



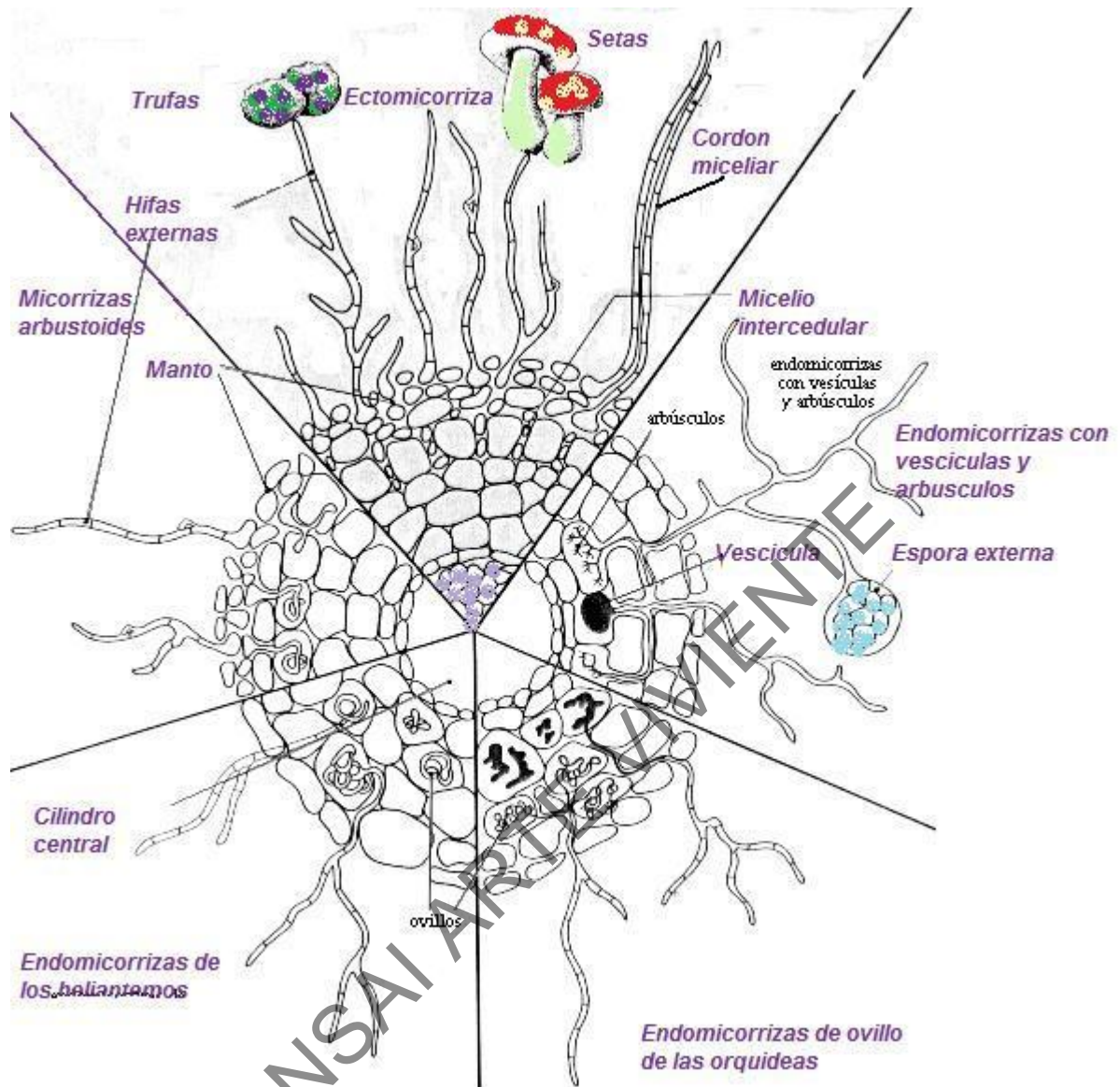
MICORRIZAS

Sobre un trabajo de la Dra. Adriana Hernández Dorrego

Mis apuntes de AULA de la Naturaleza

Y otros retazos de la Enciclopedia Universal Ilustrada

J.Carlos de la Concha 2.009



MICORRIZA

Se conoce con el nombre de micorriza a la asociación mutualista establecida entre las raíces de la mayoría de las plantas (tanto cultivadas como silvestres) y ciertos hongos del suelo

Esta palabra tan llamativa y de la que tanto se habla últimamente en Bonsái, no es más que la unión de un hongo y las raíces de casi todos los arboles

Proviene del griego y define una de las muchas simbiosis que existen en la naturaleza, todas espontaneas

Esta simbiosis es un fenómeno universal en los vegetales.

Entre el 90 y 95 % de las plantas superiores son contenedoras de micorrizas

En este caso es entre un hongo o micelio (mycos) y las raíces (rhizos) de una planta

En todas las asociaciones simbióticas los participantes de esta unión reciben beneficios

Como se ha dicho antes las micorrizas son órganos formados por la raíz de una planta y el micelio de un hongo. Funcionan como un sistema de absorción que se extiende por el suelo y es capaz de proporcionar agua y nutrientes (nitrógeno y fósforo principalmente) a la planta, y proteger las raíces contra algunas enfermedades. El hongo por su parte recibe de la planta azúcares provenientes de la fotosíntesis.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares pertenecen a la clase Zigomicetes y se caracterizan porque producen, a lo largo de su ciclo de vida, unas estructuras conocidas como arbuscúlos (en todos los casos) y vesículas (en la mayoría de ellos). Las vesículas son estructuras globosas e irregulares que actúan como órganos de reserva de lípidos. Los arbuscúlos son las estructuras responsables de la transferencia bidireccional de nutrientes entre los simbioses, realizada en la interfase planta-hongo producida a este nivel

Existen miles de especies de hongos micorrícicos que forman esta simbiosis con los árboles. La mayoría de las familias de plantas superiores de la Tierra forman micorrizas.

Esta simbiosis fue descubierta por el botánico alemán Frank en 1885, observando las raíces de algunos árboles forestales

En 1900 el francés Bernard puso de manifiesto su importancia basándose en los estudios realizados sobre las orquídeas

Al principio se suponía que esta unión era excepcional, pero con los estudios posteriormente realizados ahora se conoce, que prácticamente la totalidad de las plantas verdes, (con algunas excepciones), viven en simbiosis con hongos.

Y esto es así para musgos, helechos y fanerogamas

Después de las primeras investigaciones sobre los hongos encontrados en los árboles forestales, posteriormente en 1910 se empezaron ya a estudiar en los

árboles y plantas cultivadas , poco después de, son los trabajos Mosse en Inglaterra, 1955, cuando se empieza a reconocer la importancia y la generalidad de esta simbiosis.

Beneficios de los hongos micorrícicos

Para las plantas verdes

- Incrementan el área fisiológicamente activa en las raíces.
- Aumentan la captación de las plantas de agua y nutrientes como fósforo, nitrógeno, potasio y calcio del suelo
- Se reafirma tolerancia de las plantas a las temperaturas del suelo y acidez extrema causadas por la presencia de aluminio, magnesio y azufre.
- Proveen protección contra ciertos hongos patógenos y nematodos.
- Inducen relaciones hormonales que hacen que las raíces alimentadoras permanezcan fisiológicamente activas por periodos mayores que las raíces no micorrizadas.

Para el hongo: reciben principalmente carbohidratos y vitaminas desde las plantas.

El proceso de formación de la simbiosis comienza con la germinación de las esporas de resistencia en el suelo, cuando las condiciones ambientales de temperatura y humedad son favorables.

