

Plantas, hongos micorrízicos y bacterias: su compleja red de interacciones

Marcela Sarabia Ochoa, Rocío Madrigal Pedraza, Miguel Martínez Trujillo y Yazmín Carreón Abud

Laboratorio de Genética y Microbiología. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Campus CU.

Resumen

Muchos microorganismos promueven el crecimiento de las plantas, y muchos productos microbianos que estimulan el crecimiento han sido comercializados. En esta revisión nos enfocamos a las interacciones entre plantas, hongos micorrízicos, y bacterias. Tales bacterias son generalmente llamadas como PGRP (Plant Growth-promoting rhizobacterias). El efecto benéfico de estas rizobacterias sobre el crecimiento de las plantas puede ser directo o indirecto. Algunos mecanismos por los cuales los microorganismos pueden actuar benéficamente sobre el crecimiento de las plantas, son descritos aquí. Por ejemplo: a) biofertilización; b) estimulación del crecimiento de raíces; c) rizodemediación; y d) control al estrés de las plantas. Los mecanismos de control biológico por el cual las rizobacterias pueden promover el crecimiento vegetal indirectamente, pueden ser por ejemplo, reduciendo la severidad del daño, induciendo la resistencia sistémica y la competencia por nutrientes y el nicho. El artículo se enfoca a describir algunas de las complejas interacciones entre plantas, hongos micorrízicos y bacterias, probando la hipótesis de si las micorrizas pueden ser definidas como asociaciones tripartitas. Se discute el contexto general de las estrategias nutrimentales y el mecanismo de cómo operan los miembros de un consorcio que generalmente promueven el crecimiento vegetal.

Palabras clave: *Antibiosis, biocontrol, metabolitos antifúngicos, competencia por nutrientes y nichos, colonización micorrízica.*

Abstract

Several microorganisms promote plant growth, and many microbial products that stimulate plant growth have been marketed. In this review we restrict to the interactions between plants, mycorrhizal fungi and bacteria. Such bacteria are generally designated as PGRP (Plant growth -promoting rhizobacteria). The beneficial effect of these rhizobacteria on plant growth can be direct or indirect. Several mechanisms by which microbes can act beneficially on plant growth are described. Examples: a) biofertilization; b) stimulation of root growth; c) rhizoremediation; and d) plant stress control. Mechanism of biological control by which rhizobacteria can promote plant growth indirectly, example, reducing the level of disease, includes antibiosis, induction of systemic resistance and competition for nutrients and niches. This article focuses on interactions among plants, mycorrhizal fungi and bacteria, testing the hypothesis whether mycorrhizas can be defined as tripartite associations. We then discuss, in the context of nutritional strategies, the mechanisms that operate among members of consortium and often promote plant growth.

Key words: *Antibiosis, biocontrol, antifungal metabolite, competition for nutrients and niches, mycorrhizal colonization.*

Introducción

Una multitud de diferentes especies de microorganismos están presentes en muchos suelos. La rizósfera del suelo se define como el volumen del suelo adyacente y está influenciada por las raíces de la planta, y representa una región de intensa actividad microbiana (Westover *et al.*, 1997). La rizósfera es un ambiente que la planta misma ayuda a crear y donde los microorganismos patógenos y benéficos constituyen una fuerte influencia sobre la salud y crecimiento de las plantas. El grupo de microorganismos y otros agentes que se encuentran en la rizósfera incluyen bacterias, hongos, nematodos, protozoos, algas y microartrópodos (Johansson *et al.*, 2004).

En la rizósfera hay expresión de relaciones simbióticas mutualistas entre microorganismos y plantas, debido a la exudación de nutrientes orgánicos útiles para el metabolismo microbiano ya que la raíz proporciona un nicho ecológico. Los microorganismos, a la vez, participan en numerosos beneficios, como: influencia en el crecimiento radical, regulación de la

actividad metabólica de la raíz e influencia en las propiedades físicas y químicas del suelo, así como de los contaminantes (González-Chávez, 2005).

Entre estos microorganismos benéficos para las plantas se encuentran las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PGPR). Las PGPR favorecen el crecimiento de la planta a través de diferentes mecanismos entre los que se destaca la fijación biológica de nitrógeno. La síntesis de fitohormonas como las auxinas, particularmente el ácido indol acético, promueven el crecimiento de las raíces y la proliferación de pelos radicales, mejorando la absorción de agua y minerales del suelo y con ello el mejor y mayor desarrollo de la planta (Caballero-Mellado, 2006).

Se ha encontrado además que las PGPR pueden suprimir enfermedades producidas por microorganismos fitopatógenos a través de la producción de sideróforos, síntesis de antibióticos, enzimas y/o compuestos fungicidas (Lugtenberg y Kamilova, 2009).

