).

## **Desarrollo del arbusculo**

Las células epidérmicas durante el ingreso de la hifa producen la expresión de los genes ENDO (Genre et al 2005). Esta señal marca el camino de la colonización y una vez la hifa del hongo alcanza las células corticales se producen señales específicas para la formación del arbusculo en donde existe una mayor reorganización celular; a medida que la hifa penetra en las células corticales, la membrana plasmática de las células de la planta se invagina y extiende para formar la membrana peri-arbuscular (MPA) (Bonfante 1984; Cox y Sanders; 1974; Toth y Miller 1984), la reorganización celular incluye la acumulación de citoplasma, el retículo endoplasmático (ER), aparato de Golgi, plástidos y las mitocondrias en el área alrededor de las hifas que se ramifican para formar el arbusculo (Bonfante 1984; Cox y Sanders 1974). Actualmente las señales y genes reguladores de las células corticales que permiten la función de desarrollar el arbusculo son poco conocidas (Harrison 2012), sin embargo algunos compuestos involucrados han sido identificados tales como vapyrin/PAM1, transportadores ABC, STR/STR2 y algunas proteasas como SbtM1 que se localizan en el espacio de la MPA, lugar de intercambio de nutrientes entre la planta y el hongo (Genre et al 2005; Gutjahr et al 2012; Reinhardt 2007; Takeda et al 2009). Para el desarrollo del arbusculo de la micorriza se ha reportado (Kistner et

al 2005) al menos siete genes que son necesarios, los cuales codifican proteínas que son directa o indirectamente las involucradas en una red de transducción de señales que se requieren para el desarrollo intracelular de estructuras encargadas de alojar el hongo simbiótico como APP y las bacterias en el caso de las fijadoras de nitrógeno. Según (Parniske 2008), se requiere de los genes CCaMK (Calmodulina) y CYCLOPS para el desarrollo del arbusculo; el gen CCaMK juega un papel importante ya que tras las oscilaciones de calcio en la célula se genera la activación de una proteína quinasa, la cual es dependiente de Ca y CCaMK (Calmodulina) con la activación de las quinasas se regula la activación de los genes nodulina. Otros genes de la simbiosis temprana como DMI3 también codifica CCaMK y son necesarios para la simbiosis con los HFMA y la morfogénesis de los nódulos (Oldroyd y Downie 2006). El gen CYCLOPS interactúa con CCaMK activando la red de señales (Parniske 2008). Según (Kistner et al 2005), el desarrollo del arbusculo está parcialmente bajo el control genético del huésped por los genes Nup133 mediante las proteínas CASTOR y POLLUX y adicionalmente, se requiere de algunas proteínas de la vía común SYM como CASTOR, SYM15, SYM6, SMY24, POLLUX, las cuales son proteínas con alta permeabilidad al potasio (K) y baja para el calcio (Ca), lo que hace que sean canales que no permitan la liberación de Ca desde el sitio de almacenamiento. Estas proteínas se encuentran en el núcleo como canales de contra – iones que compensan el desequilibrio de cargas que se produce durante las oscilaciones de calcio una vez el hongo emite señales en la proximidad de las células corticales (Parniske 2008). Sin embargo, a pesar de la intensa actividad que involucra la formación del arbusculo, este colapsa después de dos a cuatro días luego de haberse formado, dejando una célula cortical intacta que es capaz de albergar otro arbusculo (Paszkowski 2006; Pumpliny Harrison 2009).

### **Formación de la hifa**

Las principales señales para la ramificación y crecimiento de las hifas son los exudados de las raíces, los cuales contienen diferentes tipos de compuestos y hormonas que favorecen no solo el crecimiento y ramificación de la hifa en el suelo sino que también la germinación de las esporas (Akiyama y Hayashi 2006; Requena et al 2007). Uno de los exudados que estimulan el crecimiento de las hifas son los metabolitos secundarios o señales tigmotróficas (Requena et al 2007). Powell (1979), indica que una hifa de un HFMA puede crecer a una tasa de 5,6 mm por día. Diferente a lo hallado por (Harinikumar y Bagyaraj 1995), quienes mencionan que las hifas de los HFMA crecían a una velocidad de 1,6 mm por día cuando la cantidad de raíces es escasa. Otro factor que determina el crecimiento de la hifa es la diversidad de hongos, por lo tanto se da un aumento de la conectividad, mayor intercambio de compuestos químicos entre el suelo y la planta (Antoninka et al 2011; Rillig et al 1999; Van der Heiden 2002). Para Bago et al (2000) el aumento de longitud de la hifa del HFMA se debe principalmente a la cantidad de CO<sub>2</sub> y materia orgánica, ya que la hifa usa el carbono como fuente de alimento. Sin embargo, además de la planta, el suelo también controla el crecimiento y la ramificación de las hifas cuando las bajas concentraciones de P estimulan la producción de exudados de la raíz (Nagahashi y Douds 2004). La ramificación de las hifas forma una red que permite tomar de una manera más eficiente los nutrientes y el agua del suelo; dentro de este proceso la amplia variedad de nutrientes involucrados, han obligado a que las hifas desarrollen diferentes estrategias en la toma y el transporte de éstos (Maldonado et al 2001; Parniske 2008), a través de las redes comunes de micorrizas CMNs (Common mycorrhizal networks) que hace referencia al conjunto de señales químicas y nutrientes que viajan por las hifas (Barto et al 2012). Existen cinco posibles rutas de transporte de la información química y nutrientes que las hifas fúngicas pueden realizar; a) Transporte citoplasmático, después de la captación activa por las hifas o movimiento pasivo a través de las membranas celulares de los hongos, b) Transporte por difusión a través de la pared celular fúngica

(apoplástica), debido a la naturaleza hidrofóbica de la pared de las hifa (Allen 2007), c) Movimiento por disolución en agua de los compuestos solubles, en las capas superficiales de la hifa no hidrofóbicas, d) las hifas de los HFMA pueden formar pequeños “cordones” que salen de las raíces de la planta (Friese y Allen 1991), creando canales en el interior de la hifa que acumula aire y agua que son los encargados de llevar sustancias solubles en agua, e) Modificación del ambiente en el suelo que rodea la hifa, aumentando la agregación del suelo, la conductividad y la población de microorganismos de la rizósfera que acelera el movimiento de nutrientes y señales químicas (Barto et al 2012). Las hifas externas pueden ser de tres tipos según su morfología y las funciones que llevan a cabo: las hifas infectivas que inician los puntos de colonización en una o varias raíces, las hifas absorbentes que exploran el suelo para la extracción de nutrientes y las hifas fértiles que llevan las esporas (INVAM 2013).