Tras la emisión del tubo o tubos germinativos, el micelio del hongo crece hasta encontrar una raíz hospedadora, donde forma entonces una estructura similar a un apresorio y penetra entre las células epidérmicas o a través de los pelos radicales. Después de la penetración comienza la colonización del tejido parenquimático de la raíz. En la capa interna de este tejido se forman los arbusculos, producidos por una ramificación masiva de la hifa después de penetrar la pared celular

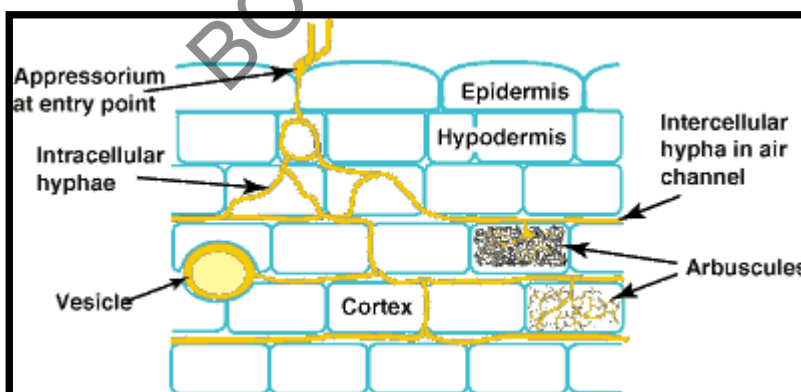
Cuando la infección interna está bien establecida, las hifas del hongo pueden crecer externamente desde la raíz de la planta hacia el suelo (micelio externo) y explorar un volumen de suelo inaccesible a las raíces; con ello la planta aumenta considerablemente su superficie de absorción, de 100 a 1000 veces (Gil, 1995), y por tanto su capacidad de captación de nutrientes y de agua.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares producen, normalmente, esporas a partir del micelio externo, y también en algunos casos, las forman en el interior de la raíz a partir de micelio interno. Las esporas de resistencia pueden permanecer inalteradas en el suelo por mucho tiempo, mientras que las hifas del hongo se colapsan tras una permanencia en suelo de 2 a 4 semanas si no encuentran una raíz hospedadora, (Bolan y Abbott, 1983).

Las micorrizas nunca sobrepasan la endodermis de la raíz, es decir, jamás contactan con los haces vasculares de la planta. Esto las diferencia de los hongos patógenos.

Según la relación entre el hongo micobionte y la planta, podemos clasificar las asociaciones entre estos como:

- Asociaciones endofíticas. Se trata de uniones no específicas entre plantas y hongos. Ni el hongo ni la planta dependen el uno del otro. Son ubicuas en todas las plantas y no representan ningún grado de compromiso.
- Asociaciones mutualistas equilibradas. Ambos miembros de la asociación liberan sustancias que son recursos limitantes para el otro simbiote. Las plantas suelen proporcionar carbohidratos y los hongos abastecen a la planta de nutrientes minerales de baja movilidad en el suelo, que son difíciles de captar por la planta.
- Asociaciones explotadoras. En este caso, existe una fina sincronización de la morfología y fisiología de determinados órganos de la planta para conseguir un mayor control sobre el hongo micobionte. Esto es una tendencia evolutiva que puede resultar en plantas mico-heterótrofas, sin clorofila y totalmente dependientes del hongo para abastecerse de nutrientes minerales y energía. El hongo, sin embargo, parece no beneficiarse de la asociación.



En las plantas micorrizadas se produce un aumento del contenido de agua, debido a un aumento de la conductividad hídrica de la planta o a una disminución de la resistencia al flujo de agua a través de ella.

También puede ser debido a una mayor absorción a través de la extensa red de hifas externas del hongo MA, extendidas más allá de la zona a la cual tiene acceso directo el sistema radical. La planta hace un mejor uso del agua y es capaz de recuperarse más rápidamente en caso de estrés hídrico

El efecto más importante que producen las MA en las plantas es un incremento en la absorción de nutrientes minerales del suelo, que se traduce en un mayor crecimiento y desarrollo de las mismas. La expansión del micelio externo del hongo por el suelo rizosférico es la causa principal de este efecto, permitiendo la captación de los nutrientes más allá de la zona de agotamiento que se crea alrededor de las raíces, por la propia absorción de la planta

TIPOS DE MICORRIZAS

Según estudios realizados en las regiones boreales y templadas existen unas 5.000 especies de hongos carpóforos (principalmente Basidiomycetes) en asociación con raíces de arboles forestales y así se establece uno de los tipos de micorrizas

En las selvas tropicales las raíces de los arboles frutales y de casi el resto de las plantas verdes, están asociados a hongos inferiores, microscópicos y que no producen carpóforos

Estos hongos, aunque presentes en casi todo el planeta, asociados con casi todas las plantas verdes, establecen otro tipo de micorrizas y no pertenecen más que a 6 géneros y alrededor de un centenar de especies

Se conocen 7 tipos de micorrizas distintos:

- **Ectomicorrizas (ECM),**
- **Endomicorrizas o Micorrizas vesículo-Arbusculares (VAM),**
- **Ectendomicorrizas,**
- **Arbutoides,**
- **Monotropoides,**
- **Ericoides y**
- **Orquidioides.**

Las micorrizas de tipo vesículo-arbuscular (VAM) son las más extendidas en el reino vegetal, luego les siguen las ectomicorrizas (ECM), que aparecen en ciertas familias de gimnospermas, Dicotiledóneas y un género de Monocotiledóneas. El resto de tipos de micorrizas quedan restringidos a familias de plantas específicas.

Ciertas familias de Angiospermas carecen de micorrizas en las raíces (NM), y existen también plantas que pueden o no poseer micorrizas (micorrizas facultativas).

Los hongos que actualmente forman micorrizas de tipo VAM pertenecen a un orden de zigomicetes, los Glomales, y a los géneros: Glomus, Acaulospora, Scutellospora, Gigaspora, Paraglomus y Archaeospora. Estos hongos son incapaces de crecer sin las plantas.

Las asociaciones de tipo VAM son poco específicas, es decir que una especie de hongo puede infectar a un gran número de especies vegetales. Son mucho menos sensibles a las agresiones externas que las ectomicorrizas, sus esporas germinan con facilidad alejadas de raíces vivas y pueden crecer considerablemente sin contacto con ninguna raíz, lo que les permite localizar a éstas.

La colonización del hongo se extiende por la epidermis y el parénquima cortical (nunca penetra en la endodermis ni en los tejidos vasculares y meristemáticos). En la capa interna del parénquima se forman los arbuscúlos, producidos por una ramificación masiva de la hifa después de penetrar la pared celular. La hifa ramificada se encuentra rodeada por la membrana plasmática de las células del parénquima cortical, siendo el espacio apoplástico producido entre la membrana plasmática y el hongo la zona de intercambio de nutrientes.

Las vesículas son estructuras globosas e irregulares que actúan como órganos de reserva de lípidos, y no siempre aparecen.

Hay dos tipos, los más comunes, extendidos y conocidos

- **ECTOMICORRIZAS**
- **ENDOMICORRIZAS**

En las ectomicorrizas el micelio invade la raíz sin entrar en el interior de las células, de aquí el nombre de ectomicorrizas.

En las endomicorrizas el micelio invade la raíz, inicialmente es intercelular, pero luego penetra en el interior de las células radicales, desde la rizodermis hasta las células corticales.

Cada tipo se distingue sobre la base de la relación de las hifas del hongo con las células radicales del hospedador.