Recientemente las PGPR han recibido mucha atención en

Autor de correspondencia: Dra. Yazmín Carreón Abud, Laboratorio de Genética y Microbiología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. e-mail: ycabud@gmail.com, ycabud@umich.mx

procesos de bioremediación, en contraste con los compuestos inorgánicos, los microorganismos pueden degradar e incluso mineralizar los compuestos orgánicos en asociación con las plantas (Zhuang *et al.*, 2007).

Ecología de las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas

Las bacterias edáficas benéficas de vida libre se denominan Rizobacterias Promotoras del Crecimiento de las Plantas o PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria). Estas bacterias colonizan las raíces de las plantas, y al hacerlo, promueven su crecimiento y/o reducen las enfermedades producidas por patógenos. Algunas de estas bacterias invaden los tejidos de las plantas vivas y causan infecciones asintomáticas e inaparentes (Antoun y Prévost, 2006).

Ha habido numerosas investigaciones acerca de las PGPR y en la actualidad un número importante de éstas han sido comercializada para cultivos.

Bashan y Holguin (1998) propusieron que el término PGPR debería actualizarse, ya que muchas de las bacterias que ejercen efectos beneficiosos en las plantas pueden desarrollarse fuera del sistema rizosférico, y por lo tanto este término es restrictivo. Dada la enorme expansión en el estudio de estas bacterias, actualmente se propone la separación en dos grupos: las PGPB o Bacterias Promotoras del Crecimiento de las Plantas que afectan estrictamente el crecimiento vegetal, y las “biocontrol-PGPB”, cuando se refiere a bacterias que controlan fitopatógenos, ya sea produciendo sustancias inhibitorias o incrementando la resistencia natural de la planta. Aunque esta propuesta parece no haber sido ampliamente aceptada.

Los primeros estudios sobre PGPR se centraron más en el control biológico de enfermedades de las plantas que en la promoción del crecimiento, (Kloepper *et al.*, 1989). El número de especies de bacterias identificadas como PGPR ha aumentado recientemente como consecuencia de los numerosos estudios que abarcan una gama más amplia de especies de plantas y debido a los avances en la taxonomía bacteriana y en el progreso en la comprensión de los diferentes mecanismos de acción de las PGPR.

Dentro de las PGPR encontramos bacterias pertenecientes a un gran número de géneros bacterianos como *Azotobacter*, *Acetobacter*, *Azospirillum*, *Burkholderia*, *Pseudomonas* y *Bacillus* (Kloepper *et al.*, 1989).

Mecanismos de acción de las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas

Las bacterias promotoras del crecimiento bacteriano pueden actuar sobre la planta de dos maneras diferentes, directa o indirectamente.

Directa: las bacterias le proporcionan a la planta compuestos sintetizados por ella misma, y le producen así un beneficio a la planta. Estos compuestos pueden ser nitrógeno, hormonas del crecimiento y ciertos nutrientes como hierro o fósforo, provenientes del mundo natural.

Indirectos: las bacterias protegen a las plantas de microorganismos fitopatógenos. Estos métodos suponen una alternativa potencial porque es un método de control biológico

y su utilización como herramienta biotecnológica parece una esperanzadora realidad que reducirá los impactos adversos de agroquímicos, y permitirá una gestión más razonable y sostenible del suelo (Antoun y Prévost, 2006).

Mecanismos directos

Son aquellos en los que el metabolito producido por la bacteria es en sí capaz de estimular el crecimiento vegetal, y por lo tanto, ocurre independientemente del resto de la población microbiana edáfica (Kloepper, 1992), e incluso independientemente del soporte edáfico, es decir, no ejerce su efecto por modificación del sustrato. De forma resumida los mecanismos de acción directa se muestran en el **Tabla 1**.

Tabla 1. Mecanismos de acción directa de las PGPR (Modificado de Chanway, 1997).

Mecanismo	Efecto
Fijación de nitrógeno asociada a la raíz	Biomasa y contenido en nitrógeno
Producción de hormonas (auxinas, citoquininas, giberelinas)	Biomasa (parte aérea y radical); ramificación de raíces; floración
Inhibición de síntesis de etileno	Longitud radical
Aumento de la permeabilidad de raíz	Biomasa y captación de nutrientes

Cada bacteria en particular puede afectar al crecimiento de la planta, utilizando uno o varios de estos mecanismos. Sin embargo, es difícil delimitar el mecanismo de acción utilizado debido, por una parte, a que pueden utilizar varios (Artursson *et al.*, 2006), y por otra, a que son necesarios estudios del estado nutricional de las plantas y del suelo en presencia y ausencia de nutrientes, análisis de la morfología aérea y radical, así como ensayos del efecto de la inoculación en condiciones estériles y no estériles. Además, la dificultad asociada a los límites de detección *in situ* de las bajas concentraciones de hormonas producidas por las bacterias, como *Azospirillum* por ejemplo, hacen difícil la confirmación de que la producción bacteriana de hormonas esté directamente relacionada con la estimulación del crecimiento vegetal (Sumner, 1990) en este sentido, los estudios dirigidos a dilucidar el mecanismo de acción concreto de promoción del crecimiento deberían enfocarse con mutaciones específicas de la característica metabólica bacteriana implicada (Chanway, 1997).