## **Absorción de nutrientes**

Las hifas permiten la toma de nutrientes que son escasos en el suelo como el P, el nitrógeno inorgánico, y el Zn (Atul-Nayyar et al 2009; Hogde 2001; Leigh et al 2009). Sin embargo, estos hongos también pueden ser importantes en la toma de otros nutrientes necesarios como el Cu (Lambert et al 1979; Marschnery Dell 1994; Toler et al 2005) y Fe (Kim et al 2009), (Tabla 1).

### **Fósforo**

La movilización de P de la solución del suelo hasta la raíz de la planta es el principal beneficio de la simbiosis (Brucher 2007; Javot et al 2007). La extensa red de hifas de los HFMA influye en las propiedades físico – químicas del suelo y directamente o indirectamente contribuyendo en la liberación de fosfato, a partir de complejos inorgánicos de baja solubilidad (Finlay 2008), algunos transportadores de fosfato por hongos se expresan en el micelio extrarradical y son posiblemente los que están involucrados en la captación de fosfato del sustrato (Harrison y Buuren 1995; Maldonado et al 2001). Según Harrison et al (2012) en la MPA se concentran algunos transportadores de composición protéica como el PT4, los cuales están involucrados en el transporte de fosfatos. Estas proteínas son las encargadas del intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta, y su funcionamiento depende de la existencia de ATP-asa fúngicas y vegetales que son las responsables del transporte de  $H^+$  hacia la matriz interfacial, lo que hace que esté fuertemente acidificada y que exista un gradiente de  $H^+$  que posibilita el funcionamiento de éstos. El micelio externo de los HFMA explora el suelo y toma el  $PO_4$  inorgánico o lo hidroliza gracias a las fosfatasas (Wang et al 2006), el  $PO_4$  forma cadenas de polifosfato en la vacuola del micelio externo de la hifa, la vacuola viaja al micelio interno hasta el arbusculo donde el polifosfato libera el  $PO_4$  y las proteínas transportadoras de la MPA llevan formas fosfatadas al citosolen donde setransloca al sistema vascular de la planta (Parniske 2008).

### **Nitrógeno**

Las plantas son completamente dependientes de la disponibilidad de N en el suelo para su crecimiento, en la mayoría de los suelos las formas predominantes de N para la planta son  $NH_4^+$  y  $NO_3^-$ . En ambientes naturales las plantas interactúan con algunos microorganismos como las bacterias fijadoras de nitrógeno para contribuir con el adecuado suministro de N (Hogde et al 2000; Richardson

et al 2009). Además de las bacterias otros microorganismos como los HFMA pueden contribuir con la absorción de este elemento (Smith y Read 2008).

El micelio extrarradical de los HFMA tiene la capacidad de tomar  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  y N orgánico del suelo (Tienda et al 2014), la asimilación de fuentes de N como  $\text{NO}_3^-$  parece estar relacionada por la enzima nitrato reductasa cuya actividad se ha detectado en esporas y losarbusculos de los HFMA (Ho y Trappe 1975; Kaldorf et al 1998). La actividad de la nitrato reductasa permite la reducción del  $\text{NO}_3^-$  y su incorporación a la glutamina en forma de  $\text{NH}_4^+$  para ingresar al ciclo de la urea en el micelio extrarradical, y a partir de este obtener arginina, la cual se une a los granos de polifosfato que contienen cargas negativas por lo que pueden transportar iones metálicos y arginina (Parniske 2008). Una vez ésta ingresa al miceliointrar radical, toma el ciclo de la urea donde se libera  $\text{NH}_4^+$  (Bago et al 2000). El  $\text{NH}_4^+$  se libera al espacio interfacial mediante transporte pasivo y llega al citosol probablemente por dos mecanismos; mediante proteínas transportadoras de la MPA y facilitado por acuaporinas (Gao et al 2010), sin embargo, estudios recientes indican la expresión de genes transportadores de  $\text{NH}_4^+$  como OsAMT3; 1 y una isoenzima OsGOGAT2 en HFMA asociados a raíces de una gramínea como el arroz (*Oryza sativa*) cultivada en bajas y altas condiciones de N (Tienda et al 2014).

## **Absorción de otros nutrientes**

### **Zinc**

El Zn tiene una baja movilidad en la solución del suelo y su absorción por difusión es limitada, por lo tanto la fitodisponibilidad es reducida generalizándose la deficiencia de este elemento en suelos de regiones áridas y semiáridas (Broadley et al 2007). Una estrategia que permite mejorar las concentraciones de Zn en los cultivos son la presencia de los HFMA (Cavagnaro et al 2008), los cuales a través de su asociación con las raíces de la planta, toman el Zn por sus hifas extrarradicales y intrarradicales (Parniske 2008). En algunas especies como *Glomus* intraradicales se ha identificado un transportador de Zn como el Gint Zn T1 (González et al 2005), el cual permite el movimiento del Zn a través de las hifas y su paso por la MPA (Cavagnaro 2008). Los HFMA pueden adquirir Zn de los poros del suelo o de los parches de nutrientes donde las raíces o pelos radicales no alcanzan a llegar (Bolan 1991), los HFMA permiten captar un 25% más de Zn cuando la planta no está bajo esta asociación (Marschner y Dell 1994).