ECM (ECTOMICORRIZAS)

Están ampliamente dispersas en la naturaleza y se estima que el 10% de la flora mundial presenta este tipo de asociación. Principalmente las familias Pinaceas, Betulaceas, Fagaceas, y también Ericaceas y algunas Myrtaceas, Junglandaceas y Salicaceas.

Los hongos que forman estas micorrizas son en general los conocidos hongos de sombrero, como "amanitas" y "boletos". Solo en Norte América son más de 2.000 especies, en su mayoría Basidiomycetes y algunos Ascomycetes ("trufas").

En la formación de este tipo de micorrizas participan al menos 6000 especies de Basidiomycetes (principalmente), y también Ascomycetes y Zigomicetes, pero su diversidad es poco conocida en regiones tropicales y del hemisferio Sur.

Las ectomicorrizas crecen en el exterior de las raíces formando una capa o manto que las envuelve, creciendo hacia el interior entre las células (apoplasto) formando un retículo que recibe el nombre de "red de Hartig".

Las ectomicorrizas en general son bastante específicas, lo que implica que una especie de hongo solo puede vivir con una o unas pocas especies de plantas. Normalmente, sobreviven solo durante cortos períodos de tiempo si no están sobre una raíz viva y además, aunque sus esporas pueden germinar (con dificultad) sin contacto con una raíz, su crecimiento es muy limitado y, si no encuentran enseguida una raíz, mueren.

Los hongos de este grupo son también específicos al medio (suelo, clima, etc...) y en general mucho más sensibles a las agresiones externas que las endomicorrizas.

VAN (ENDOMICORRIZAS)

El segundo tipo más extendido de micorrizas provoca pocos cambios en la estructura de la raíz. Generalmente no se observa un crecimiento denso de hifas en la superficie de la raíz, no hay un manto. Sin embargo hay una red micelial interna. El micelio penetra en la raíz, donde inicialmente es intercelular, pero luego penetra en el interior de las células radicales, desde la rizo dermis hasta las células corticales.

Una vez dentro de las células, forma minúsculas arborescencias muy ramificadas que se llaman arbuscúlos. Estos arbuscúlos son los que aseguran una gran superficie de contacto entre ambos simbios. Estos arbuscúlos tienen una vida efímera, de algunos días hasta algunas semanas, y siempre terminan por ser digeridos por la planta hospedadora.

También en el interior de la raíz se encuentran comúnmente vesículas, que son los órganos de reserva del hongo. Por la producción de estas vesículas y arbuscúlos, estas micorrizas reciben comúnmente el nombre de V-A.

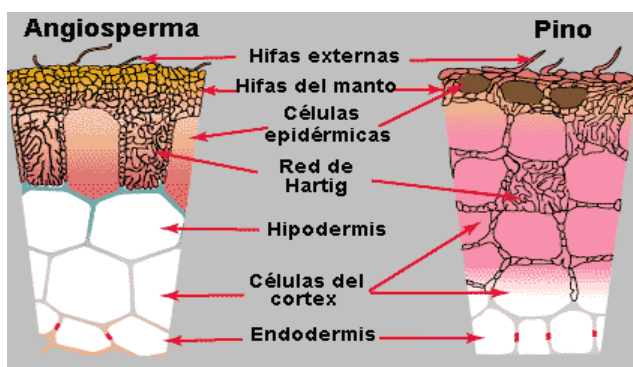
Este tipo de micorrizas es muy frecuente y está extendido en todo el planeta. Se la encuentra en la mayoría de los árboles de las zonas tropicales y algunos árboles de bosques templados, como el arce y el fresno, y algunas coníferas como la araucaria.

La mayoría de las plantas arbustivas y herbáceas poseen este tipo de asociación, y casi la totalidad de las plantas cultivadas, con la excepción de las crucíferas y las quenopodiáceas.

Estos hongos inferiores que forman endomicorrizas V-A pertenecen a un solo grupo, las Glomales (Zygomycetes), con seis géneros y un centenar de especies distribuidas en todos los continentes.

Estos hongos son estrictamente simbióticos, y no pueden ser cultivados en cultivo puro, o sea en ausencia de su hospedador, contrariamente a los hongos ectomicorrícicos.

OTROS TIPOS DE MICORRIZAS



En las orquídeas hay también endomicorrizas orquidioides, llamadas de ovillo, y tal vez representan el tercer tipo más importante de micorrizas, ya que estas plantas son muy dependientes en estado juvenil, del protocormo, de estos sus hongos simbios. Una vez que la planta crece y fotosintetiza, generalmente se independiza del hongo.

- **Ectendomicorrizas**, donde se puede apreciar la formación de un manto, junto con la penetración de hifas a las células.
- **Ericoides**, son las más sencillas, con raíces muy simples e hifas penetrando en las células para formar ovillos.
- **Arbutoides**, donde también tenemos un manto externo junto con hifas que penetran a las células para formar rulos.
- **Monotropoides**, diferenciada apenas por la forma de penetración de las hifas a las células radicales.

El primer tipo se caracteriza por una modificación morfológica de la raíz que pierde sus pelos absorbentes y generalmente los extremos se ramifican profusamente y se acortan ensanchando

El extremo de una raíz ectomicorrizada típicamente está cubierta por un manto de hifas, como una vaina, que puede ser desde una capa floja hasta pseudo-parenquimática. Desde este manto se extiende una red de hifas entre las primeras capas de células de la corteza radical y rara vez llegan hasta la endodermis, pero sin entrar en el interior de las células, de aquí el nombre de ectomicorrizas. Esta red se llama "red de Hartig", donde las hifas también pueden tener muy variadas formas. Desde el manto hacia afuera se extiende la red miceliar, incluso llegando a formar cordones especializados en la conducción de sustancias.

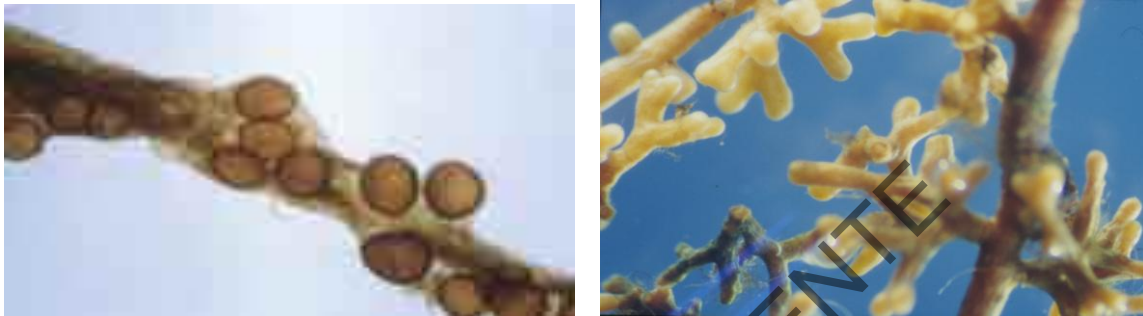
El origen de los hongos micobiontes.

Los hongos que forman micorrizas VAM (orden Glomales, dentro de los zigomicetes) se consideran los más primitivos, debido a la simplicidad relativa de sus esporas, la falta de reproducción sexual y a que hay muy pocas especies, pero se asocian con las raíces de una gran diversidad de plantas, los rizomas y gametofitos de los helechos, y también establecen relación con hepáticas tales como las Metzgeriales y las Marchantiales.