El mecanismo de acción directo de las PGPR por excelencia es la producción de fitohormonas. Algunas especies de los géneros *Pseudomonas*, *Azotobacter* y *Bacillus* liberan ácido indol-acético (AIA), giberelinas o citoquininas en la rizósfera de las plantas, ejerciendo un efecto estimulador del crecimiento especialmente marcado cuando éstas están en estado de plántula (Lugtenberg y Kamilova, 2009).

Biofertilizantes

Algunas rizobacterias promueven el crecimiento de plantas en la ausencia de patógenos. Las bacterias fertilizantes suministran a la

planta nutrientes. Las bacterias fijadoras de N_2 como *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* pueden formar nódulos en las raíces de las plantas de leguminosas como soya, frijol, cacahuate y alfalfa, en las cuales ellas convierten el N_2 en amoníaco, que en contraste el N_2 puede ser utilizado por los vegetales como fuente de nitrógeno. Por otro lado, bajos niveles de fosfato soluble pueden limitar el crecimiento de las plantas. Varias enzimas, tales como fosfatasa no específicas, fitasas, fosfatasa, y C-P liasas, liberan fósforo soluble a partir de compuestos orgánicos en el suelo. Las enzimas liasas C-P rompen los enlaces C-P en organofosfatos. La liberación de fósforo del fosfato mineral se relaciona con la producción de ácidos orgánicos, como el ácido glucónico (Barea *et al.*, 2005).

Fitoestimuladores

Algunas bacterias producen sustancias que estimulan el crecimiento de plantas en ausencia de patógenos. El mejor ejemplo entendido es la hormona auxina. Además, otras hormonas así como ciertos compuestos volátiles y el cofactor pirroloquinolina quinona (PQQ) estimulan el crecimiento de las plantas. La hormona promotora del crecimiento de la raíz auxina está presente en los exudados de la raíz y por lo general es sintetizada a partir del aminoácido exudado triptófano. La concentración de triptófano en exudado difiere mucho entre las plantas. La inoculación de semillas con la auxina de generación de *P. fluorescens* WCS365 no dio lugar a un aumento en el peso de las raíces o radical del pepino, pimiento o el tomate, pero dio lugar a un significativo aumento en el peso de la raíz del rábano. El rábano produce por lo menos nueve veces más triptófano en su exudado que las plántulas de pepino, pimiento o tomate. Algunas rizobacterias, tales como las cepas de *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, y *Enterobacter cloacae*, promueven el crecimiento de las plantas mediante la liberación de volátiles. El nivel más alto de la promoción del crecimiento se observó con 2,3-butanodiol y acetoina (Lugtenberg y Kamilova, 2009).

Controladores de estrés

Se ha encontrado que algunas enzimas de las bacterias promotoras del crecimiento de las plantas facilitan el crecimiento y desarrollo de la planta mediante la disminución de los niveles de etileno. Tales bacterias ocupan el etileno precursor ACC y lo convierten en 2-oxobutanoato y NH_3 . Varias formas de estrés son aliviadas por el ACC productores de deaminasa, tales como los efectos de las bacterias fitopatógenas y la resistencia a la tensión de hidrocarburos poliaromáticos, metales pesados como Ca^{2+} y Ni^{2+} , sales y sequías (Glick *et al.*, 2007).

Rizoremediadores

La liberación de metales pesados de varias fuentes industriales, agroquímicos y lodos de aguas residuales, presenta una mayor amenaza para el ambiente del suelo. Generalmente los metales pesados no son degradados biológicamente y persisten en el ambiente indefinidamente, acumulándose en el suelo algunos de ellos. Los metales tóxicos afectan inversamente la composición de los microorganismos, incluyendo las rizobacterias promotoras del crecimiento de las plantas (PGPR) en la rizósfera, y sus actividades metabólicas. Además, las elevadas concentraciones de metales

en el suelo y la toma por las plantas afectan su crecimiento, simbiosis y consecuentemente el rendimiento de los cultivos por desintegración de los organelos celulares, y destrucción de las membranas, actuando como sustancias genotóxicas, desorganizando los procesos fisiológicos, tales como fotosíntesis o por inactivación de la respiración, síntesis de proteínas y por metabolismo de carbohidratos (Khan *et al.*, 2009).

En la actualidad se ha prestado mucha atención en la bioremediación con PGPR. En contraste con los compuestos inorgánicos, los microorganismos pueden degradar e incluso mineralizar los compuestos orgánicos en asociación con plantas. Por lo tanto, el descubrimiento de las vías eficaces para la degradación y la mineralización de los compuestos orgánicos puede jugar un papel importante en el futuro.