### **Cobre**

Los HFMA no solo se consideran importantes para la absorción de nutrientes inmóviles, sino también desempeñan un papel importante en la reducción de la absorción de metales pesados incluyendo el cobre (Cu), el cual se encuentra en concentraciones altas en el suelo (Wang et al 2007). El Cu es esencial para la fotosíntesis de las plantas y respiración mitocondrial, el metabolismo del carbono y nitrógeno, protección contra estrés y es necesario para la síntesis de la pared celular (Hänschy Mendel 2009). Sin embargo, el Cu desempeña también un papel importante como cofactor oxidante o reductor en varias reacciones bioquímicas, lo cual permite que este elemento tenga un alto potencial tóxico, ya que puede catalizar la producción de radicales libres que conducen al daño de las proteínas, el ADN y otras biomoléculas (Shestivka et al 2011). Los HFMA pueden alterar la concentración de metales

pesados en las paredes celulares de las hifas intra o extra radicales y la quelatación de Cu y otros metales pesados, por compuestos secretados por el hongo como la glomalina (Vodnik et al 2008). Las altas concentraciones de Cu en el suelo causa cambios en el perfil de aminoácidos de los HFMA y las plantas, ya que altos niveles de este elemento induce el descenso de GABA (ácido gamma – aminobutírico) y alanina, y el aumento de asparaginas y arginina, siendo este último el precursor de poliaminas en las plantas, sustancia asociada con la respuesta de la planta en ambientes con alto contenidos de metales pesados como el Cu (Groppa y Benavides 2008; Groppa et al 2006). Según Andrade et al 2010 el establecimiento de la asociación micorriza planta mejora la adaptación de ésta a suelos con alto niveles de Cu donde se regula la entrega del elemento a la planta mediante la producción de prolinas.

**Tabla 1.** Absorción media de nutrientes en plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) por diferentes especies de HFMA en un suelo esterilizado. (Adaptado de Miransari et al 2009)

HFMA (mg/planta)	N	P	K	Fe	Mn	Zn	Cu
Control	82	2,9	140	1,099	0,338	0,169	0,067
GmI*	74	4,2	143	1,588	0,378	0,283	0,071
GtI**	80	4,6	144	1,113	0,381	0,209	0,069
GmC***	73	3,5	134	0,819	0,373	0,175	0,071

\* GmI: *Glomusmosseae* (Irán), \*\*GtI: *Glomusetunicatum* (Irán), \*\*\*GmC: *Glomusmosseae*(Canadá).

## Toma de agua por los HFMA y estrés en la planta

El estrés hídrico es una de las principales causas de pérdida de cultivos en todo el mundo (Wang et al 2007). Este estrés produce un déficit de agua en el tejido vegetal lo que induce una inhibición significativa de la fotosíntesis (Jaleel et al 2008). Uno de los factores que disminuye el estrés hídrico en las plantas es la presencia de HFMA (Heidari y Karami 2014), debido a que las hifas toman el agua y la llevan hasta la planta, sin embargo, el movimiento del agua por la hifa es bidireccional moviéndose hacia la planta que se encuentra transpirando durante el día, y hacia las zonas secas del suelo durante las horas de la noche (Egerton et al 2007). Kaufman y Levy (1976), indican que las plantas que se encuentran micorrizadas tienen un mayor flujo de agua en sus estomas junto con una mayor fotosíntesis luego de sufrir estrés hídrico. Los HFMA pueden contribuir a mitigar el efecto del estrés hídrico a través del control de cambios hormonales en la planta, ya que durante el estrés osmótico, estrés hídrico o estrés por salinidad se producen cambios en los niveles hormonales endógenos, como una disminución de la producción de citoquininas y un aumento en el contenido de ácido abscísico (Kaufmann y Levy 1976; Vaadia 1976), además las hifas permiten aumentar la superficie absorbente de la raíz, de igual forma tienen la capacidad de tomar agua de la solución del suelo a potenciales hídricos mucho más bajos que las raíces de la planta no micorrizada (Levy y Krikunt 1980).

## Condiciones adversas del suelo en la formación y la función de los HFMA

Los HFMA forman asociaciones con una amplia variedad de plantas huésped (Bago et al 2000). Estas asociaciones en los ecosistemas están influenciadas por las relaciones de nutrientes orgánicos e inorgánicos, las relaciones hídricas y el ciclo del carbono en las plantas, pero las plantas no solo



juegan un papel importante en la asociación, también las condiciones edáficas como composición química, humedad, temperatura, pH, capacidad de intercambio catiónico y factores bióticos y abióticos del ecosistema suelo (Entry et al 2002).

### Temperatura y humedad

Los suelos rara vez proporcionan las condiciones ideales para el crecimiento y supervivencia de las plantas y los microorganismos. En algunas épocas del año las condiciones medio ambientales alteran la temperatura y humedad del suelo, siendo estas algunas de las condiciones que pueden favorecer o inhibir la endosimbiosis, tal como se describe (Tabla 2).

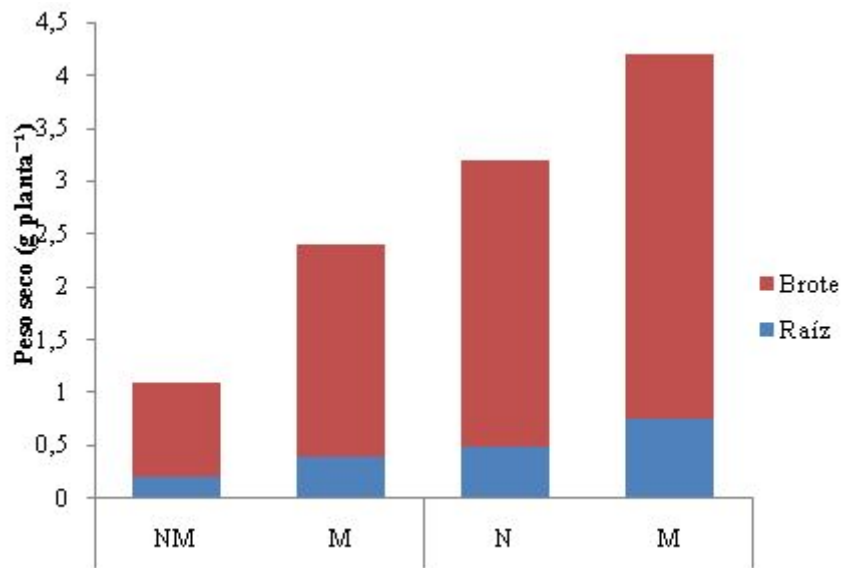
**Tabla 2.** Efecto de la temperatura y humedad en la formación de la endosimbiosis planta y HFMA