Las simbiosis de tipo VAM están muy extendidas en la flora terrestre, lo que nos sugiere que este carácter debe ser ancestral en las plantas. La antigüedad de estos hongos ha sido estudiada mediante análisis filogenéticos basados en los datos obtenidos de la secuenciación del DNA de los taxones vivos. Se trata de uno de los grupos más antiguos de hongos verdaderos.

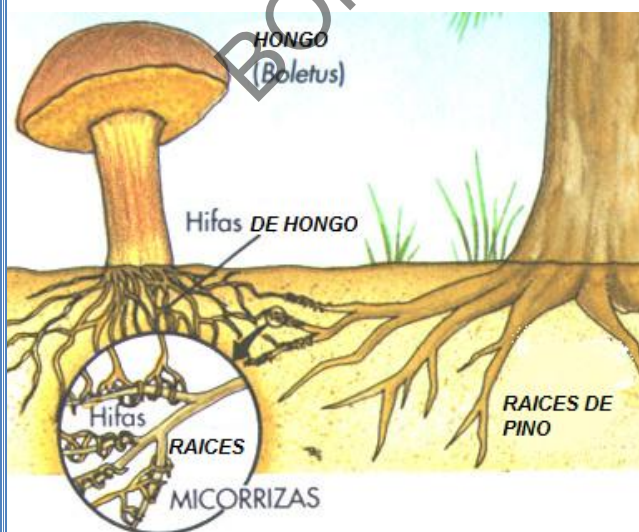
Existen hifas y vesículas en fósiles de la flora de Rhynie Chert. Un reciente examen de los rizomas de *Aglaophyton* (=Rhynia) mayor, un fósil catalogado por muchos autores como un ancestro de las plantas vasculares, mostraba arbuscúlos perfectamente preservados. Esto explicaría cómo suplía *Aglaophyton* las exigencias nutricionales que no podía abastecer con sus vastos rizomas.

Los Glomales se diversificaron durante el Paleozoico y el Mesozoico, pero la relación con la evolución de la flora terrestre es poco conocida.



Para la formación de las micorrizas, las primeras plantas tuvieron que contactar necesariamente en algún momento con los antepasados de los hongos micobiontes. Los diferentes tipos de hongos que habitaban ya el medio terrestre y que pudieron ser los primeros colonizadores de las plantas eran de tipo saprófitos, parasíticos o de la superficie del suelo. Los candidatos más probables son los saprófitos, ya que poseen las enzimas que se requieren para penetrar las paredes de las células vegetales.

Muchas de las características de los hongos micobiontes, requeridas para la asociación efectiva con plantas podrían haber aparecido en asociaciones anteriores con cianobacterias.



A pesar de que la mayoría de grupos avanzados, como las hierbas, retuvieron las primitivas micorrizas VAM, otras plantas se asociaron con hongos septados.

Numerosos árboles y algunos arbustos (Gimnospermas, Gnetales y Angiospermas) forman un tipo especial de micorrizas (ectomicorrizas o ECM) con hongos septados.

Los hongos formadores de ectomicorrizas (ECM) – Basidiomicetes y, en menor proporción, Ascomicetes y zigomicetes- son posteriores a los formadores de VAM. Como ya hemos dicho, se trata de hongos

septados que, en muchas ocasiones, producen fructificaciones epigeas (setas), hipogeas (trufas) o en forma de costra. También hay casos estériles, que no producen ningún tipo de fructificación (*Cenococcum geophilum*) o cuya fructificación es muy infrecuente.

Los fósiles con ectomicorrizas más antiguos que se conocen se encontraron en raíces de *Pinnus* del Eoceno, lo que demuestra que este tipo de micorrizas ya estaba establecido hace, al menos, 50 millones de años. Se cree que las ectomicorrizas desplazaron las micorrizas VAM conforme fueron emergiendo. Sin embargo, hoy en día coexisten ambos tipos de micorrizas en las raíces de algunos grupos de angiospermas (como *Salicaceae* o *Myrtaceae*) y gimnospermas.

El origen polifilético de las ectomicorrizas implica una gran diversidad funcional en estos hongos: algunos utilizan N inorgánico, otros usan fuentes orgánicas, y lo mismo con el fósforo; algunos son capaces de degradar la roca o adquirir nutrientes de otros componentes del suelo, etc. La habilidad de poder utilizar sustancias como el N o el P en sus formas orgánicas, es probable que sea una reminiscencia de su pasado saprófito.

Por las peculiaridades metabólicas antes comentadas, estas ectomicorrizas permiten la colonización de suelos donde se acumula materia orgánica, por ejemplo, en zonas templadas y boreales.

El hecho de que haya ciertos géneros de hongos asociados a especies concretas de árboles es una clara evidencia de la coevolución hongo-planta. Es curioso que en las zonas donde abundan los hongos productores de cuerpos fructíferos hipogeos, coinciden con zonas donde abundan los depredadores micófagos. Estos hongos no se conocen en la naturaleza en ausencia de las plantas hospedadoras.

Además de las asociaciones VAM y ECM, existen otros tipos de asociaciones con hongos septados, que afectan a taxones más restringidos y que cabe mencionar. Determinados grupos de Ascomicetes forman endo- o ectendomicorrizas únicamente con miembros de las familias *Ericaceae* y *Epacridaceae* (micorrizas ericoides). Estas asociaciones permiten la utilización de materia orgánica muerta y la colonización de suelos donde nitrógeno y fósforo están poco o nada mineralizados.

Las orquídeas verdes establecen asociaciones micorrícicas con hongos (Basidiomicetes) del suelo, que se creen imprescindibles para la germinación de las semillas y para el crecimiento correcto de los adultos. Las micorrizas con orquídeas son intracelulares y las hifas adquieren una forma rizada característica. No parece que las orquídeas aporten beneficio alguno a los hongos; es más, éstos parecen crecer igual de bien con y sin la planta hospedadora.

Muchas orquídeas poseen asociaciones con especies de hongos que varían según la zona geográfica. Según parece, los hongos que se asocian con orquídeas son, en realidad de un grupo “cajón desastre”, con muchos orígenes diferentes y en la actualidad, las orquídeas parecen seguir reclutando nuevos linajes de hongos.

Existen otras asociaciones muy especializadas, como las que se establecen entre las plantas árticas y de las zonas altas de los Alpes, que forman micorrizas, muy a menudo los denominados “hongos septados oscuros”.

Tras todos estos ejemplos de asociaciones simbióticas hongo-planta, es necesario mencionar que no todas las plantas establecen este tipo de relaciones. proximadamente del 10% de las plantas, incluyendo familias enteras de angiospermas (por ejemplo: Joncaceae, Chenopodiaceae y Brassicaceae), son no micorrícicas, y compensan esta falta con estructuras radiculares muy especializadas.

Encontramos especies no micorrícicas en lugares perturbados, sin inóculos de micorrizas, o también en hábitats húmedos o acuáticos (el acceso a los nutrientes minerales es más fácil y la difusión del oxígeno limita el crecimiento de los hongos).

Los musgos son el único taxón de alto rango dentro de las plantas donde faltan por completo las asociaciones con hongos. Su escasa diferenciación anatómica y morfológica, junto con su forma de vida poikilohidra son una reminiscencia de las algas terrestres de vida libre. Esta tolerancia al estrés nutricional es una estrategia exitosa tan solo en unos pocas condiciones, pero no en todas.

La coevolución entre hongos micobiontes y plantas.

La secuencia de acontecimientos que se proponen para explicar el origen de las asociaciones micorrícicas poseen un gran componente teórico, debido al escasa información sobre estos reflejada en el registro fósil.

