

TOLERANCIA AL ESTRÉS HÍDRICO EN LA INTERACCIÓN PLANTA-HONGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR: METABOLISMO ENERGÉTICO Y FISIOLOGÍA

WATER STRESS TOLERANCE IN PLANT-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI INTERACTION: ENERGY METABOLISM AND PHYSIOLOGY

Citlalli Harris-Valle¹, Martín Esqueda^{1*}, Elisa M. Valenzuela-Soto¹ y Alejandro E. Castellanos²

¹Coordinación de Tecnología de Alimentos de Origen Vegetal, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. Apdo. Postal 1735. 83000, Hermosillo, Sonora, México. Tel.: 01 (662) 289-2400 ext. 326; Fax: 01 (662) 280-0422. ²Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora. Apdo. Postal 54. 83000, Hermosillo, Sonora, México.

*Autor para correspondencia (esqueda@ciad.mx)

RESUMEN

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son microorganismos simbióticos que se asocian con las plantas e incrementan su tolerancia al estrés hídrico al modificar las tasas fotosintética y de transpiración, el potencial hídrico de hojas y suelo, la concentración de osmolitos, la eficiencia en el uso de agua y la asimilación de nutrimentos en el hospedero. Esta asociación puede convertirse en una interacción parasítica cuando es mayor el costo que el beneficio, principalmente en condiciones estresantes porque los fotoasimilados que la planta transfiere al hongo dejan de ser utilizados por la planta para modificar su metabolismo y disminuir los efectos negativos del estrés. La eficiencia en el uso de la energía y del carbono determina el éxito de la asociación, lo que a su vez depende de las características del hospedero (especie y estado de desarrollo), del huésped (especie y capacidad de adaptación al medio) y de las condiciones ambientales. En esta revisión se analizan los beneficios de la simbiosis en términos del metabolismo energético y de la transferencia de carbono en condiciones de sequía y salinidad, cuando la eficiencia en la asimilación de nutrimentos y la utilización de fotoasimilados es determinante para la sobrevivencia de la planta.

Palabras clave: Hongo micorrízico arbuscular, estrés hídrico, metabolismo energético, transferencia de carbono.

SUMMARY

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are symbiotic microorganisms associated to plants that increase plant tolerance to water stress by modifying photosynthetic and transpiration rates, leaf and soil water potentials, osmolyte concentration, water use efficiency and nutrient uptake by plants. This association may become parasitic when costs outweigh benefits, thus affecting plants under stressed conditions since photosynthates transferred to fungi could be used by the host itself to modify its metabolism and minimize negative stress effects. Carbon and energy use efficiency determine the success of the association, which in turn depends upon host characteristics (species and developmental stage), fungi (species and adaptation capability) and environmental conditions. This review analyzes the benefits of this symbiosis in terms of energetic

metabolism and carbon transfer under drought and salinity conditions, when the efficiency in nutrients assimilation and in photosynthates use are determinants for plant survival.

Index words: Arbuscular mycorrhizal fungi, water stress, energy metabolism, carbon transfer.

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son microorganismos del suelo que establecen relaciones simbióticas e incrementan la asimilación de nutrimentos y la tolerancia a diversos tipos de estrés biótico y abiótico en las plantas. Por su parte, los hongos adquieren fotoasimilados de las plantas para su mantenimiento (Smith y Read, 2008). Los HMA tienen un efecto en las relaciones hídricas de la planta y del suelo en condiciones de estrés, que modifican la conductividad estomática, la tasa fotosintética y la transpiración en las plantas, mientras que los exudados fúngicos promueven la cohesión de las partículas del suelo e incrementan la retención de agua en el sustrato (Rillig y Mummey, 2006).

El incremento en la asimilación de nutrimentos en la planta debido a la interacción con una determinada especie de HMA, depende de la distribución de fotoasimilados entre los organismos asociados. Si la simbiosis estimula la asimilación de nutrimentos y así mejora el metabolismo general del hospedero y elimina el costo que implica la simbiosis en la economía del carbono, se considera que la planta obtiene un beneficio real (Wright *et al.*, 1998). Lo anterior tiene implicaciones relevantes en condiciones de limitación de agua, ya que los HMA mejoran el estado hídrico del hospedero y las plantas micorrizadas incrementan su tasa de intercambio gaseoso,

presumiblemente para reponer el carbono utilizado en la manutención del hongo (Augé *et al.*, 2008; Sheng *et al.*, 2008).