Variable	Condición en el suelo	Actividad inhibida	Rango óptimo	Bibliografía
Temperatura	Exceso – deficiencia	Afecta la germinación de las esporas	18° C- 40°C Optimo 30°C	Matsubara y Harada 1996; Saif 1983
Humedad	Deficiencia	Inhibe formación de la endosimbiosis	>-1,5 MPa	Bryla y Duniway 1997

### pH

Los HFMA responden al pH de una forma muy variable, algunos tienen una baja respuesta en suelos de bajo pH, mientras que otros no responden en suelos ácidos que son encalados (Mosse 1972). Guzmán et al (1988), encontró un efecto positivo de los HFMA mejorando el crecimiento de la planta sin la necesidad de aumentar el pH. La influencia de la simbiosis en la absorción de nutrientes depende de la capacidad de absorción del hongo a través de sus hifas, la extensión de la colonización de las raíces y el suelo (Habte 1995). La concentración de H<sup>+</sup> afecta características como la disponibilidad de P y la capacidad de intercambio catiónico, por lo tanto se ve afectada la toma de nutrientes por parte de la planta. Clark et al (1999); Pacovsky (2006) y Tinker (1995), indican que los HFMA toleran condiciones extremas de pH y son capaces de adaptarse mediante la modificación del pH en la micorrizosfera durante el proceso de captación de nutrientes.

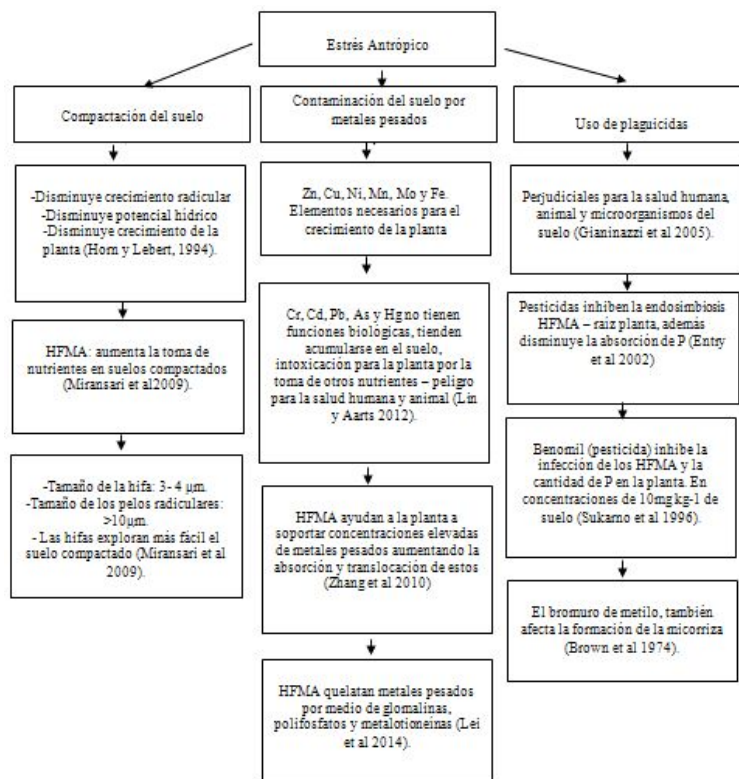
Yano y Takaki (2005), encontraron una mejor respuesta del cultivo de *Ipomoea batatas* cuando se inoculó con micorrizas a pH ácido de 4,2 (Figura 1) demostrando que la simbiosis planta -HFMA puede mejorar el desarrollo de las raíces y retoños durante el crecimiento de las plantas cultivadas en suelos ácidos, siendo las mejoras significativas en plantas micorrizadas que crecen en ambientes extremos reduciendo la toxicidad de Aluminio (Al) y Manganeseo (Mn). Los HFMA pueden llegar a reducir el estrés de las altas concentraciones de Al y Mn a través del aumento de la ramificación de las raíces de la planta, evitando la acumulación de Al en las regiones apicales de ésta (Yano y Takaki 2005).



**Figura 1.** Acumulación de materia seca (brotes, raíces y el rendimiento total de la planta). No micorrizadas (NM) y Micorrizadas (M). En plantas de batata (*Ipomoea batatas*) cultivadas a diferentes pH. (Adaptado de Yaho y Takaki 2005).

### Estrés antropogénico

Factores antropogénicos tales como la compactación del suelo, concentración de metales pesados y contaminación orgánica pueden afectar de forma positiva o negativa los HFMA por tres mecanismos diferentes (figura 2): (1) efecto directo sobre las raíces micorrizadas; (2) a través de efectos que alteran la distribución de carbono a las micorrizas; (3) factores nutricionales que alteran la asignación de carbono a la micorriza (Entry et al 2002).