La evolución de las micorrizas puede deducirse, de alguna manera, contrastando el tipo de asociación planta-hongo más antigua (VAM) con otras asociaciones de aparición más reciente. Las tendencias evolutivas observadas son:

- El incremento del control de la asociación por la planta hospedadora, aumentando la complejidad de la zona de intercambio de materiales entre los dos componentes de la micorriza.

- Aumento de la especificidad del hongo por la planta y por el hábitat.
- Las micorrizas facultativas (plantas no dependientes de hongos), y las micorrizas explotadoras (plantas muy o totalmente dependientes de los hongos), ocuparían los polos opuestos del continuo evolutivo, situándose las asociaciones mutualistas equilibradas en el centro.

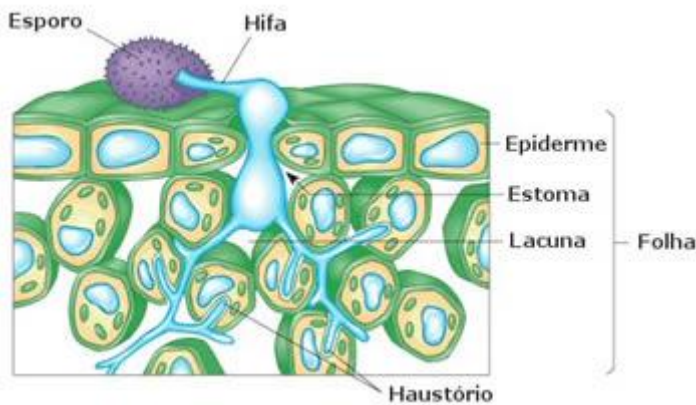
Por lo tanto, cabe esperar que a lo largo de la evolución de las micorrizas se dé el aumento de los niveles de compromiso planta-micobionte y se incremente también la especialización hongo-hospedador. En la siguiente figura se ilustran los diferentes pasos en el continuo evolutivo para la formación de los tipos de asociaciones actuales:

Asociaciones endofíticas. Los hongos endofíticos son ubicuos en las plantas y son la fuente más probable de generación de nuevas asociaciones entre plantas y hongos. Todo empezaría como asociaciones casuales, donde tanto la planta como el hongo pueden crecer sin problemas de forma aislada. Los hongos endofíticos podrían beneficiarse de la ocupación de la planta porque:

- tendrían un buen acceso a exudados ricos en azúcares de la propia planta,
- tendrían un acceso privilegiado a los componentes orgánicos de la planta tras la muerte de ésta,
- se suprimirían las relaciones de competitividad, predación y parasitismo con otros organismos del suelo (Durante el Paleozóico existían ya especies de hongos mico parásitos similares a los que atacan actualmente a los hongos formadores de VAM. Por lo tanto, cabe esperar que se estableciese una presión de selección favorable para los hongos endofíticos, que se librasen del mico parasitismo creciendo en el interior de órganos de la planta).

Los primeros endófitos, por tanto, proporcionarían a la planta pocos o ningún beneficio, pero la selección natural favorecería la combinación planta-hongo por las causas explicadas anteriormente. Estos endófitos quedarían restringidos a espacios intercelulares en los tejidos de las plantas.

Existen fósiles del Paleozoico con hongos parasíticos (de plantas) , por lo que es probable que los primeros beneficios que aportarían los hongos endófitos a las plantas fueran de defensa contra hongos fitopatógenos. Las relaciones



antagónicas entre hongos parásitos y endófitos son comunes en la actualidad y son el principal beneficio para las plantas en algunas circunstancias.

Las primeras plantas terrestres crecerían a plena luz del sol, produciendo un exceso de compuestos orgánicos que

acumularían como almidón y que también irían a parar al suelo a través de escapes, en forma de exudados. Además serían estructuralmente débiles y precisarían de una gran permeabilidad para la adquisición de nutrientes a través de toda su superficie.

El primer paso para la evolución desde hongos endófitos a hongos micobiontes sería el incremento de la eficiencia en la absorción de alimento producido por las plantas, lo que conduciría en algunos casos, a la dependencia total del hongo a la planta para la adquisición de energía.

En la fase endofítica de la evolución, los beneficios para la planta serían limitados, por lo que es improbable que las plantas mostraran presiones de selección para ser mejores hábitats para los hongos.

Asociaciones mutualistas equilibradas.

Como ya hemos comentado anteriormente, las primeras plantas terrestres sintetizarían gran cantidad de compuestos ricos en carbono que acumularían como almidón y que liberarían al suelo como exudados. Sin embargo, es probable que estas plantas tuvieran más limitado el acceso a los nutrientes minerales, porque sus vastos rizomas no serían eficientes en la absorción de estos. Es muy probable que las primeras plantas terrestres crecieran en suelos no más fértiles que los que conocemos en la actualidad. La disponibilidad de nutrientes sería también mucho más baja en los suelos secos del medio terrestre, en relación con los medios acuáticos donde evolucionaron las plantas en primer lugar.

Los hongos, que ocuparon los suelos mucho antes que las plantas (muy probablemente huyendo del parasitismo), habrían adquirido en el transcurso de la evolución estrategias eficientes para la búsqueda y absorción de nutrientes minerales en el suelo. Algunas de las estrategias que poseen las actuales micorrizas incluyen la amplia capacidad de dispersión a través de los substratos, respuestas eficientes a fuentes temporales y localizadas de nutrientes, competencia con otros organismos del suelo y producción de enzimas para liberar

nutrientes orgánicos. Probablemente, los hongos del suelo, acumulaban cantidades de nutrientes minerales más amplias de las que requerían para su uso inmediato, para utilizarlas como reservas, para prevenir futuros contratiempos.

Es posible que las primeras micorrizas se formaran entre el hongo Geosiphon y las cianobacterias, obteniendo de éstas el nitrógeno que requerían.

Los primeros procesos de intercambio, que probablemente empezaron en una zona difusa de la planta, donde ciertas células del hongo endiofítico se volvieron más permeables. En un principio, estas células permeables supondrían fugas de sustancias del propio hongo, pero no habría presiones de selección para evitarlas si las sustancias que se escapaban no eran limitantes (estaban en exceso). No obstante, es probable que se dieran fuertes presiones de selección para la toma de sustancias limitantes. Cambios a lo largo de la evolución en las funciones de membrana y en la estructura de las paredes celulares, tanto del hongo como de la planta, resultarían en lo que hoy conocemos como la interfaz de intercambio típica de las asociaciones micorrícicas actuales.

Las asociaciones entre fico y micobionte han sincronizado su actividad metabólica en las células de la interfaz, de manera que actúan rápidamente, durante un tiempo limitado y luego, los procesos de intercambio cesan. Este periodo limitado de funcionamiento podría haber evolucionado como un mecanismo de seguridad, para evitar pérdidas innecesarias de energía, cuando la asociación no aporta beneficios. Sin embargo, esto supone la necesidad imperante para las plantas de renovar constantemente los órganos, para seguir recibiendo beneficios de las micorrizas. Las asociaciones equilibradas ocurren en órganos de la planta que han evolucionado, en parte, como hábitats especializados para el hongo, incrementando la eficiencia de los intercambios y/o limitando la extensión de las asociaciones micorrícicas.

Los mecanismos de reconocimiento para distinguir los hongos beneficiosos (micobiontes) de patógenos dañinos habrían aparecido rápido, en los inicios de la evolución de las asociaciones equilibradas. Investigaciones con mutantes no micorrícicos (NM), ha identificado estadios clave en los procesos de colonización, donde el reconocimiento del hongo por parte de la planta es necesario para la formación de la micorriza. El reconocimiento de la raíz por parte del hongo parece ser menos precisa, ya que hongos micorrícicos intentan penetrar muchas veces en raíces no hospedadoras y otros órganos de la planta.