La inoculación de los HMA se considera una alternativa para incrementar el crecimiento, sobrevivencia y rendimiento de los cultivos u otras especies vegetales silvestre, en condiciones de limitación de agua y por ello los HMA son de importancia agrícola y ecológica. De los estudios que evalúan el efecto de los HMA cuando las plantas están sometidas a estrés, 80 % de ellos demuestra que las plantas micorrizadas crecen y mejoran su estado hídrico en comparación con plantas no micorrizadas (Augé, 2001). Sin embargo, se desconocen los mecanismos precisos mediante los cuales la asociación micorrízica arbuscular modifica el metabolismo de la planta.

En la simbiosis micorrízica el balance energético es fundamental para que los organismos asociados obtengan un beneficio real durante la interacción. En esta revisión se describen algunas generalidades del establecimiento de la interacción y se analizan los efectos que tiene la micorrización arbuscular en plantas sometidas a estrés hídrico (sequía y salinidad) en cuanto a metabolismo y transferencia de carbono, incremento en la asimilación de nutrientes, mejora del estado hídrico de las plantas, y su impacto en el crecimiento vegetal, tasas fotosintética y de transpiración, conductividad estomática y concentración de osmolitos. A pesar de los numerosos estudios de las micorrizas arbusculares en los que se describe dicha relación simbiótica, son escasos los trabajos que expliquen el metabolismo energético y la utilización de carbono durante el crecimiento y mantenimiento tanto del huésped como del hospedero.

INTERACCIÓN PLANTA-HMA

El principal beneficio que aportan los HMA es incrementar la adquisición de nutrientes que no están disponibles para las plantas, principalmente P y N. Asimismo, los HMA tienen influencia sustancial en la fisiología y las relaciones hídricas de la planta en condiciones de estrés. Los beneficios en el estado hídrico y nutricional del hospedero son específicos de las circunstancias ambientales y de las especies asociadas (Augé, 2001; Augé *et al.*, 2003). Al respecto, las hifas aumentan el acceso a un mayor volumen del suelo y pueden penetrar poros reducidos inaccesibles para las raíces. Un beneficio adicional es la exudación fúngica de mucílagos, que lubrican las raíces para facilitar su movimiento en el sustrato y absorber minerales y agua (Morgan *et al.*, 2005). En ecosistemas áridos y semiáridos, el grado de retención de agua es un factor primordial que determina el tipo de vegetación a establecerse. Los HMA producen exudados prote-

icos (denominados “glomalinas”) que están correlacionados positivamente con la estabilidad de los agregados de agua en el suelo, ya que tienen una degradación relativamente lenta en comparación con los exudados del sistema radical (Wright *et al.*, 1999; Rillig, 2004).

IMPORTANCIA DE LAS MICORRIZAS EN ECOSISTEMAS ÁRIDOS

En todos los ecosistemas, principalmente en los áridos y semiáridos, la sequía es un periodo crucial en el que las plantas experimentan estrés de competencia por agua, durante el cual deben ajustar sus procesos fisiológicos para contrarrestar dicho estrés, como la producción de compuestos osmoprotectores como prolina, glicina betaína y glutatión, y osmosensores como el ácido abscísico, que regulan procesos como la apertura de estomas, y el incremento en la tasa de fijación de oxígeno mediante fotorrespiración para mantener la proporción necesaria de ATP/NADPH en el ciclo de reducción del carbono fotosintético (Yokota *et al.*, 2006). Los HMA no solamente afectan la asimilación de nutrientes, sino también la adquisición de agua en diversas especies vegetales. Por ejemplo, el desarrollo del micelio externo del HMA en el suelo mejora la absorción de agua por la planta (Marulanda *et al.*, 2003), y la presencia de HMA disminuye la peroxidación de lípidos, aumentan las relaciones $K^+ : Na^+$ y relaciones de $Ca^{2+} : Na^+$, e incrementa la producción de glicina betaína y prolina (Garg y Manchanda, 2009).

Se considera que los HMA son críticos en la sucesión y la composición de algunas comunidades vegetales (Kyllo *et al.*, 2003). En un ecosistema semiárido en España se encontró que la mayoría de especies en la vegetación estuvo colonizada por micorrizas pertenecientes a los géneros *Glomus*, *Scutelospora* y *Acaulospora*, y que el crecimiento de arbustos estuvo positivamente relacionado con el porcentaje de colonización micorrízica en las raíces, por lo que se ha propuesto que la micorrización hace más competitivas a las plantas en zonas donde hay escasez de nutrientes y agua (Requena *et al.*, 1996).