**Figura 2.** Efecto del estrés antropogénico en la fisiología de los HFMA y respuesta de las plantas.

## Conclusiones

- Se conoce de la endosimbiosis de los HFMA y la raíz de la planta y de la función que cumplen en la toma y translocación de nutrientes a la planta principalmente del fósforo. Sin embargo, tras el estudio de la fisiología de los HFMA se vislumbran nuevos efectos de la endosimbiosis en la nutrición de la planta, debido al descubrimiento de un grupo de proteínas y genes transportadores en el micelio intrarradical y extrarradical como OsAMT3;1, GintZnT1 y PTH4 que facilitan la toma y transporte de otros nutrientes diferentes al fósforo y de baja disponibilidad en el suelo como el nitrógeno y el zinc, elementos también necesarios para el crecimiento y desarrollo de la planta.
- Según esta revisión de literatura y las investigaciones que se han realizado hasta la fecha, se recomienda continuar explorando la fisiología de los hongos micorrícicos, en especial la función de las fitohormonas como las estrigolatonas y glomalinas producidas por las plantas en la rizósfera y las hifas de los hongos, respectivamente.
- La presencia de los HFMA en suelos tropicales es fundamental ya que a través de la endosimbiosis con las raíces de la planta no solo se mejora su nutrición sino que permiten que la planta se adapte a condiciones de estrés medioambiental y contribuyan con la recuperación de suelos deteriorados por factores antrópicos. Debido a esto, el conocimiento de las condiciones necesarias para que los HFMA realicen sus funciones se convierte en parte del éxito del manejo ecológico de los suelos tropicales.

## Referencias

**Akiyama K and Hayashi H 2006** Strigolactones: Chemical Signals for Fungal Symbionts and Parasitic Weeds in Plant Roots. *Annals of Botany*, 97(6): 925 – 931.

**Akiyama K, Matsuzaki K and Hayashi H 2005** Plant Sesquiterpenes Induce Hyphal Branching in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Nature*, 435: 824-827.

**Alkaraki G M and Clark R B 1998** Growth, mineral acquisition and water use by mycorrhizal wheat grown under water stress. *Journal of Plant Nutrition*, 21 (2):263.

**Allen M F 2007** Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*, 6(2): 291–297.

**Alloway B J 2009** Soil factors associated with zinc deficiency in crops and humans. *Environmental Geochemistry Health*, 31: 537- 548.

**Andrade S A L, Gratão P L, Azevedo R A, Silveira A P D and Schiavinato M A 2010** Biochemical and physiological changes in jack bean under mycorrhizal symbiosis growing in soil with increasing Cu concentrations. *Environmental and Experimental Botany*, 8(2): 198–207.

**Antoninka A, Reich P B and Johnson N C 2011** Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem. *New Phytologist*, 192(1): 200–214.

- Arriagada C A, Herrera M A y Ocampo J A 2007** Beneficial effect of saprobe and arbuscularmycorrhizal fungi on growth of *Eucalyptus globulus* co-cultured with *Glycine max* in soil contaminated with heavy metals. *Journal Environmental*, 84(1): 93–99.
- Atul-Nayyar A, Hamel C, Hanson K and Germida J 2009** The arbuscularmycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza*, 19(4): 239 -246.
- Azcón R, Perálvarez M C, Biró B, Roldán A y Ruíz J M 2009** Antioxidant activities and metal acquisition in mycorrhizal plants growing in a heavy-metal multicontaminated soil amended with treated lignocellulosicagrowaste. *Applied Soil Ecology*, 41(2): 168–177.
- Bago B, Pfeffer E and Shachar-Hill Y 2000** Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas. *Plant Physiology*,124(3): 949-958.
- Bago B, Zipfel W, Williams R M, Chamberland H and Lafontaine J G 1998** *In vivo* studies in the nuclear behavior of the arbuscularmycorrhizal fungus *Gigasporarosea* grown under axenic conditions. *Protoplasma*,203(1): 1-15.
- Barto E K, Weidenhamer J D, Cipollini D and Rillig M C 2012** Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication?. *Plant Science*,17(11): 633 – 637.
- Bécard G and Piché Y 1989** Fungal Growth Stimulation by CO<sub>2</sub> and Root Exudates in Vesicular-arbuscularMycorrhizal Symbiosis. *Applied Environmental Microbiology Journal*, 55(9):2320–2325.
- Besserer A, Puech V, Kiefer P, Gómez V and Jauneau A 2006** Strigolactones stimulate ArbuscularMycorrhizal Fungi by Activating Mitochondria. *Plos biology*, 4(7): 1240 – 1247.
- Bolan N S 1991** A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorous by plants. *Plant Soil*, 134(2): 187–207.
- Bonfante P and Genre A 2008** Plants and arbuscularmycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. *Review Article Trends in Plant Science* 13(9): 492-498.
- Bonfante P and Requena N 2011** Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscularmycorrhizal simbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 14(4): 451–457.
- Bonfante P 1984** Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. En Powell CL, Bagyaraj DJ. *VA Mycorrhizae*. CRC Press, Boca Raton, p. 5–33.
- Bouwmeester H J, Matusova R, Zhongkui S and Beale M H 2003** Secondary metabolite signalling in hot parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(4): 358- 364.
- Broadley M R, White P J, Hammond J P, Zelko I and Lux A 2007** Zinc in plants. *New Phytologist*,173(4): 677 - 702.
- Brown G, Corbett D C M, Hide G A and Webb R M 1974** Bromine residues in wheat crops grown in soil fumigated with methyl bromide. *Pesticide Science*,5(1): 25-29.
- Brundrett M, Bougler N, Dell B, Grove T and Malajczuk N 1996** Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian center for international Agricultural Research. Australia: Canberra p. 141 – 186.