La digestión o colapso de las hifas es un carácter consistente de las asociaciones de tipo VAM y con orquídeas, pero su significado no está muy claro. Este proceso está controlado por la célula hospedadora, pero puede ser impulsado por las células del hongo. Tal vez, este rasgo evolucionó como un mecanismo de defensa contra hongos patógenos, ya que se han encontrado diferentes enzimas inducidas en las células de la raíz por hongos micobiontes y patogénicos. La

digestión de las hifas no parece ser indispensable para la transferencia de nutrientes en las asociaciones equilibradas, aunque sí parece serlo en las relaciones explotadoras. Es posible también que las primeras asociaciones planta-hongo se basaran en la digestión del hongo, antes de que evolucionaran los procesos de intercambio. Sin embargo, la capacidad de digerir las hifas tiene otra consecuencia más importante, ya que permite la re invasión de una misma célula hospedadora por nuevas hifas, lo que incrementa la vida de las asociaciones.

Por lo tanto, los hongos micobiontes se habrían convertido a lo largo de la evolución en asociados especializados, con una capacidad reducida para el crecimiento independiente y con dependencia total del huésped para conseguir la energía. A su vez, las micorrizas supondrían para la planta la principal fuente de nutrientes minerales.

Asociaciones explotadoras. La llegada a esta fase en la evolución de las micorrizas implicaría el desarrollo de mecanismos en la planta para alcanzar el control total del hongo micobionte. En la actualidad existen plantas sin clorofila, totalmente dependientes del hongo para conseguir energía y nutrientes minerales.

Evolución de las raíces.

Muchos botánicos opinan que raíces y tallos son órganos totalmente separados, aunque hay que mencionar que hay plantas que aparentemente presentan órganos intermedios, que pueden ocurrir interconversiones raíz-tallo y que raíz y tallo comparten muchos procesos durante el desarrollo.

Es probable que las raíces evolucionaran a partir de los tallos subterráneos (rizomas) de las plantas. Según se cree, todo comenzaría con raíces vastas que poseían ramificaciones dicótomas (como ocurre en *Selaginella*), progresando hacia raíces con ramificaciones más organizadas (helechos como *Equisetum*), luego aparecerían las raíces de las gimnospermas, que poseerían esbozos de capas de células, y se finalizaría en la evolución con las raíces de las angiospermas, que poseen capas de células organizadas y ramificaciones complejas. Sin embargo, no podemos estar seguros de si hay un único antecesor de las plantas con raíces o en qué linaje aparecieron las raíces por primera vez.

Las raíces de las plantas vasculares primitivas aún vivientes, tales como *Isoetes*, *Lycopodium* y *Selaginella*, son muy parecidas a las raíces típicas de las angiospermas, aunque hay casos, como *Lycopodium*, que carece de endodermis, y cabe señalar que solo *Selaginella* posee una banda de Caspary en la exodermis.

Los primeros fósiles de algo que podrían ser raíces son de principios del Devónico, pero puede tratarse de estructuras intermedias, ya que carecen de

caliptra. Por lo visto, las raíces verdaderas aparecieron por primera vez en muchos linajes de plantas (líquenes y lycopodios) a mediados del Devónico, durante un periodo de rápida diversificación y aumento en la complejidad de las plantas. El estado micorrícico de estas estructuras es desconocido.

Cuando las plantas colonizaron el medio terrestre, fueron sometidas a una fuerte presión de selección que condujo al aumento de la superficie de sus sistemas de absorción para adquirir los nutrientes minerales limitantes del suelo, en paralelo con el incremento de los órganos fotosintéticos.

La evolución de las raíces muy probablemente empezó por diferenciación de tallos subterráneos (rizomas) en dos tipos especializados de estructuras:

- Tallos gruesos perennes que soportaban las estructuras que se alzaban sobre la superficie del suelo, propagaban la planta, servían como órganos de reserva y formaban conductos para la distribución del agua y los nutrientes.
- Tallos finos, largos y absorbentes, que albergaban los hongos micobiontes y explotaban un volumen mayor de suelo. Estos tallos serían reemplazados más a menudo que los tallos gruesos debido a estreses de tipo ambiental.

Los dos tipos de tallos subterráneos habrían continuado divergiendo, debido a las presiones de selección descritas arriba, adquiriéndose fenologías, patrones y estructuras diferentes, de manera separada. La máxima diferenciación ocurriría en los tallos finos.

Las modificaciones evolutivas de los tallos gruesos incluirían caracteres de protección que reducirían la permeabilidad y que excluirían a los hongos. Los pelos radicales evolucionaron, probablemente, a partir de los rizoides de las primeras plantas, para incrementar el contacto con el suelo.

La teoría de la formación gradual de las raíces a partir de tallos se apoya en que comparten muchos de los mecanismos genéticos que participan en su formación.

Se han propuesto otras teorías, como que las raíces se originaron a partir de infecciones con *Agrobacterium*, pero esto es altamente improbable, debido a que dichas infecciones solo podrían aportar una pequeña cantidad de todos los genes que participan en la formación de las raíces.

Las raíces han continuado evolucionando hasta adquirir órdenes de jerarquía en las ramificaciones, siendo cada ramificación derivada de la anterior más fina y difusa. Esta heterogeneidad estructural culmina en un orden de finas

raíces laterales cuya finalidad es la exploración del suelo en sus tres dimensiones. Estas raíces están mayormente desarrolladas en las Angiospermas con raíces sin micorrizas (NM). Las raíces laterales de bajo orden tendrían función de sujeción mecánica, producción de raíces más finas y transporte. Las etapas probables en la evolución de las raíces a partir de rizomas son:

- Rizomas subterráneos con dos morfologías evolucionarían en respuesta al conflicto entre la optimización del diseño para la toma de nutrientes, la formación de micorrizas, soporte mecánico y supervivencia.
- Algunos tallos se volverían largos y estrechos para incrementar la capacidad abortiva y el contacto con el suelo. Estos crecerían rápido y presentarían fenología diferente al resto.
- Otros rizomas continuarían siendo gruesos, y evolucionarían adquiriendo caracteres de protección que limitarían la permeabilidad y facilitarían la supervivencia a largo plazo en el suelo.
- La formación de micorrizas quedaría restringida a los rizomas estrechos, los cuales crecerían cuando el hongo fuera activo, y podrían ser renovados cuando ello se requiriera, para proveer de suficientes hábitats para el hongo y que estos aseguraran el abastecimiento de los nutrientes minerales necesarios para el crecimiento de la planta.