Se ha postulado que existen diferencias entre HMA en la efectividad para incrementar la tolerancia a la sequía de la planta, en términos de mantener el crecimiento en condiciones de estrés y permitir el uso eficiente del agua (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995). Marulanda *et al.* (2006) demostraron que el desarrollo y sobrevivencia de una planta adaptada a la sequía (*Retama sphaerocarpa* Boiss.) es altamente dependiente de la actividad de poblaciones micorrízicas autóctonas. Las plantas así micorrizadas presentan mayor desarrollo de la raíz y del crecimiento vegetal, así como disminución en sus requerimientos de agua.

Varios estudios ecológicos demuestran que hay una respuesta diferencial en la planta en función del ecotipo de HMA asociado, ya que hay comunidades de HMA y plantas que están adaptadas a ciertas condiciones ambientales (Kliromonos, 2003). Al-Agely y Sylvia (2008) estudiaron la variación ecotípica en función de la procedencia tanto del inóculo de HMA como de una especie vegetal silvestre (*Uniola paniculata* L. Roth), y encontraron mayor efecto en el crecimiento y concentración de P en la planta cuando el huésped y hospedero proceden del mismo sitio (Costa del Golfo de México o Costa Atlántica de Florida).

En los últimos años se han evaluado cepas nativas aisladas de zonas áridas y semiáridas, y se ha visto que la micorrización con especies nativas es más efectiva para incrementar la asimilación relativa de agua y la adquisición de N^+ y K^+ que con las micorrizas exóticas (Augé *et al.*, 2003). En sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench cv. 'DK40Y'] y lechuga (*Lactuca sativa* L. cv. 'Romana'), la inoculación con hongos procedentes de regiones semiáridas incrementan en mayor medida los niveles de P, la asimilación de agua y el crecimiento, en comparación con la inoculación de especies exóticas procedentes de una colección del INVAM (International Culture Collection of Arbuscular and Arbuscular-Vesicular Mycorrhizal Fungi) (Ruiz-Lozano y Azcón, 2000; Marulanda *et al.*, 2003; Cho *et al.*, 2006).

Estrada-Luna y Davies (2008) resaltaron la importancia de la adaptación de los organismos simbioses a ambiente áridos y semiáridos, al observar que la asociación de *Opuntia albicarpa* Scheinvar cv. 'Reyna' con un consorcio fúngico procedente del Desierto Sonorense, incrementó más las concentraciones de nutrimentos (N , P , K^+ y Ca^{2+}) que un biofertilizante experimental (ZAC-19) y que una especie exótica (*Glomus intraradices* N.C. Schenck & G.S. Sm.) procedente del INVAM.

ESTRÉS HÍDRICO Y MICORRIZACIÓN

Una planta sometida a estrés hídrico reduce su crecimiento (Augé, 2001). Una estrategia para resistir tales condiciones de estrés es la asociación con un determinado HMA, ya que la interacción permite a la planta aclimatarse y continuar con la asimilación de nutrimentos en las etapas sucesivas del desarrollo (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995; Bhoopander y Mukerji, 2004) (Cuadro 1).

La mitigación del efecto negativo del estrés hídrico por la micorrización es resultado de modificaciones de los balances hídrico (transpiración y uso eficiente del agua) y nutricional específico para P, N y K (Morte *et al.*, 2000; Ruiz-Lozano, 2003). Algunos estudios ecofisiológicos

demuestran que la simbiosis altera la tasa de movimiento del agua dentro, a través y hacia afuera de la planta, con efectos en la hidratación del tejido y en la fisiología general de la planta (Augé, 2001).

Los suelos colonizados por HMA contienen más agregados estables al agua que los suelos carentes de HMA. El desarrollo de micelio extraradical permite a las raíces tener un mayor acceso al agua del suelo y aumentar así su hidratación, lo que mejora el metabolismo vegetal aun en condiciones de estrés ambiental (Augé *et al.*, 2003; Augé, 2004).

Las diferencias en la efectividad de la micorrización para estimular la asimilación de agua por la planta dependen de la especie de HMA asociadas, y parecen estar relacionadas con la cantidad de micelio producido por cada hongo y la frecuencia con la que la raíz es colonizada por estructuras fúngicas vivas y activas (Feire-Cruz *et al.*, 2000; Marulanda *et al.*, 2003; Augé, 2004).