- Bryla D R and Duniway J M 1997** Water uptake by safflower and wheat roots infected with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 136(4): 591- 601.
- Bucher M 2007** Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist*, 173(1): 11–26.
- Cavagnaro T R 2008** The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc under low soil zinc concentrations: a review. *Plant Soil*, 304(1): 315 - 325.
- Clark C A, Zobel R W and Zeto S K 1999** Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by of *Panicum virgatum* in acidic soil. *Mycorrhiza*, 9(3): 167-196.
- Cox G and Sanders F 1974** Ultrastructure of the host-fungus interface in a vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 73(5): 901–912.
- Egerton-Warburton L M, Querejeta J I and Allen M F 2007** Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany*, 58(6): 1473-1483.
- Entry J A, Rygielwicz P T, Watrud L S and Donnelly P K 2002** Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research* 7(1): 123 - 138.
- Finlay R D 2008** Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal Experimental Botany*, 59(5): 1115–1126.
- Friese C F and Allen M F 1991** The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia*, 83(5): 409–418.
- Gao Y, Li Y, Xiuxia Y, Haijun L, Shen Q and Gao S 2010** Ammonium nutrition increases water absorption in rice seedlings (*Oryza sativa* L.) under water stress. *Plant Soil*, 331(1): 193–201.
- Genre A, Chabaud M, Balzergue C, Puech-Page´s V, Novero M, Rey T, Fournier J, Rochange S, Becard G, Bonfante P, Barker D G 2013** Short-chain chitin oligomers from arbuscularmycorrhizal fungi trigger nuclear Ca<sub>2</sub><sup>+</sup> spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytologist*, 198(1):190-202.
- Genre A, Chabaud M, Timmers T, Bonfante P and Barkerb D 2005** Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *Medicago truncatula* Root Epidermal Cells before Infection. *Plant Cell*, 17(12): 3489-3499.
- Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M N, Van Tuinen D andRedecker D 2010** Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 20(8): 519–530.
- González G M, Azcón A C, Mooney M, Valderas A, MacDiarmid, Eide D J, Ferrol N 2005** Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Genetics Biology*, 42(2): 130–140.
- Groppa M and Benavides M 2008** Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, 34(1): 35 – 45.
- Groppa M, Tomaro M and Benavides M 2006** Polyamines and heavy metal stress: the antioxidant behavior of spermine in cadmium- and copper-treated wheat leaves. *BioMetals*, 20(2): 185 – 195.

**Gutjahr C and Parniske M 2013** Cell and developmental biology of the arbuscular mycorrhiza symbiosis. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 29: 593-617.

**Gutjahr C, Radovanovic D, Geoffroy J, Zhang Q, Siegler H, Chiapello M, Casieri L, Kyungsook A, Gynheung A, Guiderdoni E, Santhoshk C, Sundaresan V, Harrison M J and Paszkowski 2012** The half size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. Plant Journal, 69(5): 906-920.

**Gutjahr C 2014** Phytohormone signaling in arbuscular mycorrhizal development. Current Opinion in Plant Biology 20:26-34.

**Guzmán P R A, Ferrera R C and Etchevers J D 1988** *Leucaena leucocephala*, a plant of high mycorrhizal dependence in acid soils. Leucaena Research Reports, 9: 69-73.

**Habte M 1995** Soil acidity as a constraint to the application of vesicular-arbuscular mycorrhizal technology. In: Varma A, Hock B, Žeds, Mycorrhiza - Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology. Berlin: Springer – Verlag, p. 593 - 603.

**Hänsch R and Mendel R R 2009** Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). Current Opinion in Plant Biology, 12(3): 259-266.

**Harinikumar K M and Bagyarai D J 1995** Spread of vesicular arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in soil Department of Agricultural Microbiology, University of Agricultural Sciences, G.K.V.K. Campus Bangalore – India, p. 560 – 565.

**Harley J L and Smith S E 1983** Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press. London, p. 345 – 356.

**Harrison M J, Dewbre G R and Liu J A 2002** A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant cell, 14(10): 2413-2419.

**Harrison M J and van Buuren M A 1995** Phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. Nature, 378: 626-629.

**Harrison M J 2012** Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis. Current Opinion in Plant Biology, 15(6): 691-698.

**Harrison M J 2005** Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Annual Review Microbiology. 59: 19-42.

**Heidari M and Karami V 2014** Effects of different mycorrhiza species on grain yield, nutrient uptake and oil content of sunflower under water stress. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 13(1): 9-13.

**Ho I and Trappe J M 1975** Nitrate reducing capacity of two vesicular – arbuscular mycorrhizal fungi. Mycologia, 67(4): 886 – 888.

**Hodge A 2001** Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of but not plant nutrient capture from, glycine patches in soil. New Phytologist, 151(3): 725 - 734

**Hodge A, Robinson D and Fitter A 2000** Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? .Trend in plant Science, 5(7): 1360 – 1385.

**Horn R and Lebert M 1994** Soil compactability and compressibility. In: Soane, B. D. and van Ouwerkerk, C. (eds.). Soil compaction in crop production. Elsevier Science Publisher, The Netherlands, p. 45-70.

**INVAM 2013** International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi. General life cycle and the structures formed. West Virginia University. Obtenido 17 de Julio 2014 de <http://www.invam.caf.wvu.edu>

**Jaleel C A, Gopi R, Sankar B, Gomathinayagam M and Panneerselvam R 2008** Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *Comptes Rendus Biologies*, 331(1): 42–47.

**Javot H, Pumplin N and Harrison M J 2007** Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant Cell Environmental*, 30(3): 310–322.

**Kaldorf M, Schmelzer E and Bothe H 1998** Expression of maize and fungal nitrate reductase genes in arbuscular mycorrhiza. *Molecular plant Microbe Interaction Journal*, 11 (6): 439 - 448.

**Kaufmann M R and Levy Y 1976** Stomatal response of *Citrus jambhiri* to water stress and humidity. *Physiologia Plantarum*, 38(2): 105-108.

**Kim Y B, Kim S M, Kang M K, Kuzuyama T, Lee J K, Park S C, Shin S C, Kim S U 2009** Regulation of resin acid synthesis in *Pinus densiflora* by differential transcription of genes encoding multiple 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase and 1-hydroxy-2-methyl- 2-(E)-butenyl 4-diphosphate reductase genes. *Tree Physiology*, 29(5): 737–749.

**Kistner C, Winzer T, Pitzschke A, Mulder L, Sato S, Kaneko T, Tabata S, Sandal N, Stougaard J, Webb K J, Szczglowski K and Parniske M 2005** Seven *Lotus japonicus* genes required for transcriptional reprogramming of the root during fungal and bacterial symbiosis. *The Plant Cell*, 17(8): 2217–2229.