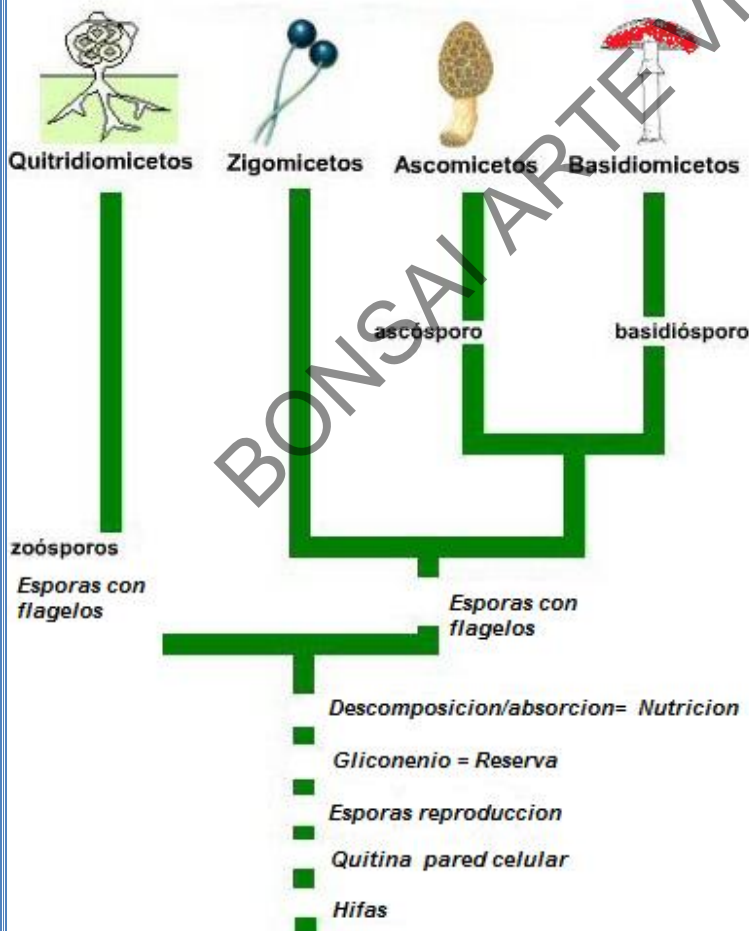
La raíz como hábitat para los hongos.

Cada tipo de micorriza se asocia con un tipo característico de sistema radicular. Las raíces vastas de lento crecimiento y larga vida y relativamente gruesas son típicas de plantas que poseen asociaciones de tipo VAM obligadas, y son las más comunes en el reino de las plantas. Las plantas que poseen micorrizas facultativas desarrollan sistemas radiculares más finos y activos que en el caso anterior, es decir, sacrifican parte del volumen del córtex para conseguir una mayor capacidad de exploración del suelo. Estas plantas han canjeado la "calidad" de las asociaciones micorrícicas por la capacidad de crecer en ausencia de dichas asociaciones en suelos fértiles; pero aún son capaces de beneficiarse de estas asociaciones, aunque de manera menos eficientes, para habitar suelos infértiles. Los hongos tienen que gastar más energía para formar asociaciones en estos sistemas radiculares tan difusos, porque hay demasiados puntos de entrada en relación con el poco espacio que hay para albergar las hifas del hongo. Por lo tanto, la evolución de las raíces de las plantas que forman micorrizas estará constreñida a la necesidad de formar asociaciones eficientes.

Las primeras plantas terrestres, probablemente tuvieron pocas habilidades para controlar las asociaciones con los hongos. Las raíces permitirían a las plantas ejercer un mayor control sobre dichos hongos, porque los ubicarían en capas de células concretas y podrían controlar también la duración de la asociación y también la extensión del hongo, regulando el crecimiento radicular.

Las fuerzas de selección condujeron la evolución de las raíces a lo largo del tiempo habrían surgido, en un principio, por las mismas propiedades del suelo, y habrían empezado a actuar sobre las plantas cuando estas emergieron del agua. Algunas de las fuerzas que actuarían sobre las primeras plantas terrestres serían la inmovilidad de ciertos nutrientes en el suelo, la sequedad y la impedancia mecánica. En muchas ocasiones, las soluciones para solventar los contratiempos aportados por el medio terrestre implicarían caminos evolutivos contradictorios en la estructura, morfología y fisiología de las raíces. Por ejemplo, una raíz optimizada para la captación de nutrientes mediante las micorrizas será muy diferente de una raíz optimizada para la toma de agua o para el sostén de la planta.

Por este motivo, en la naturaleza encontramos una gran variedad de



modelos de sistemas radiculares, que se adecuan a las necesidades de la planta en base al clima, tipo de suelo, etc., en los que han evolucionado. Muchos autores opinan que las raíces han evolucionado como órganos-hogar para los hongos micobiontes. Un claro ejemplo que podría corroborar esto lo encontramos en el córtex de la raíz. Se sabe que sus funciones son de almacenaje y transporte de solutos y agua al cilindro central de haces vasculares. No obstante, se sabe también que esta capa de células solo tiene un papel activo

cuando se encuentra micorrizada. Salvo pocas excepciones, las micorrizas siempre se forman en zonas vivas del córtex o la epidermis. Se sabe que las funciones del

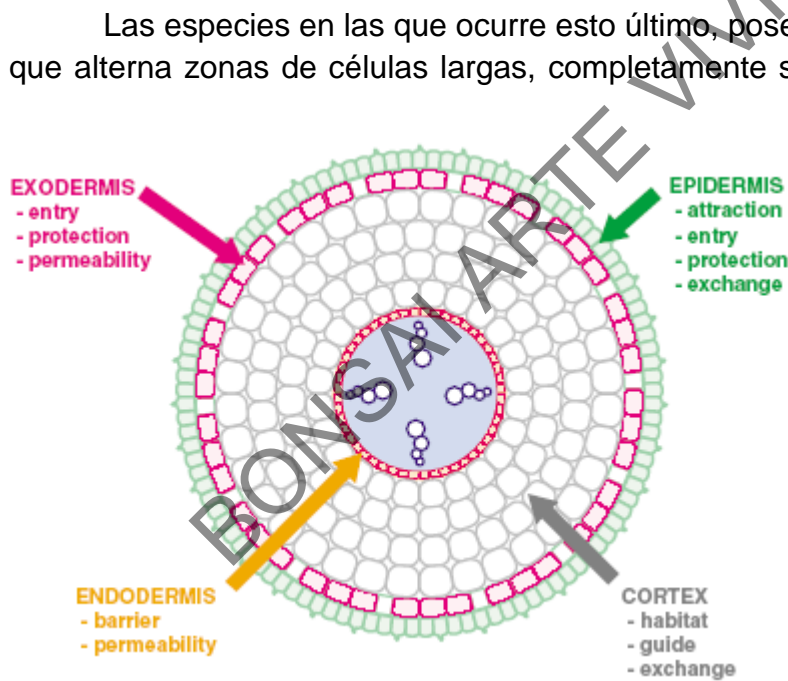
córtex son de almacenaje y sostén, pero estas actividades requieren menos volumen. Se cree que el volumen es mayor de lo que se requiere, justamente porque perder volumen significa perder capacidad de formar micorrizas eficientes.

Los hongos VAM son atraídos por las raíces jóvenes de las plantas hospedadoras, siguiendo exudados solubles o volátiles que incluyen metabolitos secundarios como los flavonoides, emitidos por la propia raíz. La penetración inicial del aparato radicular ocurre durante la fase del desarrollo en que aún se está formando la exodermis (esto hace pensar que los compuestos fenólicos que atraen a los hongos micobiontes están implicados en la síntesis de la suberina). Estas señales no son esenciales, ya que la colonización de raíces sin exodermis ocurre igualmente.

Las micorrizas vesículo-arbusculares se inician cerca del ápice. Son las células de la exodermis suberizadas quienes controlan la entrada del hongo en la raíz. Esta ocurre cuando aún no ha finalizado el proceso de suberización o cuando la exodermis ya está formada, a través de unas “células pasaje” especializadas.

Las especies en las que ocurre esto último, poseen una exodermis dimórfica, que alterna zonas de células largas, completamente suberizadas y células cortas,

con acumulaciones de suberina tan solo en las paredes radiales (células pasaje).