La habilidad de sobrevivir en suelos secos está ligada a la posibilidad de sobrevivir a mayor deshidratación. A medida que el suelo se seca y su potencial hídrico decrece, las plantas también deben disminuir su potencial hídrico para mantener un gradiente favorable en el flujo de agua hacia la raíz (Ruiz-Lozano, 2003; Augé *et al.*, 2003). En condiciones de estrés las plantas disminuyen el potencial hídrico de sus tejidos (Feire-Cruz *et al.*, 2000). Amerian *et al.* (2001) demostraron que cuando el maíz (*Zea mays* L.) sometido a sequía se encuentra micorrizado por *G. intraradices* y *Glomus mosseae* (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe, se recupera más rápido y presenta mayores valores de potencial hídrico en la hoja y de tasa de asimilación de CO_2 , que las plantas no micorrizadas. En varios estudios se ha descrito cómo la micorrización mejora el estado hídrico de diversas especies vegetales cuando se presenta un déficit de agua, al incrementar la asimilación relativa del agua, las tasas de transpiración y de intercambio de CO_2 y la eficiencia en el uso de agua, porque propician el ajuste osmótico celular (Ruiz-Lozano, 2003).

La tolerancia a la salinidad por parte de las plantas micorrizadas se debe principalmente a que los HMA mejoran el estado nutricional del hospedero y facilitan la asimilación de P, la cual se dificulta en suelos salinos. El incremento en la concentración de N en condiciones de salinidad también puede mejorar el metabolismo de la planta, al favorecer la síntesis de proteínas.

Cuadro 1. Estudios recientes relacionados con el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el crecimiento, asimilación de nutrimentos y estado hídrico en especies vegetales silvestres y de interés comercial, en condiciones de estrés hídrico (sequía y salinidad).

Especie vegetal	HMA	Efecto	Referencia
<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>G. mosseae</i> y <i>G. etunicatum</i>	↑ Biomasa y producción de grano [†] ↑ [P] y [Fe] en tejido aéreo [†]	Al-Karaki <i>et al.</i> (2004)
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	<i>G. intraradices</i>	<i>L</i> y CRA iguales vs. plantas NE [†] ↑ PIMP (acuaporinas) [†]	Aroca <i>et al.</i> (2006)
<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf.	<i>G. versiforme</i>	↑ K en hojas y Ca ²⁺ en raíces [†] ↑ Contenido de glucosa y sacarosa [†]	Qiang-Sheng <i>et al.</i> (2007)
<i>Cucurbita pepo</i> L.	<i>G. intraradices</i>	↑ Δψ _{hoja} ^{††}	Augé <i>et al.</i> (2008)
<i>Zea mays</i> L.	<i>G. mosseae</i>	↑ Biomasa y contenido de clorofila ↑ Asimilación CO ₂ y CF [†]	Sheng <i>et al.</i> (2008)
<i>Capsicum annuum</i> L. cv. 'San Luis'	<i>G. fasciculatum</i> y HMA nativos del desértico	↑ Biomasa seca y [carotenoides] [†] Mantienen coloración y [clorofila] [†]	Mena-Violante <i>et al.</i> (2006)
<i>Sorghum bicolor</i> L.	<i>G. intraradices</i>	↑ g _s del suelo al cierre estomático y ψ _π [†]	Cho <i>et al.</i> (2006)
<i>Trifolium alexandrinum</i> L.	<i>G. mosseae</i> y HMA nativos del desierto	↑ [Proteínas totales], [P], [prolina] y [Azúcares totales] en hoja ^{††}	Ben-Kaled <i>et al.</i> (2003)
<i>Atriplex nammularia</i> Lindl.	<i>G. fasciculatum</i>	↑ Crecimiento ^{††} ↑ Asimilación de P y Mg ^{††}	Ashgari <i>et al.</i> (2005)
<i>Retama sphaerocarpa</i> Boiss.	<i>G. intraradices</i>	↓ Requerimientos de agua ^{††}	Marulanda <i>et al.</i> (2006)

[†] Estrés por sequía; ^{††} Estrés por salinidad; [‡] Estrés por sequía y salinidad; [] Concentración; ↑ Incremento; ↓ Disminución; *L* = Conductancia hidráulica de raíz; CRA = Contenido relativo de agua; CF = Capacidad fotosintética; g_s = Conductancia estomática; Δψ_{hoja} = Gradiente de potencial hídrico de la hoja inducido por transpiración; NE = No estresadas; PIMP = Proteínas integrales de membrana plasmática; ψ_{hoja} = Potencial hídrico de la hoja; ψ_π = Potencial osmótico.