**Kogel K H 2008** Compatible Host–microbe Interactions: Mechanistic Studies Enabling Future Agronomical Solutions. *Journal of Plant Physiology*, 165(1): 1-8.

**Lambert D H, Baker D E and Cole H 1979** The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with Zinc, Copper, and other elements. *Soil Science Society of America*, 43(5): 976 – 980.

**Lei H, Haishui Y, Zhenxing Y, Jianjun T, Ligen X and Xin C 2014** Arbuscular mycorrhizal fungal phylogenetic groups differ in affecting host plants along heavy metal levels. *Journal of Environmental Sciences*, 26(10): 2034 – 2040.

**Leigh J, Hodge A and Fitter A H 2009** Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts nitrogen to their host plant from organic material. *New phytology*, 181(1): 199-207.

**Levy Y and Krikunt J 1980** Effect of vesicular – arbuscular mycorrhiza on *Citrus jambhiri* water relations. *New phytology*, 85(1): 25 – 31.

**Lin Y F and Aarts M G 2012** The molecular mechanism of zinc and cadmium stress response in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69 (19): 3187–3206.

**Maldonado E G M, Dewbre G R and Harrison M J 2001** Phosphate transporter gene from the extraradical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant Microbe Interactions Journal*, 14(10): 1140–1148.

- Marschner H and Dell B 1994** Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159(1): 89-102.
- Matsubara Y and Harada H 1996** Effect of constant and diurnally fluctuating temperatures on arbuscularmycorrhizal fungus infection and growth of infected asparagus (*Asparagus officinalis* L.) seedlings. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 65(3): 565 – 570.
- Mendoza L, Wilkens M and Urzua A 1997** Antimicrobial study of the resinous exudates and of diterpenoids and flavonoids isolated from some Chilean *Pseudognaphalium* (Asteraceae). *Journal of Ethnopharmacology*, 58(2):85-88.
- Ming T and Hui C 1999** Effects of arbuscularmycorrhizal fungi on alkaline phosphorus activities on *Hippophaerhamnoides* drought-resistance under water stress conditions. *Trees*, 14(3): 113 - 115.
- Miransari M, Bahrami H A, Rejali F and Malakouti MJ 2009** Effects of soil compaction and arbuscular mycorrhiza on corn (*Zea mays* L.) nutrient uptake. *Soil & Tillage Research*, 103(2): 282-290.
- Moreira H, Marques A P G C, Rangel A O S S and Castro P M L 2011** Heavy metal accumulation in plant species indigenous to a contaminated Portuguese site: prospects for phytoremediation. *Water Air Soil Pollution*, 221(1–4): 377–389.
- Mosse B 1972** Effects of different *Endogone* strains on the growth of *Paspalum notatum*. *Letters to Nature*, 229: 221 - 223.
- Nadal M and Paszkowski U 2013** Polyphony in the rhizosphere: presymbiotic communication in arbuscularmycorrhizal symbiosis. *Current Opinion Plant Biology*, 16(4): 473-479.
- Nagahashi G and Douds D D 2004** Isolated root caps, border cells, and mucilage from host roots stimulate hyphal branching of the arbuscularmycorrhizal fungus, *Gigasporagigantea*. *Mycological Research*, 108(9): 1079–1088.
- Oldroyd G and Downie J A 2006** Nuclear Calcium Changes at the Core of Symbiosis Signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(4): 351–357.
- Pacovsky R S 1986** Micronutrient uptake and distribution in mycorrhizal or phosphorus-fertilized soybeans. *Plant Soil*, 95(3): 379-388.
- Parniske M 2008** Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature reviews Microbiology*, 6: 763 – 775.
- Paszkowski U 2006** A journey through signaling in arbuscularmycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 172(1): 35 – 46.
- Perez T J, Correa A, Azcon A C and Ferrol N 2014** Transcriptional regulation of host NH<sup>+</sup> 4 transporters and GS/GOGAT pathway in arbuscularmycorrhizal rice roots *Plant Physiology and Biochemistry*, 75: 1 – 8.
- Powell C L 1979** Spread of mycorrhizal fungi through soil. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 22(2): 335 - 339.
- Prasad A, Kumar S, Khaliq A and Pandey A 2011** Heavy metals and arbuscularmycorrhizal (AM) fungi can alter the yield and chemical composition of volatile oil of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Biology and Fertility of Soils*, 47(8): 853–861.