El córtex, por tanto, es el lugar de crecimiento de las hifas del hongo, por los espacios intercelulares o el aerénquima (se forma en raíces que se encuentran en suelos encharcados), y es el lugar donde se producen

los procesos de intercambio de sustancias entre la planta y el hongo, en las estructuras denominadas arbusculos.

El espacio apoplástico del córtex de las raíces con VAM está delimitado por la endodermis y la exodermis, quienes probablemente controlan el transporte de solutos en la zona de intercambio de la micorriza y limitan los exudados de la raíz a un espacio confinado, lo que facilita al hongo la adquisición de los recursos facilitados por la planta.

La exodermis ayuda también en la protección de los hongos inactivos de la raíz, que sirven como futuros inóculos. La endodermis delimita la expansión del hongo, aunque no actúa como barrera física, ya que aún no se ha producido la suberificación cuando el hongo penetra en la raíz. Además, el hongo penetra fácilmente a través de las células pasaje de la exodermis, con unas deposiciones de suberina semejantes a las de la banda de Caspary de la endodermis. Parece, pues, que la endodermis actúa más bien como barrera química, ya que a este nivel se producen cambios abruptos en la concentración de solutos y de gases disueltos, que parecen frenar el crecimiento del hongo en esta dirección.

Algunas plantas con finos sistemas radiculares han adquirido la capacidad de excluir los hongos micorrícicos de la raíz, originando ramas filogenéticas no micorrícicas. Estas raíces poseen el mayor grado de complejidad de todos los tipos existentes; así mismo, son capaces de sintetizar y excretar gran variedad de sustancias entre las que aparecen potentes fungicidas.

Algunas plantas sin micorrizas han adquirido unos sistemas radiculares especiales, denominados “en clúster”, los cuales secretan compuestos orgánicos al medio para modificar el pH de la rizosfera y facilitar así la movilización de determinados nutrientes.

Las plantas sin micorrizas son capaces de excluir de sus raíces hongos glomales, emitiendo a la rizosfera factores inhibidores de la germinación de las esporas, del crecimiento de las hifas y de la formación del apresorio que utilizan los hongos VAM.



La divergencia estructural y química de las plantas sin micorrizas sugiere que la evolución de los caracteres de la raíz ha sido restringida por la necesidad de mantener las relaciones con los hongos micobiontes. Por eso, las plantas con micorrizas no han adquirido defensas potentes contra hongos patógenos si estas afectaban a sus aliados fúngicos. No se sabe cuál es el mecanismo que utilizan las plantas que poseen un único tipo de hongo micobionte para excluir al resto de hongos de la raíz, ni cómo establecen las plantas sus preferencias hacia especies concretas de hongos.

Método más común de inoculación con hongos formadores de micorrizas arbusculares. Inoculación de porta injertos de frutales en vivero en el momento del trasplante a contenedores de mayor capacidad.

Hay otros aspectos relacionados con los hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA) y su aplicación.

La existencia de estos hongos en el suelo hace que se produzcan una serie de interacciones con otros microorganismos que viven también en ese hábitat. La micorrizosfera es la rizosfera de una planta micorrizada, y es en ella donde se producen las interacciones que se pueden resumir como: Interacciones con microorganismos beneficiosos y con funciones específicas, e Interacciones con patógenos.

Entre los microorganismos beneficiosos podemos citar a las bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR), a las bacterias fijadoras de nitrógeno (tanto libres como simbiontes), a los actinomicetos y a algunos hongos saprofitos que actúan como antagonistas de patógenos del suelo y que pueden ser empleados para el control biológico.

En muchos casos las interacciones establecidas son de tipo positivo, llegándose a registrar un efecto de sinergismo, donde la presencia de la MA y del otro microorganismo produce un incremento del crecimiento, vigor y protección de la planta

Se han propuesto una serie de mecanismos a través de los cuales ocurre la interacción micorrizas/patógenos, ya que no se ha demostrado nunca que los hongos MA actúen directamente sobre éstos, ya sea por antagonismo, antibiosis, o por depredación, sino que su efecto es indirecto. Los mecanismos son los siguientes

- Cambios en la nutrición de la planta hospedadora
- Alteraciones en la exudación radicular. Un mejor estado nutricional de la planta puede variar sus exudados y alterar así las poblaciones de microorganismos, ya sea por alteraciones en la germinación de esporas de hongos patógenos y su penetración, que en la mayoría de los casos se produce por estímulos de las propias exudaciones radiculares.

LAS MICORRIZAS Y EL BONSAI

Por los beneficios que las micorrizas causan a las plantas, las investigaciones de eminentes biólogos no cesa, ya hay mucha documentación y se espera poco a poco ir avanzando mas en estos beneficios

Todos guardamos trozos de micorriza vieja de nuestros pinos y la reintroducimos en la nueva tierra al transplantar ¿Funciona? Si, casi siempre. En realidad deberían haber suficientes esporas, clamidoesporas, esclerotia, partes de rizoma e hifas en las raíces que quedan como para colonizar diez veces el tiesto.

Pero como se han cortado las raíces finas, donde se forma la micorriza y el suelo suelto y granular se ha perdido en gran parte dejando un árbol casi en raíz desnuda, no se puede estar seguro y reintroducir una parte de la micorriza es una buena idea. Lo mismo sucede con la endomicorriza, la cual no es visible. Reintroducir parte de raíces cortadas ayudará a una colonización de la nueva tierra. Pero hay un punto importante a recordar, habíamos descubierto que cuando los fragmentos o esporas germinan, lo hacen estimulados por la microflora de la rizoosfera, pero estos organismos no están ahora en unas raíces limpias y un suelo nuevo.

Las raíces viejas en las que la micorriza está inoculada ya no están. Un punto clave en el proceso será entonces es asegurarse que al introducir las raíces cortadas estas tengan el mayor contacto posible con las raíces alimenticias nuevas, para que al germinar las micorrizas vayan a las raíces. Otra forma sería el introducir una parte del antiguo suelo en tú nueva mezcla. Si la anterior tierra estaba completamente llena de raíces, prácticamente todo es suelo se podría considerara como rizoosfera

ECTOMICORRIZAS	
Betula	Abedul
Pseudotsuga	Abeto Douglas
Abies	Oyamel
Tsuga	Abeto
Larix	Alarce
Quercus	Encino
Pinus	Pino
Picea	Abeto

**ECTOMICORRIZAS Y
MICORRIZAS VASICULARES
ARBUSCULARES**

Eucalyptus	Eucalipto
Juniperus	Enebro
Populus	Alamo
Juglans	Nogal

MICORRIZAS VASICULARES

Fraximus	Fresno
Prunus	el ciruelo, el cerezo, el melocotonero
Acer	Arce
Sequoia	Secuoya roja
Liquidambar	Árbol del ámbar
Platanus	Platano
Thuja	Arbol de la Vida
Liriodendron	Liriodendron chinense



Protección contra los elementos patógenos de las raíces: La Ectomicorriza, en particular, ha demostrado ser recientemente resistente al ataque de los patógenos del suelo. Por ejemplo se sabe que determinados tipos de micorrizas protegen a sus pino huéspedes del ataque de patógenos como la Fitofora, fusarium y rizotomía. Hay una serie de mecanismos por lo que esto ocurre, muchos de los cuales suceden simultáneamente

- Producción de antibióticos por el hongo mismo, que inhibe a los patógenos de la raíz
- La barrera física creada por el manto de las hifas.
- Producción de inhibidores químicos por el huésped, inducidos como reacción a la invasión por parte del hongo.
- El establecimiento de poblaciones de microbios que hacen una labor de protección en la rizoosfera.

BONSAI ARTE VIVIENTE