Si bien el Na⁺ tiene un efecto antagónico con el Mg²⁺, lo que afecta la síntesis de clorofila, la presencia de HMA mejora la concentración de Mg²⁺ en los tejidos vegetales y así disminuye o elimina el efecto antagónico del Na⁺ (Bhoo-pander y Mukerji, 2004).

El ajuste osmótico permite que los tejidos vegetales mantengan un gradiente de potencial hídrico que favorece el flujo del agua en la planta, mejora la turgencia de los tejidos y puede permitir que haya expansión celular y crecimiento; también favorece la apertura de estomas y la fotosíntesis. Los solutos que participan en el ajuste osmótico son iones inorgánicos (principalmente K⁺ y Cl⁻) o compuestos orgánicos sin carga (prolina y glicina betaína), así como carbohidratos (sacarosa, pinitol y manitol). Se ha demostrado que la micorrización incrementa la concentración de estos osmolitos cuando las plantas crecen en condiciones de estrés hídrico (Ruiz-Lozano, 2003). Según Feng *et al.* (2002), la inoculación con *G. mosseae* en plantas de maíz (cv. 'Yedan 13') cultivadas en condiciones de estrés salino, incrementó la cantidad total de electrolitos en la raíz y de azúcares totales en raíces y tallos, lo que permitió a los autores inferir que hubo una mayor capacidad osmorreguladora en las plantas micorrizadas.

METABOLISMO Y MICORRIZACIÓN

La relación entre crecimiento, tasa metabólica y eficiencia en el uso de la energía, es la descripción central de un sistema vivo en desarrollo (Hansen *et al.*, 1997). En las plantas, los elementos claves son la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa, el uso de la energía química en la reducción del CO₂ y de otros sustratos, la incorporación de asimilados en nuevas estructuras de la planta y el mantenimiento de las unidades vivas (Loomis y Amthor, 1999). La tasa metabólica es una medida del metabolismo general, que puede variar en una planta cuando es obligada a usar rutas metabólicas alternas, o a suprimirlas o inducir las en respuesta al estrés (Criddle *et al.*, 1991). Cuando las plantas se encuentran ante un déficit moderado de agua, los requerimientos energéticos totales para el crecimiento se incrementan; sin embargo, durante la aclimatación al estrés ocurre una mayor tasa de respiración debido al aumento en los requerimientos de energía para el mantenimiento celular (Callister y Adams, 2006).

En los sistemas simbióticos micorrízicos la relación entre crecimiento y metabolismo depende de la eficiencia con la que se utiliza el carbono fijado por la planta, en respuesta a la asociación y transferencia del carbono hacia el hongo para su mantenimiento; es decir, la cantidad de

nutrimentos adquiridos por unidad de carbohidratos utilizados por el hongo simbionte (Tinker *et al.*, 1994; Ruiz-Lozano *et al.*, 1995). Cuando se establece la interacción planta-HMA, la primera transfiere al hongo entre 4 y 20 % de los fotosasimilados netos, mientras que el hongo incrementa considerablemente la asimilación de nutrimentos y puede aportar a la planta hasta 80 % del P, 25 % del N, 10 % del K, 25 % del Zn y 60 % del Cu (Marschner y Dell, 1994; Morgan *et al.*, 2005).

Existe un nivel óptimo en la colonización micorrízica a partir del cual no se incrementa la asimilación de nutrimentos, pero sí el costo para mantener el metabolismo del huésped (Douds *et al.*, 1988). Es decir, el balance en la asociación planta-HMA puede invertirse y ser perjudicial para la planta al convertirse en una interacción parasítica (Poorter y Villar, 1997; Morgan *et al.*, 2005). En pasto (*Lolium perenne* L.), la asociación de *Glomus hoi* S. M. Berch & Trappe incrementa la tasa de respiración del sistema raíz-suelo al inducir un flujo diario de carbono de hasta 3 % de lo obtenido por fotosíntesis. A pesar del incremento en las tasas fotosintéticas, tal gasto no se compensa por la presencia de HMA, por lo que disminuye la tasa relativa de crecimiento de la planta micorrizada (Grimoldi *et al.*, 2006).