Un número de plantas que pueden tolerar y acumular altas concentraciones de metales fueron descubiertas recientemente y se definen como hiperacumuladoras. Las hiperacumuladoras ideales para la biorremediación requieren las características de rápido crecimiento y una gran cantidad de biomasa. Por otro lado, la contaminación por metales pesados tiene grandes efectos sobre las comunidades microbianas en suelos de varias maneras: (1) puede conducir a una reducción del total de la biomasa microbiana, (2) disminuye el número de poblaciones específicas o (3) hace cambios en la estructura de la comunidad microbiana. Debido a la sensibilidad y la capacidad de retención de las comunidades microbianas a los metales pesados, los microorganismos han sido utilizados para la biorremediación. La rizósfera, con alta concentración de nutrientes exudados de las raíces, atrae a más bacterias que en los suelos. Estas bacterias (incluyendo PGPR), facilitan el crecimiento de las plantas (McGrath *et al.*, 2001).

Los microorganismos del suelo afectan la movilidad de los metales y la disponibilidad para la planta, debido a la acidificación, y cambios del potencial redox o mediante la producción de sideróforos quelantes de hierro que garantizan la disponibilidad de hierro, y/o la movilización de los metales. Abou-Shanab *et al.*, (2006) estudiaron el efecto de ciertas rizobacterias en la absorción de níquel. Ellos indicaron que las rizobacterias facilitaron la liberación de Ni de la fase no soluble en el suelo, aumentando así la disponibilidad de este metal para *Alyssum murale*. En la **tabla 2** se presenta el efecto de bioremediación de metales pesados por PGPR.

Mecanismos Indirectos (Mecanismos de Biocontrol)

Cuando la estimulación del crecimiento es indirecta, la bacteria libera algún metabolito, que afecta a otros factores rizosféricos que revierten en una mejora o estimulación del crecimiento de la planta (Kloepper, 1993). Estos mecanismos se pueden resumir como sigue:

Producción de sideróforos.

La producción de estos metabolitos permite a las PGPR competir satisfactoriamente contra patógenos y otras bacterias saprófitas (Weller, 1988). Los sideróforos secretados por las PGPR quelan la mayor parte del Fe^{3+} presente en el suelo, disminuyendo su disponibilidad para otros microorganismos, entre los que se encuentran los patógenos (O'Sullivan y O'Gara, 1992). La

Tabla 2. Ejemplos de bioremediación de metales pesados por PGPR (Tomado de Zhuang et al., 2006).

Bacteria	Planta	Metales pesados	Condición	Función de las PGPR
<i>Azotobacter chroococcum</i> HKN-5 <i>Bacillus megaterium</i> HKP-1 <i>Bacillus mucilaginosus</i> HKK-1	<i>Brassica juncea</i>	Plomo, Zinc	Macetas experimentales en invernadero	Estimuladores de crecimiento de las plantas Protección de la planta por metales tóxicos.
<i>Bacillus subtilis</i> SJ-101	<i>Brassica juncea</i>	Níquel	Macetas experimentales en cámara de crecimiento	Facilita la acumulación de níquel
<i>Brevundimonas</i> sp. KR013 <i>Pseudomonas fluorescens</i> CR3 <i>Pseudomonas</i> sp. KR017 <i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. trifolii NZP561	Ninguna	Cadmio	Medio de cultivo	Secuestro de Cd directamente de una solución
<i>Kluyvera ascorbata</i> SUD165 <i>Kluyvera ascorbata</i> SUD165/26	Mostaza india Tomate Canola	Níquel, Plomo, Zinc	Macetas experimentales en cámara de crecimiento	Ambas cepas disminuyeron la inhibición del crecimiento de plantas por metales pesados
<i>Mesorhizobium huakuii</i> subsp. reingei B3	<i>Astragalus sinicus</i>	Cadmio	Hidropónicos	Expresión de PCS, gen que incrementa la habilidad de las células para ligar Cd ₂₊ aproximadamente de 9 a 19 veces.

capacidad de los sideróforos para actuar como supresores de patógenos depende de la planta, del fitopatógeno a eliminar, la composición del suelo, las bacterias PGPR y la afinidad del sideróforo por el hierro (Glick, 2007).

Control de patógenos mediante antagonismos o competencia.

Muchas bacterias, en particular las pertenientes a los géneros *Pseudomonas* y *Bacillus*, son capaces de controlar patógenos, sobre todo hongos, sintetizando moléculas antifúngicas. Asimismo, existen cepas bacterianas capaces de sintetizar sustancias contra otras bacterias, los antibióticos (Whipps, 2001) (Fig. 1a).

Resistencia Sistémica Adquirida e Inducida.