- Prasad R 2010** Zinc biofortification of food grains in relation to food security and alleviation of Zinc malnutrition. *Research for development*,98(10): 1300 – 1304.
- Pumplin N and Harrison M J 2009** Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscularmycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology*, 151(2): 809 - 819.
- Querejeta J I, Egerton – Warburton L M and Allen M F 2003** Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia*, 134(1): 55–64.
- Reinhardt D 2007** Programming Good Relations-development of the ArbuscularMycorrhizalSymbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(1): 98-105.
- Requena N, Serrano E, Ocón A and Breuninger M 2007** Plant Signals and Fungal Perception During Arbuscular Mycorrhizae Establishment. *Phytochemistry*, 68(1): 33-40
- Richardson A E, Barea J M, McNeill A M and Prigent-Combaret C 2009** Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil*,321(1-2): 305–339.
- Rillig M C, Field C B and Allen M F 1999** Soil biota responses to long-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in two California annual grasslands. *Oecologia*, 119(4): 572–577.
- Ryan M H and Angus J F 2003** Arbuscular mycorrhizae in wheat and field pea crops on a low P soil: increased Zn-uptake but no increase in P-uptake or yield. *Plant Soil*, 250(2): 225–239.
- Saif S R 1983** Soil temperature, soil oxygen and growth of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Eupatorium odoratum* L. and development of *Glomus macrocarpus*. *AngewandteBotanik*, 57(1): 143 - 155.
- Schenck N C and Smith G S 1982** Responses of six species of vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi and their effects on soybean at four soil temperatures. *New Phytologist*, 92(2): 193 - 201.
- Shestivska V, Adam V, Prasek J, Macek T, Mackova T, Havel L, Dioyon V, Zchnalek J, Hubalek J and Kizek R 2011** Investigation of the antioxidant properties of metallothionein in transgenic tobacco plants using voltammetry at a carbon paste electrode. *International Journal of Electrochemical Science*,6: 2869–2883.
- Siciliano V, Genre A, Balestrini R, Cappellazzo G, de Wit PJGM, Bonfante P 2007** Transcriptome analysis of arbuscularmycorrhizal roots during development of the prepenetration apparatus. *Plant Physiology*, 144(3): 1455-1466.
- Smith G S and Roncadori R W 1986** Responses of three vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi at four soil temperatures and their effects on cotton growth. *New Phytologist*,104: 89 - 95.
- Smith S D and Read D J 2008** *Mycorrhizal Symbiosis*. 3a ed.Academic Press.New York, p. 199 -215.
- Smith S E and Gianinazzi-Pearson V 1988** Physiological Interactions Between Symbionts in Vesicular-arbuscular Mycorrhiza Plants. *Ann Rev. Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 39: 221-244.
- Sosa R T, Sánchez N J, Morales G E and Cortes C F 2006** Interacciones micorrizicasarbusculares *Thichiderma harzianum* (Moniliaceae) y efectos sobre el crecimiento de *Brachiaria decumbens* (Poaceae). *Acta biológica Colombiana*, 11(1): 45 – 54.

- Souza L A, Andrade S A L, Souza S C R and Schiavinato M A 2011** Arbuscular mycorrhiza confers Pb tolerance in *Calopogon iumucunoides*. *Acta Physiology Plant Journal*,34(2): 523–531.
- Subramanian K S and Charest C 1999** Acquisition of N by external hyphae of an arbuscularmycorrhizal fungus and its impact on physiological responses in maize under drought-stressed and well watered conditions. *Mycorrhiza*, 9(2): 69-75.
- Subramanian K S and Charest C 1997** Nutritional growth and reproductive responses on maize *Zea mays* L. to arbuscularmycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasselling. *Mycorrhiza*,7(1): 25-32.
- Sukarno N, Smith F A, Smith S E and Scott E S 1996** The effect of fungicides on vesicular- arbuscular mycorrhizal symbiosis. II. The effects on area of interface and efficiency of P uptake and transfer to plant. *New Phytologist*, 132(4): 583 - 592.
- Takeda N, Sato S, Asamizu E, Tabata S and Parniske M 2009** Apoplastic plant subtilases support arbuscular mycorrhiza development in *Lotus japonicus*. *Plant Journal*, 58(5): 766-777.
- Tienda P J, Correa A, Azcon A C and Ferrol N 2014** Transcriptional regulation of host NH<sub>4</sub><sup>+</sup> transporters and GS/GOGAT pathway in arbuscularmycorrhizal rice roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014; 75: 1-8.
- Tinker P B 1975** Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB, 1a ed. *Endomycorrhizas*. Academic Press, New York, p. 353- 371
- Toler H D, Morton J B and Cumming J R 2005** Growth and metal accumulation of mycorrhizal sorghum exposed to elevated copper and zinc. *Water, Air and Soil Pollution* 164(1-4): 155–172.
- Toth R and Miller R M 1984** Dynamics of arbuscule development and degeneration in a *Zea mays* mycorrhiza. *American Journal of Botany*, 71(4): 449–460
- Vaadia Y 1976** Plant hormones and water stress. *Philosophical Transaction of the Royal Society London*,273(927): 513 - 522.
- Van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A and Sander I R 1998** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity *Nature*, 396: 69–72.
- Van der Heijden M G A and Sanders I 2002** *Mycorrhizal Ecology*. *Ecological Studies* 157. Springer ed. London, p. 245 - 265.
- Vierheilig H and Pich Y 2006** Signalling in arbuscular mycorrhiza: facts and hypotheses. In: Buslig B, Manthey J *Flavonoids in cell function*. Kluwer, 1<sup>a</sup> ed. USA: New York, p 23–39.
- Vodnik D, Grcman H, Macek I, van Elteren J T and Kovacevic M 2008** The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Science of the Total Environment*, 392(1): 130 – 136.
- Wang F Y, Lin X G, Yin R and Wu L H 2006** Effects of arbuscularmycorrhizal inoculation on the growth of *Elsholtzia splendens* and *Zea mays* and the activities of phosphatase and urease in a multi-metal-contaminated soil under unsterilized conditions. *Applied Soil Ecology*, 31(1-2): 110–119.

**Wang F Y, Lin X G and Yin R 2007** Inoculation with arbuscularmycorrhizal fungus *Acaulosporamellea* decreases Cu phytoextraction by maize from Cu contaminated soil. *Pedobiologia*, 51(2): 99 – 109

**Wang W, Vinour B and Altman A 2003** Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1): 1–14.

**Yano K and Takaki M 2005** Mycorrhizal alleviation of acid soil stress in the sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Soil Biology y Biochemistry*, 37(8): 1569 -1572.

**Zhang F, Hamel C, Hormozdyark K and Smith D L 1995** Root-zone temperature and soybean (*Glycine max.* (L.) merr.) Vesicular-arbuscular mycorrhizae, development and interactions with the nitrogen fixing symbiosis. *Environmental and Experimental Botany*, 35(1): 287 - 298.

**Zhang H H, Tang M, Chen H, Zheng C L and Niu Z C 2010** Effect of inoculation with AM fungi on lead uptake, translocation and stress alleviation of *Zea mays* L. seedlings planting in soil with increasing lead concentrations. *European Journal of Soil Biology*, 46(5): 306–311.

*Received 20 March 2015; Accepted 14 August 2015; Published 1 September 2015*