El metabolismo termodinámico en plantas micorrizadas sometidas a estrés hídrico es poco conocido, pero se sabe que la colonización de raíces por HMA puede incrementar la tasa metabólica al facilitar la asimilación de P a expensas de la transferencia de carbono de la planta (Tinker *et al.*, 1994). Además, la micorrización incrementa la tasa de intercambio gaseoso, presumiblemente para compensar el carbono necesario para el mantenimiento de los HMA (Augé *et al.*, 2008).

En una revisión realizada por Boomsma y Vyn (2008) relacionada con la tolerancia del maíz al estrés por sequía, se resalta el efecto de la micorrización arbuscular en el metabolismo de la planta. La concentración de clorofila en la biomasa aérea origina un incremento en la tasa fotosintética que compensa la translocación de carbono (carbohidratos solubles) al sistema radical. Parte de los azúcares acumulados en la raíz serán transferidos al HMA, para que éste pueda incrementar la exploración del suelo en periodos de estrés hídrico y mantener la funcionalidad del hongo.

Mediante un complejo análisis del sistema fotosintético de plantas de maíz sometidas a estrés salino se encontró que la salinidad del suelo distorsiona el transporte de electrones en los fotosistemas I y II, y se comprobó que la asociación con HMA regula la bifurcación en los eventos fotoquímicos y no fotoquímicos, específicamente

la eficiencia del fotosistema II de la plantas sometidas o no a estrés salino (Sheng *et al.*, 2008). Los HMA también ayudan a contrarrestar la fotoinhibición o fotodestrucción de pigmentos en condiciones de estrés hídrico, al incrementar el contenido de carotenoides en los tejidos vegetales y presentar mayor tasa fotosintética relacionada directamente con un aumento en la concentración de clorofila foliar (Abo-Ghaila y Khalafallah, 2008).

Si bien en la asociación de *Citrus aurantium* L. con *G. intraradices* se incrementa la tasa fotosintética debido al aumento en la eficiencia en la adquisición de P y las plantas no micorrizadas adquieren el P a un menor costo de carbono (Eissenstat *et al.*, 1993), estudios más recientes indican que los HMA tienen un efecto positivo en el balance energético y en el estado hídrico de la planta, mediante procesos complejos como la inducción de la síntesis de enzimas antioxidantes, de ácido abscísico y de acuaporinas de la membrana plasmática en raíz (Aroca *et al.*, 2006; Fester y Hause, 2007; Roldán *et al.*, 2008; Garg y Manchanda, 2009). Sin embargo, se desconocen los mecanismos bioquímicos que desencadenan la simbiosis.

A pesar del conocimiento limitado sobre el balance en el uso de carbono por efecto de la asociación micorrízica en condiciones de estrés hídrico, dicho balance parece ser determinante. El crecimiento de las plantas con alta tolerancia a la sequía se basa en el uso conservativo de agua que permite alargar el periodo de asimilación de carbono. El balance entre el uso eficiente del agua y la eficiencia en el uso de carbono fotosintético, representan un compromiso funcional entre atributos que maximizan la fotosíntesis neta y las adaptaciones fisiológicas y morfológicas a la sequía (DeLucia y Schlesinger, 1991).

Las especies micorrízicas nativas de regiones áridas y semiáridas son una fuente potencial de inóculos para cultivos comerciales en zonas agrícolas con problemas de salinidad y carencia de agua. Puesto que las distintas especies de hongos promueven diferencialmente el crecimiento en una misma especie vegetal, es necesario evaluar cada asociación para saber si existe un beneficio real en la interacción. En condiciones de estrés por sequía o salinidad se modifica la fisiología de la planta, por lo que es importante conocer la eficiencia en el uso de la energía y del carbono; por lo mismo, es importante seleccionar las especies de HMA mejor adaptadas a las condiciones ambientales donde serán sembradas las plantas, las cuales responden de manera diferente a la micorrización bajo condiciones de estrés (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995).

CONCLUSIONES

Los hongos micorrízicos arbusculares mejoran el crecimiento y estado hídrico de las plantas en condiciones de estrés hídrico. Tal efecto benéfico de la simbiosis modifica no solamente la asimilación de nutrimentos sino también la adquisición y distribución de fotoasimilados y agua en la planta. Debido a que durante la simbiosis la planta transfiere al hongo parte de sus fotoasimilados, debe existir un balance entre el costo de transferir carbono al hongo y los beneficios que obtiene la planta para adaptarse a las condiciones de estrés. La eficiencia en la simbiosis micorrízica arbuscular depende de las especies asociadas, de manera que los beneficios que obtenga una especie vegetal dependen de la especie de HMA que esté asociada. Existe entonces cierto grado de especificidad en la interacción que determina el éxito de los organismos asociados en su adaptación a condiciones ambientales adversas, tales como sequía y salinidad.