La medición de diferentes cepas bacterianas en la resistencias sistémica inducida ha sido demostrada contra hongos, bacterias y virus en diversos cultivos (van Loon et al., 1998). Determinadas bacterias inducen la resistencia sistémica, produciendo diferentes compuestos tales como lipopolisacáridos, sideróforos y ácido salicílico; sin embargo, esta inducción depende de que las bacterias colonicen el sistema radical en número suficiente (van Loon et al., 1998). (Fig.1b). Un ejemplo son las bacterias del género *Pseudomonas* las cuales son capaces de inducir resistencia por parte de la planta, incrementando la velocidad y los niveles de síntesis de compuestos llamados fitoalexinas, implicados en la defensa de la planta. La señal responsable de la inducción de resistencia y del aumento en la acumulación de fitoalexinas está

inducida por los lipopolisacáridos de la bacteria (Lemanceau y Alabouvette, 1993)

Hidrólisis de moléculas producidas por patógenos.

Estudios realizados por Toyoda y Utsimi (1991) muestran que cepas de *Pseudomonas cepacia* y *Pseudomonas solanacearum* son capaces de hidrolizar el ácido fusárico, el cual es el agente causante del marchitamiento por infección de *Fusarium*.

Producción de enzimas

Algunas bacterias producen enzimas como quitinasas, glucanasas y proteasas que degradan y rompen las paredes celulares de los hongos.

Competencia

Las bacterias PGPR presentan una agresiva colonización de la rizósfera desplazando así a otras bacterias y hongos perjudiciales para la planta (Lugtenberg y Kamilova, 2009) (Fig. 1.)

Interacciones entre PGPR y otros microorganismos

En la actualidad existen numerosas investigaciones acerca de las interacciones que tienen las PGPR con otros microorganismos del suelo, las cuales se han centrado principalmente en sus beneficios para aumentar el rendimiento de los cultivos de diferentes plantas. El suelo es un sistema ambiental complejo, y los efectos benéficos de las interacciones con las PGPR dependen

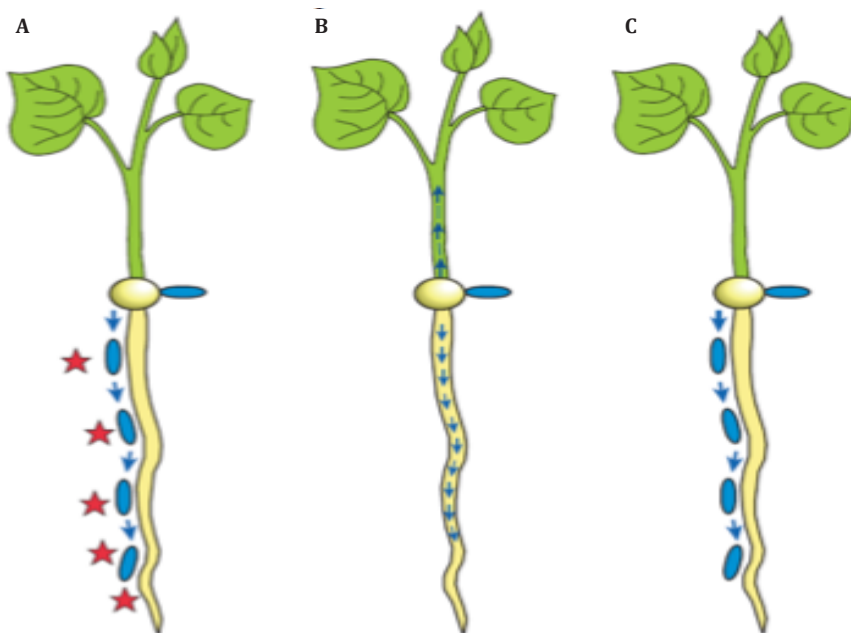


Figura 1. Mecanismos de control biológico de enfermedades en plantas por bacterias. En todos los casos ilustrados aquí, el biocontrol comienza con el revestimiento de semillas con las bacterias de biocontrol. **(A)** Antibiosis. La bacteria coloniza las raíces en crecimiento y libera moléculas antibióticas alrededor de la raíz, perjudicando así los patógenos próximos a la raíz (indicado por las estrellas). **(B)** La Resistencia Sistémica Inducida (ISR). Muchos productos bacterianos inducen el sistema de señalización, lo cual puede resultar en la protección de toda la planta contra las enfermedades causadas por organismos diferentes. **(C)** Competencia. Las bacterias de control biológico actúan compitiendo por los nutrientes y los nichos que ocupan en la raíz. (Tomado de Lugtenberg y Kamilova, 2009)

de las cepas y de la planta. Sin embargo, la importancia de estas interacciones se ve claramente por el número creciente de estudios en busca de la sinergia entre PGPR con organismos simbióticos (rizobios, micorrizas), y con otros microorganismos del suelo y algunos componentes de la fauna.

Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA)

La gran mayoría de las plantas captan los nutrientes por medio de interacciones que establecen con los microorganismos que viven en la rizósfera, especialmente con aquellos que se han denominado simbioses. De estos simbioses de la raíz, los hongos denominados micorrizas arbusculares (HMA), son las asociaciones más comunes que se establecen con la mayoría de las especies de plantas, y probablemente son, en cantidad, las más importantes. Esta simbiosis facilita la captación de fósforo, un nutriente limitante en la mayoría de los suelos. También influye directa o indirectamente en la absorción de otros iones minerales (N, K, Ca, Mg, Fe, Mn). Promueven un mayor crecimiento de las plantas especialmente en aquellos suelos donde estos nutrientes son escasos. Brindan una mayor tolerancia al déficit hídrico. Además, juegan un papel muy importante en la protección contra patógenos de las raíces a través de diversos mecanismos de acción, entre los que se encuentran el micoparasitismo, la lisis enzimática, la antibiosis, la competencia por espacio o por nutrientes, y la inducción de resistencia en la planta (Whipps, 2001). Los HMA también son utilizados para procesos de biorremediación ya que éstos pueden inmovilizar metales que pueden dañar a las plantas. El hongo por su parte, depende completamente de la planta para obtener los carbohidratos que requiere para su desarrollo.

Interacciones entre bacterias y HMA

La mayoría de bacterias de la rizósfera y los hongos son altamente dependientes de las asociaciones con las plantas que están claramente reguladas por exudados de las raíces (Bonfante y Anca, 2009). Los HMA y las bacterias actúan sinérgicamente

estimulando el crecimiento de las plantas a través de mecanismos que incluyen una mejor adquisición de nutrientes y la inhibición de patógenos fúngicos. Algunos estudios han demostrado que las PGPR tienen un fuerte impacto estimulante sobre el crecimiento de HMA (Linderman, 1997). Estos mecanismos de ayuda incluyen la estimulación del desarrollo radicular, una mayor susceptibilidad de la raíz a la colonización de hongos micorrízicos, y la mejora del proceso de reconocimiento entre la raíz y los hongos. En suelos con baja disponibilidad de P, las bacterias de vida libre solubilizadoras de fosfato pueden liberar iones fosfato, y contribuir así con un incremento de fosfato en el suelo disponible para que las hifas extraradicales de los HMA puedan pasar a la planta. El fósforo orgánico está en gran medida fuera del alcance de las plantas hasta convertirse en forma inorgánica, por bacterias solubilizadoras de fosfato (Artursson, 2006; Bonfante y Anca, 2009).

La colonización de las raíces por los hongos micorrízicos arbusculares puede afectar a las comunidades bacterianas asociadas a las raíces en forma directa o indirecta. Las interacciones directas incluyen: el suministro de energía rico en compuestos de carbono, que son transportados a través de las hifas de los hongos a la micorrizósfera, los cambios en el pH de la micorrizósfera inducida por el hongo, la competencia por los nutrientes y la exudación de compuestos inhibidores o estimulantes de otros hongos. Las interacciones indirectas también pueden tener lugar en forma de efectos mediados por las micorrizas sobre el crecimiento de la planta hospedera, exudación de la raíz, y la estructura del suelo (Morgan *et al.*, 2005).

Además, algunos estudios han demostrado que algunas especies bacterianas responden a la presencia de determinados HMA, lo que sugiere un alto grado de especificidad entre las bacterias asociadas a los HMA. Una posible explicación es que las bacterias son activadas por exudados de especies específicas de hongos (Artursson, 2006).

Existen estudios que han demostrado que hay bacterias

endosimbióticas y bacterias de vida libre que penetran y viven en los hongos micorrízicos. Su papel dentro del hongo no está del todo claro. Las interacciones entre los HMA y las bacterias implican tanto un efecto benéfico de los hongos en el desarrollo de bacterias y viceversa. Un ejemplo interesante es *Paenibacillus validus*, que cuando está solo apoya el crecimiento y la esporulación de *Glomus intraradices* independientemente de la presencia de la planta (Bonfante y Anca, 2009).

En condiciones naturales, las bacterias asociadas con los HMA colonizan la superficie extra radical de la hifa, por lo menos, en algunos taxa de hongos, o viven en el citoplasma como endobacterias (Fig. 2). La comprensión de estas interacciones entre estos microorganismos, que se encuentran en la rizosfera es fundamental para describir la naturaleza de la interface suelo planta.

Glomeribacter gigasporium*. Un endosimbionte de la micorriza arbuscular *Gigaspora margarita

Una bacteria candidato es llamada *Glomeribacter gigasporum*, la cual es un componente estable del hongo *G. margarita* BEG34, en la cual se forma una población homogénea de aproximadamente 20,000 individuos por esporas de hongo (Bianciotto, et al., 2004). Se ha demostrado que la bacteria es una endobacteria Gram negativa, en forma de bacilo con un tamaño aproximado de 0.8-1.2 x 1.5 -2.0 μM. Pueden establecerse solas o en agrupadas,

generalmente adentro de las vacuolas en esporas e hifas. Su citoplasma es rico en ribosomas, y por micrografía electrónica se ha demostrado que hay ausencia de flagelos y pili