AGRADECIMIENTOS

El apoyo a través del proyecto IAI-CRN II-14, US-NSF (GEO-04523250) para esta investigación sobre HMA. Al M. C. Aldo Gutiérrez (CIAD) por su ayuda en el formato del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Abo-Ghalia H H, A A Khalafallah (2008)** Responses of wheat plants associated with arbuscular mycorrhizal fungi to short-term water stress followed by recovery at three growth stages. *J. Appl. Sci. Res.* 4:570-580.
- Al-Agely A A, D M Sylvia (2008)** Compatible host/mycorrhizal fungus combinations for micropropagated sea oats: II. Field evaluation. *Mycorrhiza* 18:257-261.
- Al-Karaki G, B McMichael, J Zak (2004)** Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* 14:263-269.
- Amerian M R, W S Stewart, H Griffiths (2001)** Effect of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, assimilation and leaf water relations in maize (*Zea mays*). *Asp. Appl. Biol.* 63:1-6.
- Aroca R, R Porcel, J M Ruiz-Lozano (2006)** How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold and salinity stresses? *New Phytol.* 173:808-816.
- Asghari H, P Marschner, S Smith, F Smith (2005)** Growth response of *Atriplex nummularia* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi at different salinity levels. *Plant Soil* 273:245-256.
- Augé R M (2001)** Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42.
- Augé R M (2004)** Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* 84:373-381.
- Augé R M, H D Toler, C E Sams, G Nasim (2008)** Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza* 18:115-121.
- Augé R M, J L Moore, K Cho, D M Sylvia, A K Al-Agely, A M Saxton (2003)** Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *J. Plant Physiol.* 160:1147-1156.
- Ben-Khaled L, A Morte-Gómez, E M Ouarraqi, A Oihabi (2003)** Réponses physiologiques et biochimiques du trèfle (*Trifolium alexandrinum* L.) à la double association Mycorrhizes-*Rhizobium* sous une contrainte saline. *Agronomie* 23:571-580.
- Bhoopander G, K G Mukerji (2004)** Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake. *Mycorrhiza* 14:307-312.
- Boomsma C R, Vyn T J (2008)** Maize drought tolerance: Potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis? *Field Crops Res.* 108:14-31.
- Callister A N, M A Adams (2006)** Water stress impacts on respiratory rate, efficiency and substrate, in growing and mature foliage of *Eucalyptus* spp. *Planta* 224:680-691.
- Cho K, H Toler, J Lee, B Ownley, J C Stutz, J L Moore, R M Augé (2006)** Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *J. Plant Physiol.* 163:517-528.
- Criddle R S, R W Breidenbach, L D Hansen (1991)** Plant calorimetry: how to quantitatively compare apples and oranges. *Thermoch. Acta* 193:67-90.
- DeLucia E H, W H Schlesinger (1991)** Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology* 72:51-58.
- Douds D D, C R Johnson, K E Koch (1988)** Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in split-root VA mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiol.* 86:491-496.
- Eissenstat D M, J H Graham, J P Syvertsen, D L Drouillard (1993)** Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Ann. Bot.* 71:1-10.
- Estrada-Luna A A, F T Davies (2008)** Estado nutricional y crecimiento de plantas micropropagadas de nopal (*Opuntia albicarpa* Scheinvar cv. 'Reyna') colonizadas con tres cepas seleccionadas de endomicorrizas. In: Micorrizas Arbusculares en Ecosistemas Áridos y Semiáridos. N M Montaña-Arias, S L Camargo-Ricalde, R García-Sánchez, A Monroy-Ata (eds). Grupo Mundi-Prensa. México. pp:203-213.
- Feire-Cruz A, T Ishii, K Kadoya (2000)** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth, leaf water potential, and levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene in the roots of papaya under water-stress conditions. *Mycorrhiza* 10:121-123.
- Feng G, F S Zhang, X L Li, C Y Tian, C Tang, Z Rengel (2002)** Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12:185-190.
- Fester T, Hause B (2007)** Drought and symbiosis – why is abscisic acid necessary for arbuscular mycorrhiza? *New Phytol.* 175:383-386.
- Garg N, G Manchanda (2009)** Role of arbuscular mycorrhizae in the alleviation of ionic, osmotic and oxidative stresses induced by salinity in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. (pigeonpea). *J. Agron. Crop. Sci.* 195:110-123.
- Grimoldi A A, M Kavanová, F A Lattanzi, R Schäufele, H Schnyder (2006)** Arbuscular mycorrhizal colonization on carbon economy in perennial ryegrass: quantification by ¹³CO₂/¹²CO₂ steady-state labelling and gas exchange. *New Phytol.* 172:544-553.
- Hansen L D, M S Hopkin, R S Criddle (1997)** Plant calorimetry: A window to plant physiology and ecology. *Thermoch. Acta* 300:183-197.
- Kyllo D A, V Velez, M T Tyree (2003)** Combined effects of arbuscular mycorrhizas and light on water uptake of the neotropical understory shrubs, *Piper* and *Psychotria*. *New Phytol.* 160:443-454.