Las estrigolactonas, que son moléculas activas de plantas pueden estimular el crecimiento de las hifas de los HMA (Besserer, et al., 2006), provocando un incremento significativo en el transcrito, incrementando la germinación de esporas, aun en ausencia de la planta. Los datos del transcrito se sustentan, por la cuantificación de la división bacteriana, la cual además incrementa el número de esporas, las cuales a su vez, incrementan el numero de esporas tratadas con estrigolactonas. Estos resultados aumentan nuevas preguntas, acerca de la señalización entre plantas, hongos y endobacterias, y muestran indirectamente a *Glomeribacter gigasporum*, como un candidato que percibe señales de la planta como lo hace la mitocondria de la planta (Besserer, et al., 2008, Besserer, et al., 2006).

Conclusiones y perspectivas

Las Rizobacterias Promotoras del Crecimiento de las Plantas (PGPR) y los Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA) son en la actualidad una alternativa en la agricultura sostenible. A través de sus numerosos mecanismos de acción, directos o indirectos, las PGPR y los HMA pueden permitir una reducción significativa en el uso de pesticidas y fertilizantes químicos. Estos eventos benéficos de control biológico de enfermedades y plagas,

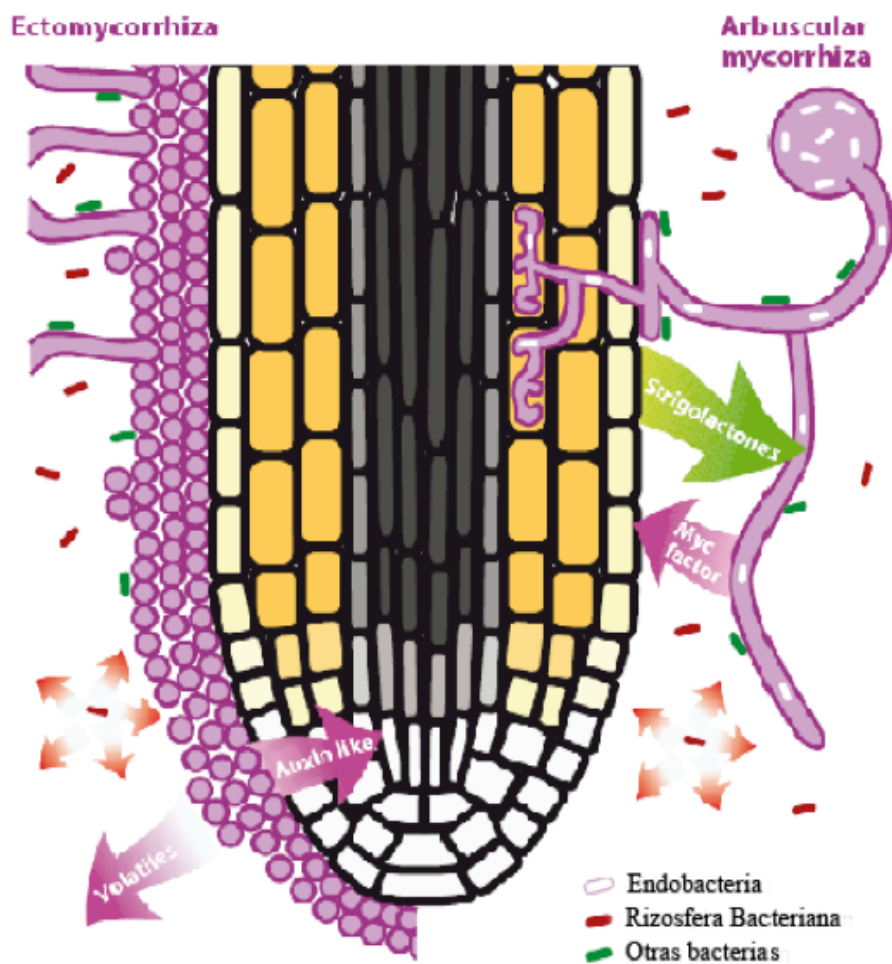


Figura 2. En esta figura, se muestran algunas interacciones establecidas en la rizosfera entre plantas, hongos micorrízicos, y bacterias. Los dos tipos de micorrizas se mencionan, como ectomicorriza a la izquierda y micorriza arbuscular a la derecha. Los tipos de bacterias que interactúan se muestran en relación a descripción inferior en el texto. Las endobacterias (blanco) están reducidas a los HMA y crecen a partir de las esporas hacia el micelio intraradical; las bacterias de la rizosfera (rojo) liberan exudados químicos que pueden comportarse como benéficos o detrimentales para la micorrización; otras bacterias (verdes) establecen contacto físico con la superficie del hongo y la raíz y pueden tener efectos positivos o actividad micofágica. Las flechas indican la liberación de exudados como estrigolactonas, factores Mic, compuestos volátiles, y auxinas como moléculas señal para los organismos involucrados en la asociación. Tomado de (Bonfante y Anca, 2009).

la promoción del crecimiento vegetal, la biorremediación de metales pesados, los aumentos en el rendimiento de los cultivos y mejora de la calidad, puede tener lugar de forma simultánea o secuencial.