- Klironomos J N (2003)** Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292-2301.
- Loomis R S, J S Amthor (1999)** Yield potential, plant assimilatory capacity and metabolic efficiencies. *Crop Sci.* 39:1584-1596.
- Marschner H, B Dell (1994)** Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159:89-102.
- Marulanda A, R Azcón, J M Ruiz-Lozano (2003)** Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiol. Plant.* 119:526-533.
- Marulanda A, J M Barea, R Azcón (2006)** An indigenous drought-tolerant strain of *Glomus intraradices* associated with a native bacterium improves water transport and root development in *Retama sphaerocarpa*. *Microbial Ecol.* 52:670-678.
- Mena-Violante H G, O Ocampo-Jiménez, L Dendooven, G Martínez-Soto, J González-Castañeda, F T Davies, V Olalde-Portugal (2006)** Arbuscular mycorrhizal fungi enhance fruit growth and quality of chile ancho (*Capsicum annuum* L. cv. 'San Luis') plants exposed to drought. *Mycorrhiza* 16:261-267.
- Morgan J A W, G D Bending, P J White (2005)** Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 56:1729-1739.
- Morte A, C Lovisolo, A Schubert (2000)** Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia clavaryi*. *Mycorrhiza* 10:115-119.
- Poorter H, R Villar (1997)** The fate of acquired carbon in plants: Chemical composition and construction costs. *In: Plant Resources Allocation.* F A Bazzas, J Grace (eds). Academic Press. San Diego, USA. pp:39-72.
- Qiang-Sheng W, X Ren-Xue, Z Ying-Ning, W Gui-Yang (2007)** Osmotic solute responses of mycorrhizal citrus (*Poncirus trifoliata*) seedlings to drought stress. *Acta Physiol. Plant.* 29:543-549.
- Requena N, P Jeffries, J M Barea (1996)** Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid ecosystem. *Appl. Environ. Microbiol.* 62:842-847.
- Rillig M C (2004)** Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can. J. Soil Sci.* 84:355-363.
- Rillig M C, D L Mummey (2006)** Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171:41-53.
- Roldán A, P Díaz-Vivancos, J A Hernández, L Carrasco, F Caravaca (2008)** Superoxide dismutase and total peroxidase activities in relation to drought recovery performance of mycorrhizal shrub seedlings grown in an amended semiarid soil. *J. Plant Physiol.* 165:715-722.
- Ruiz-Lozano J M (2003)** Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* 13:309-317.
- Ruiz-Lozano J M, R Azcón (2000)** Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp. from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza* 10:137-143.
- Ruiz-Lozano J M, R Azcón, M Gomez (1995)** Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: Physiological and nutritional plant responses. *Appl. Environ. Microbiol.* 61:456-460.
- Sheng M, M Tang, H Chen, B Yang, F Zhang, Y Huang (2008)** Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. *Mycorrhiza* 18:287-296.
- Smith S E, D J Read (2008)** *Mycorrhizal Symbiosis.* Academic Press. London, UK. 787 p.
- Tinker P B, D M Durall, M D Jones (1994)** Carbon use efficiency in mycorrhizas: theory and sample calculation. *New Phytol.* 128:115-122.
- Wright D P, D R Read, J D Scholes (1998)** Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant Cell Environ.* 21:881-891.
- Wright S F, J L Starr, I C Paltineanu (1999)** Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 63:1825-1829.
- Yokota A, K Takahara, K Akashi (2006)** Water stress. *In: Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants.* K V M Rao, A S Raghavendra, K J Reddy (eds). Springer. Dordrecht, Holland. pp:15-39.