Es importante señalar que hasta ahora la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en el laboratorio o invernaderos, por lo que se requiere el apoyo de más experimentos *in situ*.

Referencias

- Abou-Shanab RA, Angle JS, Chaney RL.** 2006. Bacterial inoculants affecting nickel uptake by *Alyssum murale* from low, moderate and high Ni soils. *Soil Biological. Biochemical*, 38: 2882-2889
- Antoun H, Presvost D.** 2006. *Ecology of Plant growth promoting rhizobacteria*. In PGPR: biocontrol and biofertilization. Springer. Netherlands. pp 1-38.
- Artursson V, Finlay RD, Jansson JK.** 2006. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 8(1): 1-10.
- Barea J-M, Pozo MJ, Azcón R, Azcón-Aguilar C.** 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56: (417): 1761-1778.
- Bashan Y, Holguín G.** 1998. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biol. Biochem*, 30: 1225-1228.
- Besserer A, Becard G, Jauneau A, Roux C, Sejalon-Delmas N.** 2008. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism. *Plant Physiol*, 148: 402-13
- Besserer A, Puech-Pagès V, Kiefer P, Gomez-Roldan V, Jauneau A, Roy S, Portais J-C, Roux C, Bécard G, Séjalon-Delmas N.** 2006. Strigolactones Stimulate Arbuscular Mycorrhizal Fungi by Activating Mitochondria. *PLoS Biol*, 4(7): e226.
- Bianciotto V, Genre A, Jargeat P, Lumini E, Becard G, Bonfante P.** 2004. Vertical Transmission of Endobacteria in the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Gigaspora margarita* through Generation of Vegetative Spores. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70(6): 3600-3608.
- Bianciotto V, Lumini E, Bonfante P, Vandamme P.** 2003. 'Candidatus Glomeribacter gigasporarum' gen. nov., sp. nov., an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 53: 121-124
- Bonfante P, Anca I.** 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annual Rev. Microbiol.*, 63: 363-383
- Caballero-Mellano J.** 2006. Microbiología Agrícola e Interacciones Microbianas con plantas. *Rev. Latinoamericana de Microbiología*, 48 (2): 154-161.
- Chanway CP.** 1997. Inoculation of tree roots with plant growth promoting soil bacteria: an emerging technology for reforestation. *Forest Science*, 43 (1): 99-112
- Glick BR, Cheng Z, Czarny J, Duan J.** 2007. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria. *Eur. J. Plant Pathol.*, 119: 329-39
- González-Chávez M.** 2005. Recuperación de suelos contaminados con metales pesados utilizando plantas y microorganismos rizosféricos. *TERRA Latinoamericana*, 23(1): 29-37.
- Johansson F, Paul L, Finlay R.** 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48: 1-13.
- Khan MS, Zaidi A, Wani PA, Oves M.** 2009. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils. *Environ. Chem. Lett.*, 7: 1-19
- Klopper JW, Lifshitz R, Zablutowicz RM.** 1989. Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends Biotechnol.*, 7: 39-44.
- Klopper JW, Schippers B, Bakker PAHM.** 1992. Proposed elimination of the term endorhizosphere. *Phytopathology*, 82: 726-727.
- Lemanceau P, Alabouvette C.** 1993. Suppression of Fusarium wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications. *Biocontrol Science and Technology*, 3: 219-34.
- Linderman RG.** 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi. In Carroll GC, Tudzynski P (eds), *The Mycota*, pp. 117-128. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Lugtenberg B, Kamilova F.** 2009. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.*, 63: 541-556.
- McGrath SP, Zhao FJ, Lombi E.** 2001. Plant and rhizosphere processes involved in phytoremediation of metal-contaminated soils. *Plant and Soil*, 232: 207-214.
- Morgan JA, Bending G, White P.** 2005. Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1729-1739.
- O'Sullivan DJ, O'Gara F.** 1992. Traits of fluorescent *Pseudomonas* spp. involved in suppression of plant root pathogens. *Microbiol. Rev.*, 56: 662-676
- Sumner ME.** 1990. Crop responses to Azospirillum inoculation. In Stewart BA (ed), *Advances in Soil Sciences*, pp 53-123. Springer. Berlin.
- van Loon LC, Bakker PAHM, Pieterse CMJ.** 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 36: 453-483.
- Westover K, Kennedy A, Kellys S.** 1997. Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with co-occurring plant species. *Journal of Ecology*, 85: 863-873.
- Whipps JM.** 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 52: 487-511.
- Zhuang X, Chen J, Shim H, Bai Z.** 2007. New advances in plant growth-promoting rhizobacteria for bioremediation. *Environment international*, 33: 406-413.